



HAL
open science

Les habitats rocheux intertidaux sous l'influence d'activités anthropiques : structure, dynamique et enjeux de conservation.

Maud Bernard

► **To cite this version:**

Maud Bernard. Les habitats rocheux intertidaux sous l'influence d'activités anthropiques : structure, dynamique et enjeux de conservation.. Ecologie, Environnement. Université de Bretagne occidentale - Brest, 2012. Français. NNT: . tel-00720611v1

HAL Id: tel-00720611

<https://theses.hal.science/tel-00720611v1>

Submitted on 25 Jul 2012 (v1), last revised 28 Jan 2013 (v2)

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.

UBO

université de bretagne
occidentale



présentée par :

Maud Bernard

Préparée à l'Université Mixte de recherche LEMAR
UMR 6539 CNRS/IRD/UBO

Laboratoire des Sciences de l'Environnement
Marin

&

au Bureau d'études Hémisphère SUB

THÈSE / UNIVERSITÉ DE BRETAGNE OCCIDENTALE

sous le sceau de l'Université européenne de Bretagne

pour obtenir le titre de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE BRETAGNE OCCIDENTALE

Mention : Biologie Marine

École Doctorale des Sciences de la Mer

Les habitats rocheux
intertidaux sous l'influence
d'activités anthropiques :
structure, dynamique et
enjeux de conservation.

Thèse soutenue le 11 mai 2012, devant le jury composé de :

Guy BACHELET

Directeur de recherche, Station Marine d'Arcachon, *rapporteur*

Patrice FRANCOUR

Professeur, Université de Nice-Sophia Antipolis, *rapporteur*

Jacques CLAVIER

Professeur, Université de Bretagne Occidentale, *examineur*

Christian HILY

Chargé de recherche, Université de Bretagne Occidentale,
Directeur de thèse

Frédéric YSNEL

Maître de conférences, Université de Rennes 1, *co-directeur de thèse*

Laurent GERMAIN

Directeur de département, Agence des Aires Marines Protégées, *invité*

Alain PONSERO

Conservateur de la Réserve Naturelle de la Baie de Saint-Brieuc, *invité*



Avant-propos

Ce programme de recherche a été imaginé et porté par le bureau d'études Hémisphère SUB, d'après une idée originale de son directeur, Johann Prodhomme. Il a été financé par l'entreprise qui a obtenu l'attribution d'une bourse CIFRE auprès de l'ANRT (Association Nationale de la Recherche et de la Technologie) qui rassemble les acteurs publics et privés de la recherche et de l'innovation. La demande de bourse a été soutenue par l'Université de Rennes 1 par la mise en œuvre d'un contrat de recherche préalable qui a permis de préciser les enjeux et méthodologies portant sur le sujet de thèse, avec la participation active de Frédéric Ysnel et Christian Hily qui ont ensuite accompagné la proposition auprès de l'Ecole Doctorale des Sciences de la Mer (EDSM), basée à Brest.

Hémisphère SUB s'investit depuis sa création en 2005 dans l'expertise environnementale marine, notamment dans le domaine de la biologie/écologie marine et s'appuie sur son expertise très opérationnelle pour imaginer, au travers d'actions de recherche ciblées, des solutions appliquées, pour favoriser la connaissance des milieux marins et littoraux, ou leur préservation. L'entreprise porte ainsi les valeurs fondamentales de l'ingénierie écologique marine. La thèse a donc une portée à la fois scientifique et industrielle. Ce manuscrit atteste des nombreux partenaires réunis autour du projet et cette dimension partenariale est révélatrice de l'esprit dans lequel la thèse a été conduite. Hémisphère SUB a fait le choix de ne déposer aucune protection industrielle sur les outils développés et au contraire, de les diffuser librement à l'ensemble des acteurs s'intéressant aux thématiques explorées par ce programme de recherche.

Sommaire

INTRODUCTION GENERALE	1
PARTIE I – ENJEUX DE CONSERVATION ET MENACES ANTHROPIQUES, APPLICATION AUX MILIEUX ROCHEUX COTIERS	15
<i>Introduction</i>	17
CHAPITRE 1 – Caractérisation des habitats rocheux côtiers	18
1. Complexité du milieu rocheux intertidal.....	18
2. Hiérarchisation des habitats côtiers : typologies existantes et programmes de cartographie et de surveillance	22
CHAPITRE 2 – Synthèse des mesures et stratégies de conservation en milieu côtier et marin	29
1. Apport des connaissances scientifiques et données de référence.....	29
2. Mesures et stratégies de conservation internationales et européennes.....	30
3. Mesures et stratégies de conservation à l'échelle nationale.....	35
CHAPITRE 3 – Pressions anthropiques exercées sur le milieu rocheux côtier et outils d'évaluation d'état de conservation	45
1. Les perturbations ponctuelles.....	45
2. Les perturbations chroniques.....	47
3. Echelles temporelles et spatiales d'application des impacts	54
4. Méthodologies et indicateurs multivariés pour l'évaluation de la qualité écologique des milieux côtiers tempérés.....	56
5. Champ d'application de la thèse : évaluation de l'impact de deux perturbations anthropiques « physiques » à l'échelle de la Bretagne.....	69
PARTIE II – IMPACT DU PIETINEMENT SUR LES PLATIERS ROCHEUX INTERTIDAUX	71
<i>Introduction</i>	73
1. Matériel et méthodes	77
1.1. Sites d'études.....	77
1.2. Procédures d'échantillonnage	81
1.3. Analyses statistiques	90
2. Résultats	93
2.1. Piétinement de type « press » : variation de la structure de la communauté à partir des données de densité et des taux de recouvrement	93
2.2. Piétinement de type « press » : mesures de biomasses	131
2.3. Bilan des résultats obtenus entre mai 2009 et octobre 2010 sous un	148

piétinement de type « press »	148
2.4. Suivi de la recolonisation un an après arrêt du piétinement de type « press ».....	148
2.5. Piétinement de type « pulse » et seuils de perturbation	165
3. Discussion	176
3.1. Mise en évidence des impacts du piétinement : contrôle des paramètres	176
environnementaux et anthropiques en début d'expérience	176
3.2. Effet de la « densité initiale » des espèces	177
3.3. Effet de l' « intensité de piétinement »	180
3.4. Bilan des deux premiers effets : densité et intensité	189
3.5. Effet de la « morphologie » de l'espèce	193
3.6. Impacts directs et indirects du piétinement	196
3.7. Effet de la « rugosité » du substrat	199
3.8. Modèle conceptuel de l'impact du piétinement de type « press » selon	199
une intensité de 80 pas	199
3.9. Intérêt et limites de l'étude	201

PARTIE III – IMPACTS DE LA PECHE A PIED RECREATIVE SUR LES CHAMPS DE BLOCS DE BAS D'ESTRAN.....205

***Introduction*** 207

1. Matériel et méthodes	212
1.1. Qu'est-ce qu'un champ de blocs de bas d'estran ?	212
1.2. Causes et conséquences connues du retournement des blocs sur leurs biocénoses	218
1.3. Présentation des sites d'étude.....	222
1.4. Protocoles de suivis	236
1.5. Analyses statistiques	248
2. Résultats	250
2.1. Observations directes non-participantes des modes de manipulation des blocs par les pêcheurs à pied.....	250
2.2. Détection et quantification de la pression de pêche à pied sur l'habitat « champ de blocs » : la recherche de stations de référence appropriées.....	253
2.3. Détection et quantification de la pression de pêche à pied sur l'habitat « champ de blocs » : la recherche d'un indicateur de qualité écologique	288
2.4. Quantification de la pression de pêche à pied sur l'habitat « champ de blocs » : application de l'Indice Visuel de Retournement des blocs (IVR).....	319
2.5. Approche expérimentale : suivi de recolonisation des blocs	334
3. Discussion	342
3.1. Complexité, originalité et spécificités propres à l'habitat « champ de blocs » en intertidal rocheux.....	342
3.2. Création d'indices prenant en compte les spécificités de l'habitat « champ de blocs »	347

SYNTHESE ET CONCLUSION.....	351
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	361
ANNEXES	

Remerciements

Je souhaite exprimer ma profonde reconnaissance à toutes celles et ceux qui m'ont permis de construire puis mener cette thèse dans des conditions le plus souvent proches de l'idéal. Je n'ai jamais douté de la belle aventure dans laquelle je m'engageais mais je ne pouvais imaginer qu'elle serait ponctuée d'autant de rencontres et de collaborations qui toutes, ont contribué à la réalisation de ce travail de recherche.

Je tiens en premier lieu à remercier Christian Hily pour avoir accepté de diriger cette thèse et s'y être considérablement investi. Merci Christian pour ta confiance dès le départ, ton accueil (et le partage de la vue sur Rade !), ta disponibilité, tes conseils toujours avisés, ton écoute, mais aussi pour avoir si spontanément et généreusement partagé tes connaissances, ton expérience et ton ingéniosité de terrain. D'autres projets je l'espère, nous permettrons de poursuivre cette belle collaboration dans le futur !

Ce travail n'aurait pu voir le jour sans la démarche particulièrement innovante de Johann Prodhomme, directeur du bureau d'études Hémisphère SUB, qui a proposé le montage de cette thèse CIFRE dans un domaine rarement exploré par les entreprises. Merci Johann et Karen pour avoir mis à ma disposition toutes les conditions nécessaires à la bonne conduite de ce projet : votre confiance et soutien dans chacune des décisions engagées, la possibilité de me consacrer quasi-exclusivement à la thèse, et bien sûr votre écoute, vos conseils et encouragements à chaque fois que cela était nécessaire. Merci aussi à toute l'équipe des « collègues d'Hémisphère SUB » que j'ai vu s'agrandir et évoluer : Elodie Catherine, Julien Gerber, Frédéric Ziemski, Julien Goulias et Magali Leproux (dans l'ordre d'arrivée !).

Je remercie Frédéric Ysnel pour m'avoir accompagné lors du montage du dossier de thèse et pour les moments de « hauts » au cours de ces trois années de travail. Merci également à toute l'équipe du laboratoire URU 420 qui m'a accueillie durant deux mois puis ponctuellement à chaque fois que cela était nécessaire. Je remercie tout particulièrement Véronique Béquet pour avoir géré toute la partie administrative de mes frais de mission.

J'adresse ma profonde reconnaissance à Patrice Francour, Guy Bachelet, Jacques Clavier, Laurent Germain et Alain Ponsero pour avoir accepté de faire partie de mon jury de thèse et consacré une partie de leur temps précieux à la lecture de ce travail.

Je renouvelle également mes remerciements à Laurent Germain et Alain Ponsero mais aussi à Jacques Grall pour avoir accepté de participer aux comités de thèse, pour avoir su m'indiquer de nouvelles voies de recherche sur ma thématique et m'aider à percevoir au mieux les attentes des gestionnaires.

A Franck Delisle, Jérémy Allain, Alain Ponsero et Anthony Sturbois : sur le même chemin au bon moment...Notre collaboration restera l'une des clés de la réussite de cette

thèse et nous aura mené bien plus loin que sur les blocs des Côtes d'Armor. Merci pour votre grande disponibilité, votre enthousiasme communicatif (même sous la pluie, même sous un surplomb de « BF » et même lorsqu'il s'agissait de compter les spirorbes un à un !), les moments passés avec vous furent de véritables petites doses d'énergie... Indispensables ! Un merci tout particulier à Franck pour nos séances téléphoniques quasi hebdomadaires pour « caler les choses » et sa capacité à rassembler les bénévoles autour de ce projet, et bien sûr à Alain, pour s'être tant investi, particulièrement au moment du traitement de données et pour m'avoir guidé dans l'apprentissage de R.

Aux gestionnaires, conservateurs (trices), agents de terrain qui m'ont ouvert les portes de leurs sites et se sont engagés à nos côtés pour que les suivis de terrain se déroulent au mieux : Mélanie Le Nuz et Armel Deniau de la réserve des Sept-Îles, Annaïg Postec du site Natura 2000 de Guissény, Agathe Larzillière du site Natura 2000 Rade de Brest et Cécile Le Feuvre du Parc Naturel Marin d'Iroise.

Aux stagiaires et bénévoles qui ont contribué avec une grande motivation à calibrer les protocoles de terrain et se sont investis dans la collecte de données : merci en particulier à Louise Houssin, Claire Laurent, Céline le Coq, Florian de Bettignies et Alexia Buchoul ; aux étudiants de master 2 EGEL : Anne Baradel, Annaïk Cocard, Marine Deümf, Charlotte Gouesbier, Morgan Poupon et Fabien Thomas ; et bien sûr aux irréductibles passionnés de terrain : William Le Dantec, Anne Priac, Florence Gully, Pierre-Alexis Rault et Charlotte Milheu.

Je remercie très chaleureusement toute l'équipe du laboratoire LEMAR pour son accueil, les multiples échanges qui s'y sont déroulés, les moments de détente du début et de soutien sur la fin. Merci en particulier à Manon Le Goff, Fanny Chenillat, Geneviève Cohat, Julia Boutorh, Marie Czamanski, Edouard Lavergne, Maria Ciobanu, Vincent Le Garrec, Marion Maguer, Emma Michaud, Morgane Lejart, Morgana Tagliarolo, Jérémy Querné, et bien sûr à Marie Cheize et Fanny Chever : merci les filles pour votre écoute, les « coups de boost » réguliers, le FLR, les théories sur le « béber » et bien sûr nos interminables discussions autour d'une plancha à la QV... ! Tout en haut, côté terrasse, je n'oublie pas mes « Christiannettes » : Agathe Larzillière, Julie Duchêne et Fanny Kerninon, merci pour tous ces bons moments passés avec vous, l'ambiance de bureau, vos conseils et votre soutien jusqu'aux dernières heures de mise en page...

Je remercie également Louis Brigand, Solenn Le Berre, Ingrid Peuziat, Nicolas le Corre et Jean-Marie Cariolet du laboratoire Géomer pour leurs encouragements et conseils à différentes étapes de la thèse. Certains d'entre eux furent décisifs pour prendre la décision de me lancer dans ce projet !

A Cécile Guégan, Mathilde de Cacqueray, Céline Eymery, Damien Le Guyader et Valérie Samedy pour notre amitié et notre belle solidarité depuis le master EGEL jusque dans la dernière ligne droite de nos thèses respectives !

A Mathieu Oriot sans qui je n'aurai peut-être jamais fait cette thèse, nos destins se sont croisés et se recroiseront sur la route professionnelle c'est sûr !

A mes fidèles amis : Anna, Ségolène, Cécile, Julie, Elsa, Manue, Tiphaine, Sophie, Anthony, Vanessa et vos moitiés respectives, merci à tous pour votre infaillible soutien en particulier au moment de la rédaction de « mon livre » et pour bien d'autres choses encore !

A Martine et Gilles et toute votre famille pour vos encouragements et surtout votre compréhension au cours de la dernière année de thèse.

Enfin, à l'heure où s'achève ce manuscrit, toutes mes pensées se tournent vers ma famille et en particulier vers mes parents et ma sœur pour leurs encouragements, leur attention et leur confiance qui me pousse en avant (merci aussi Marie pour ton œil expert au moment de la relecture !)...

Damien, mon coéquipier à chaque étape de cette aventure, ta patience et ton immense soutien sont pour beaucoup dans la réussite de ce projet...Merci mille fois pour tout !



INTRODUCTION GENERALE



Substrats durs, plateformes rocheuses, récifs... Sous ces termes se cache une incroyable diversité de milieux rocheux terrestres, littoraux ou marins. Sur l'espace littoral qui constitue l'interface terre-mer de nos territoires, les milieux rocheux sont très bien représentés. A l'échelle mondiale, ils constituent d'ailleurs 80% de la zone côtière. En France métropolitaine, les 5500 km de trait de côte environ sont également caractérisés par des formes rocheuses variées qui représentent à elles seules 2269 km, soit 41% du linéaire côtier total (IGN). Ainsi, les hautes falaises de craie et de silex des côtes maritimes normandes au pied desquelles s'étendent des plages de galets, viennent s'opposer aux falaises abruptes et escarpées des régions montagneuses des Alpes maritimes, de la Côte d'Azur ou encore des Pyrénées orientales et atlantiques. **La région Bretagne qui constitue notre territoire d'étude** arrive en tête des régions littorales pour l'importance de son linéaire côtier (2 700 km soit 40 % du linéaire côtier de la métropole) caractérisé par des côtes rocheuses très échancrées, marquées par une succession de caps, baies, presqu'îles, golfes, rias et de nombreux secteurs insulaires.

L'intertidal rocheux : un milieu riche et complexe

La variabilité architecturale du littoral rocheux à l'échelle d'un pays ou d'une région, se retrouve également au niveau d'un *estran*. Zone du littoral limitée par les niveaux de haute et basse mer des plus fortes marées de vive-eau (coefficients de marées les plus élevés), l'estran subit l'alternance des marées et constitue « *un milieu de vie extrême car très instable à différentes échelles de temps et d'espace* » (Le Hir 2002). Soumises à différents facteurs physiques ou « gradients » environnementaux, les zones rocheuses intertidales voient notamment la complexité de leur structure et les communautés qui leur sont associées, varier selon **la nature de la roche** qui les constitue, **l'alternance des marées** existante ou encore leur **exposition à l'action des vagues**. Principalement conditionnées par ces deux derniers facteurs, les répartitions verticales et horizontales des communautés de faune et de flore intertidales vont délimiter différents *habitats* qu'il est possible de définir comme des ensembles non dissociables constitués :

- D'un **biotope**, autrement dit une structure physique possédant des propriétés physico-chimiques et une architecture spécifique ;
- D'une **biocénose**, encore appelée communauté d'organismes vivants (faune et flore).

Le terme de **biocénose ou de communauté** est par ailleurs utilisé pour désigner un « *ensemble d'organismes appartenant à des populations d'espèces différentes mais constituant dans un même milieu un réseau de relations homogène* ». En milieu rocheux intertidal, une communauté peut par exemple, correspondre à une couverture algale donnée dont les limites supérieures et inférieures sont définies par des facteurs biotiques et abiotiques. Dès lors que cette couverture algale est caractérisée dans toute sa longueur et sa largeur par une structure et une composition faunistique et/ou floristique homogènes, il s'agit bien d'une communauté.

D'une biocénose rocheuse à l'autre en revanche, la *richesse spécifique ou biodiversité* observée est extrêmement variable. Les principaux critères qui la conditionnent sont : le niveau de l'estran sur lequel la biocénose se situe, la complexité de la structure de l'habitat qui la supporte principalement liée au nombre et type de « *microhabitats* » existants, et enfin les conditions environnementales qui les entourent.

Ces différentes notions mais aussi les processus et modèles de répartition verticale et horizontale des communautés rocheuses à l'échelle de l'estran breton, les facteurs biotiques et abiotiques qui interviennent et interagissent pour les délimiter ou encore les typologies existantes permettant d'identifier ces habitats, seront détaillés dans la première partie de ce manuscrit.

Menaces anthropiques sur l'intertidal rocheux

A l'heure où la fréquentation du littoral ne cesse de s'accroître, la richesse faunistique et floristique des substrats durs intertidaux n'est plus seulement exposée à une instabilité naturelle sous l'influence combinée de facteurs physiques (action des vagues, alternance des marées...) et biologiques (processus de compétition, prédation, recrutement...). Ces milieux, au même titre que les milieux sableux et les espaces terrestres, sont aussi susceptibles de subir un certain nombre de *pressions anthropiques* (Gray 1997). Parmi elles, deux grandes catégories peuvent être distinguées (Addessi 1994, Kingsford et al. 1991, Crowe et al. 2000): les *perturbations ponctuelles* telles que les marées noires ou encore les blooms phytoplanctoniques toxiques, et les *perturbations chroniques* qui regroupent 1) les pollutions de l'estran par les matières organiques, métaux lourds, ou encore pesticides en provenance des zones urbanisées, agricoles et océaniques les plus proches, 2) les introductions d'espèces exogènes et 3) l'ensemble des usages pratiqués sur l'estran à l'image des activités de loisir ou professionnelles telles que la pêche à pied, les sports nautiques, la collecte de coquillages ou encore le piétinement lié à la fréquentation humaine.

L'*humanisation croissante des milieux littoraux* qui conduit à la transformation et l'artificialisation de ces derniers par les sociétés humaines (Pinchemel & Pinchemel 1997 cités dans Godet, 2008), favorise directement et indirectement l'apparition des perturbations ponctuelles ou chroniques en milieu intertidal. Les aménagements physiques notamment, tels que les zones portuaires, les digues, les jetées ou encore les enrochements pour éviter le recul de dunes ou de falaises, entraînent l'élimination radicale d'une partie des habitats intertidaux. Les changements de paysages sont alors irréversibles, conduisant bien souvent à de profondes modifications dans les déplacements sédimentaires (e.g. ensablement de secteurs rocheux ou à l'inverse, pertes sédimentaires considérables (Suanez & Bruzzi 1999, Fichaut & Suanez 2008). L'urbanisation de la bande côtière ou encore certaines interventions humaines à l'image de la poldérisation, participent elles aussi à l'humanisation du littoral. Elles s'accompagnent généralement d'une fréquentation de la zone intertidale et d'un risque de rejet de polluants plus élevés que ceux observés sur les sites faiblement ou non urbanisés

(encore décrits comme « sauvages ») ou encore insulaires (Littler & Murray 1975, Tallis et al. 2008).

Quelles stratégies de conservation pour le milieu rocheux intertidal sous la menace anthropique ?

Qu'elles prennent leur source à l'échelle d'un territoire maritime, d'un bassin versant ou directement sur l'estran, les pratiques et interventions humaines constituent chacune à leur manière une menace directe ou indirecte pour la structure, la composition et le fonctionnement des communautés intertidales et plus largement des habitats intertidaux. Autrement dit, les perturbations anthropiques sont susceptibles de modifier *l'état écologique initial et naturel* de ces habitats.

L'évaluation de cet « état zéro » mais également du *degré de perturbation* d'un habitat sous l'influence de facteurs anthropiques ou naturels, relève de la *biologie de la conservation*. Cette discipline récente d'origine plutôt anglo-saxonne fait suite à la *conservation de la nature* au XXème siècle, passant de la notion de protection d'espèce à celle de protection des populations et des écosystèmes, ne dissociant plus les espèces de leurs biotopes. Par sa *dimension concrète et appliquée*, cette discipline dépasse la seule compréhension des processus écologiques produits par une espèce, une communauté ou un habitat en réponse à un impact ou une menace anthropique. Elle va plus loin en proposant, une fois les inventaires biologiques et les protocoles d'évaluation d'état écologique réalisés, des mesures de restauration et de conservation des habitats, voire de réintroduction d'espèces.

Plus accessibles et visibles, les habitats terrestres et leurs communautés ont fait l'objet des premières mesures de conservation (Soulé & Wilcox 1980, Soulé 1985), principalement lorsqu'un intérêt patrimonial fort leur était attribué (espèces rares, habitats complexes dont la richesse et la diversité spécifique ont été démontrées). En comparaison, les inventaires faunistiques et floristiques marins, la description des paysages intertidaux (hiérarchisation d'habitats, construction de typologies, spatialisation des données) et par conséquent, la mise en évidence des besoins de conservation de ces milieux prennent du retard. Les contraintes de marées sur la zone intertidale et d'accessibilité des fonds marins pour l'exploration de ces derniers constituent sans doute une première explication au fait que l'homme se soit prioritairement tourné vers le milieu terrestre. L'appréhension des échelles spatiales par l'homme en milieu côtier et marin est également toute autre. Dénué de « barrières physiques » telles que la présence d'une forêt, d'un chemin, d'une haie, le milieu marin permet une distribution des espèces beaucoup plus large mais aussi une dispersion des polluants plus diffuse. L'impact des perturbations anthropiques est, par conséquent, plus difficile à détecter, de même que les disparitions d'espèces. A ce sujet Godet (2008) soulignait dans ses travaux de thèse que « *il est également très probable que beaucoup d'espèces marines aient disparu suite à des perturbations anthropiques avant même qu'elles ne soient découvertes* ».

Finalement, il faut attendre la fin du XIXème siècle et les premières observations de diminutions de « stocks » de poissons pêchés pour que le caractère non épuisable de la

ressource marine soit souligné. Les premières mesures de gestion et de conservation sont donc enclenchées par la communauté scientifique en certains secteurs maritimes. Elles sont suivies plus tardivement par la mise en place de réseaux de surveillance des milieux côtiers (Réseau REPHY 1984, réseau REBENT 2003, programme MESH 2004), notamment suite à la succession de catastrophes écologiques liées aux marées noires (Torrey Canyon en 1967, Exxon Valdez en 1989, Erika en 1999...). Les mesures conservatoires dont l'objectif est de préserver l'ensemble des milieux côtiers et marins (et plus uniquement les « stocks » en tant que ressource pour l'homme ou les espèces rares) n'apparaissent que dans les années 1990 (Convention OSPAR 1992, Directive Habitat 1992). Celles qui visent à la protection exclusive de ces milieux sont encore plus récentes et voient le jour dans les années 2000 (Parc Naturel Marin 2006, Zones Natura 2000 en mer 2008, Directive européenne Cadre Stratégie pour le Milieu Marin 2008).

Rappelons également que la biologie de la conservation est une discipline dite de « crise » par Soulé (1985) en raison des « *réponses et méthodes de gestion rapides aux problématiques de conservation d'espèces, de communautés ou plus largement d'habitats que doit trouver le biologiste de la conservation, et ceci en dépit d'informations parfois encore manquantes sur leur dynamique, leur fonctionnement et leur biologie* ».

En partant du constat de Soulé, nous pouvons avancer que toute la difficulté de cette discipline réside dans le nombre et l'ordre des étapes théoriques à respecter avant de pouvoir établir de nouveaux outils de diagnostic, de protection ou de gestion vis-à-vis d'une espèce, communauté ou habitat. Le schéma proposé en [figure 1](#) reprend les étapes qui nous semblent primordiales pour l'évaluation de l'état de conservation d'un habitat donné : **1)** acquisition de connaissances fondamentales sur la structure, la composition et le fonctionnement de l'habitat en l'absence de perturbation et donc, évaluation de son état écologique initial et naturel (état « zéro ») ; **2)** recueil d'informations concernant la source, le type, le mode d'application, l'intensité et la fréquence de la ou des perturbations anthropiques pouvant impacter cet habitat ; **3)** identification des variations de la communauté sous l'influence d'une perturbation donnée, selon un gradient d'intensité ; **4)** identification de « seuils de perturbation » et des espèces les plus vulnérables à chacun de ces seuils ; **5)** sélection des espèces ou groupes d'espèces qui répondent le plus fortement et fréquemment à la perturbation ; **6)** construction d'un indicateur de perturbation à partir des espèces ou groupes d'espèces sélectionnés, permettant d'évaluer l'état écologique de l'habitat avant et après influence de la perturbation ; **7)** validation de l'indicateur auprès de la communauté scientifique ; **8)** diffusion de l'indicateur auprès des gestionnaires.

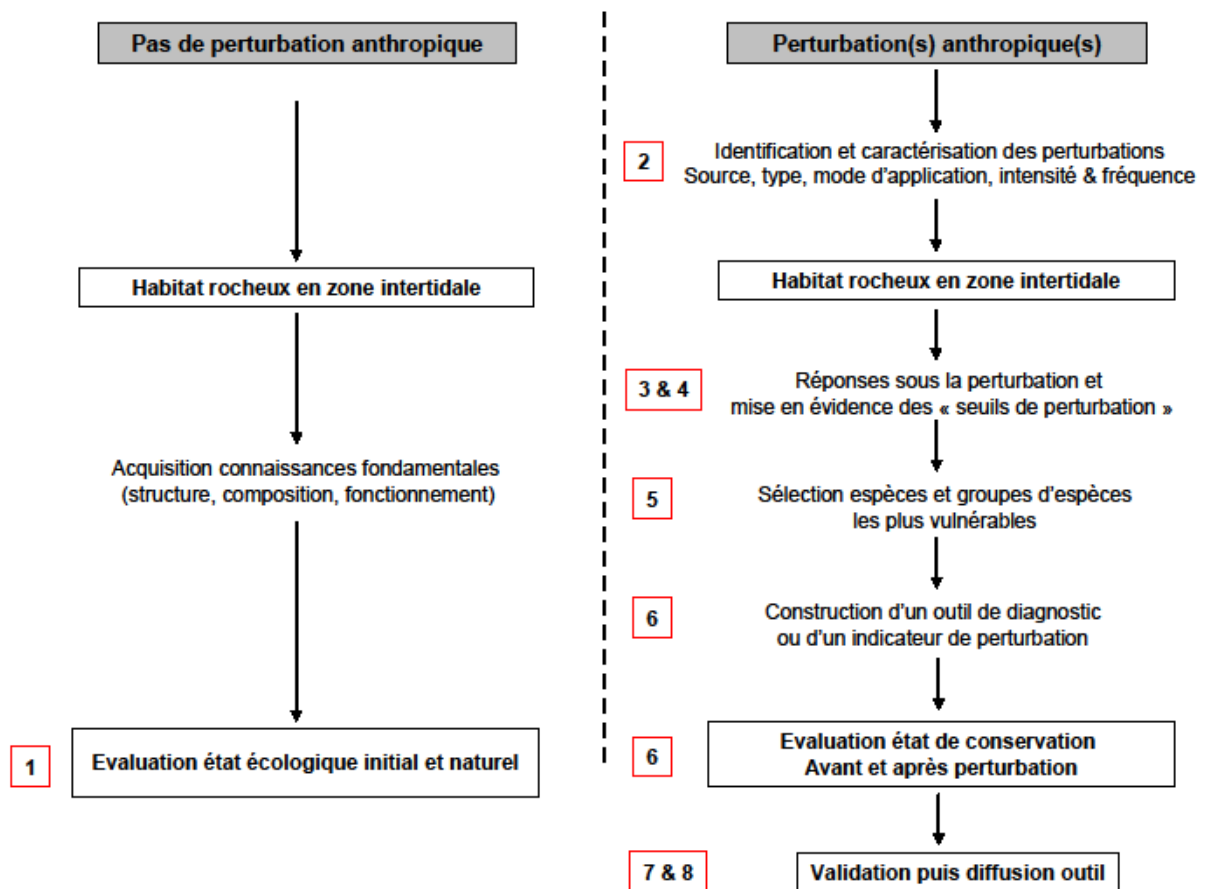


Fig.1. Les différentes étapes nécessaires à la mise en place d'un indicateur de perturbation permettant l'évaluation de l'état de conservation d'un habitat rocheux intertidal.

Forts de leur diversité, de leur biodiversité élevée et en raison des menaces qui peuvent les affecter (arrivées chroniques ou ponctuelles de polluants, interactions avec les usages anthropiques...), les milieux rocheux intertidaux nécessitent des *stratégies de conservation* adaptées à leurs spécificités et à chaque perturbation susceptible de les dégrader. Aujourd'hui pourtant, le constat est le suivant : en raison des difficultés inhérentes à leur échantillonnage (contrainte naturelle de la marée, accessibilité aux sites réduite, complexité architecturale, existence d'une multitude de microhabitats) et de leur moins bonne représentativité le long du littoral français en comparaison avec les milieux sableux et les zones de marais, les milieux rocheux intertidaux sont *insuffisamment étudiés* par la communauté scientifique. Conséquence directe d'un manque de données, un *vide méthodologique* est alors constaté quant aux *questions d'évaluation d'état de conservation et de valeur patrimoniale* de ces milieux. En effet, sur les 60 indices environ basés sur les concepts de « Health indicators » ou « Biodiversity indicators » (Grall & Coïc 2006, Diaz et al. 2004, Dauvin 2007), l'immense

majorité d'entre eux ne concerne que l'évaluation des substrats meubles, dulcicoles ou marins. Quant aux quelques rares et récents indices multivariés qui s'appuient sur les communautés des substrats durs intertidaux, ils sont presque exclusivement développés dans le cadre de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE) pour évaluer la qualité écologique des Masses d'Eaux Côtières (MEC) ou de Transition (MET) (Orfanidis et al. 2001, 2003, Wells et al. 2007, Diez et al. 2012).

La construction d'indicateurs spécifiquement et uniquement destinés à l'évaluation de la qualité écologique des milieux rocheux intertidaux, notamment lorsqu'ils sont soumis à l'influence de perturbations anthropiques « *physiques* » (qui relèvent principalement des usages récréatifs et professionnels du milieu et non de l'arrivée de polluants), constitue un sujet de recherche encore largement délaissé par la communauté scientifique internationale.

Face à ce constat et aux enjeux de conservation qui les concernent, la récente Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin (DCSMM 2008) a souligné la nécessité d'améliorer les connaissances fondamentales sur la structure et la dynamique de ces substrats et de *développer de nouveaux critères d'évaluation de leur qualité écologique*.

Un croisement de disciplines essentiel

Les problématiques de conservation naissent généralement de l'observation d'une espèce menacée, d'une communauté ou d'un type d'habitat perturbé sur un territoire donné. La dimension « écologique » des questions de conservation fut, par conséquent, longtemps considérée comme prioritaire, et la légitimité des biologistes à s'y intéresser tout à fait évidente. Si elle n'en demeure pas moins indispensable, l'expertise seule d'un biologiste de la conservation permet pourtant rarement de prendre en considération tous les tenants et aboutissants d'un milieu perturbé. Très souvent, celui-ci se heurte à la difficulté de mener de front les inventaires biologiques, dont il est généralement le spécialiste, et la collecte de données nécessaire à l'identification et à la caractérisation de la perturbation en elle-même. L'intervention d'autres spécialistes (géographes, sociologues, ethnologues) devient alors nécessaire pour répondre aux questions suivantes : comment détecter une perturbation anthropique donnée? Quels facteurs environnementaux ou anthropiques sont susceptibles de la déclencher ou de l'accentuer? Quels sont ses modes de diffusion sur l'estran? A quels niveaux de l'estran agit-elle préférentiellement? Quels sont alors les habitats ciblés? A quelles fréquences et intensités la perturbation est-elle exercée? Et lorsqu'il s'agit d'usages, quels sont les pratiques et comportements à l'origine des impacts les plus nocifs et destructeurs des habitats?

Il faut finalement attendre la seconde moitié du XX^{ème} siècle et les conférences successives de San Diego (1978) puis de Rio (1992) pour que la nécessité de l'*interdisciplinarité* dans le traitement des questions de conservation soit soulignée. Selon Létourneau (2008) : « *l'interdisciplinarité est ce niveau vu comme plus complexe où les collaborations sont fréquentes, donnent lieu à des échanges constructifs et où l'intégration*

commence entre les différents discours disciplinaires. Les échanges produiraient en quelque sorte des réaménagements intersubjectifs de notre savoir; quelque chose comme un langage et un savoir commun se dégageraient peu à peu, des liens se construiraient peu à peu à l'interface des épistémologies ». Outre un élargissement des échelles d'observation, la pratique de l'interdisciplinarité permet à différents spécialistes de collaborer, d'échanger leurs méthodes et résultats et par conséquent, d'aller plus loin dans l'acquisition de connaissances. En milieu marin et intertidal, un exemple concret est celui de l'étude des phénomènes d'eutrophisation. Le croisement des compétences et savoir-faire des géographes ou géomaticiens avec ceux des biologistes mais aussi le recours à des outils tels que la modélisation ou la cartographie, ont rendu possible la représentation visuelle et dynamique des déplacements d'algues vertes ou blooms phytoplanctoniques toxiques en mer côtière et sur la zone intertidale.

Plus récemment et à plus grande échelle encore, les programmes de recherche LITEAU créés en 1998 par le ministère en charge du Développement durable, se sont eux aussi penchés sur les questions de conservation des milieux naturels. Plusieurs d'entre eux font appel aux contributions croisées de pratiques disciplinaires différentes, relevant des sciences de la nature et/ou des sciences de la société. Dans ce contexte, les études qui concernent les *interactions entre usages anthropiques et milieux naturels* et celles qui visent l'émergence d'outils nouveaux pour l'évaluation de l'état de conservation des habitats « *perturbés ou physiquement dégradés* » par ces usages, constituent un cadre idéal pour la pratique de l'interdisciplinarité entre sciences naturelles et sciences de la société.

En effet, si nombre d'écologues disposent de connaissances de base en cartographie leur permettant notamment de reporter leurs observations de terrain dans les Systèmes d'Information Géographiques (SIG), peu d'entre eux disposent des compétences requises en sémiologie graphique dès lors qu'il s'agit de représenter les activités en elles-mêmes (flux de visiteurs, passages d'engins motorisés, représentation de sentiers, entrées sur un site, parkings...). De la même manière que la construction d'un SIG ne s'improvise pas, la collecte de données relatives *aux aspects qualitatifs, quantitatifs et comportementaux des activités de loisirs et professionnelles* sur les milieux naturels peut nécessiter l'intervention de géographes spécialisés en suivis de fréquentation mais aussi de sociologues et d'ethnologues. Cet appel aux sciences humaines et sociales de la part des biologistes fonctionne également dans le sens inverse puisqu'il est tout à fait délicat d'accéder à la notion « d'impact » sur un habitat naturel sans l'apport des connaissances de biologistes de la conservation : « *les limitations imposées aux géographes pour le recueil et l'analyse des données touchant à des domaines plus spécialisés, les sciences naturelles par exemple, gênent les avancées de l'étude des impacts des activités de loisirs sur l'environnement en géographie* » (Peuziat 2005).

En dépit de leur intérêt, les suivis qui utilisent l'interdisciplinarité pour l'observation des interactions usages anthropiques/milieu naturel côtier et marin sont encore très peu nombreux en France. Parmi les études existantes il est possible de mentionner :

Introduction générale

- Les suivis d'impact *des engins de pêche « traînants » sur les fonds marins* (pêche à la drague, à la ligne de traîne, au chalut de fond, au chalut pélagique, à la perche) (Tudela 2004) et ceux liés à l'exploitation des Laminaires sur les fonds durs (prélèvement par scoubidou pour *Laminaria digitata* et utilisation de dragues à gelidium ou « peignes » pour *Laminaria hyperborea*) ;
- Les mesures d'impact des pratiques conchylicoles sur les biocénoses des milieux meubles (Thèse de Bouchet 2007, programme LITEAU IPRAC 2007-2009) ;
- Quelques travaux de recherche récents sur l'impact des activités de loisir en milieu côtier (Tableau 1).

Tableau 1

Programmes de recherche impliquant une interdisciplinarité à travers l'observation des interactions entre activités de loisirs et espaces côtiers du territoire français métropolitain.

Nom du programme	Porteurs et Partenaires	Coordination	Date(s)
Programme LITEAU FHUVEL: Caractérisation de la fréquentation littorale et détermination d'indicateurs de vulnérabilité écologique pour définir des modes de gestion durable – Cas de la bande littorale du projet de parc national des calanques	Institut de Recherche pour le Développement, Université de la Méditerranée Aix Marseille II	Lidwine LE MIRE PECHEUX Université Paul Cézanne Aix-Marseille III Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie Caroline DEMARTINI Direction Régionale de l'Environnement de l'Aménagement et du Logement Provence Alpes Côte d'Azur	2009
Thèse: Le dérangement de l'avifaune sur les sites naturels protégés de Bretagne : état des lieux, enjeux et réflexions autour d'un outil d'étude des interactions hommes/oiseaux	Laboratoire Geomer Université de Bretagne	Nicolas LE CORRE Université de Bretagne Occidentale; Géomer : Littoral, Environnement, Télédétection, Géomatique	2009
Thèse : L'évaluation des besoins de conservation d'un patrimoine naturel littoral marin, l'exemple des estrans meubles de l'archipel de Chausey	Muséum National d'Histoire Naturelle et Station Marine de Dinard	Laurent GODET Muséum National d'Histoire Naturelle et Station Marine de Dinard	2008
Thèse: Plaisance et environnement : Pratiques, représentations et impacts de la fréquentation nautique de loisir dans les espaces insulaires. Le cas de l'archipel de Glénan (France)	Laboratoire Geomer Université de Bretagne	Ingrid PEUZIAT Université de Bretagne Occidentale; Géomer : Littoral, Environnement, Télédétection, Géomatique	2005
Programme LITEAU: Evaluation de l'état écologique des milieux côtiers et des effets anthropiques associés : mise en place d'une méthode basée sur les relations bernaches – zostères dans le Golfe du Morbihan	Université de Lyon I, Centre National de Recherche	Martine ANTONA CIRAD	2004-2007

<p>Programme national sur la diversité biologique - Programme de recherche espaces protégés : Contribution à la gestion et à la conservation des espaces marins insulaires protégés (Manche-Atlantique) : les activités de pêche à pied et de plongée</p>	<p>Université de Bretagne Occidentale Muséum national d'Histoire Naturelle</p>	<p>Christian HILY Université de Bretagne Occidentale; Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin</p>	<p>2004</p>
<p>Programme LITEAU : Gestion des usages récréatifs liés au nautisme dans les îles et les archipels du Ponant. Application à l'archipel des Glénans</p>	<p>Laboratoire Geomer Université de Bretagne Occidentale, CNRS</p>	<p>Louis BRIGAND Université de Bretagne Occidentale; Géomer : Littoral, Environnement, Télédétection, Géomatique</p>	<p>2000-2003</p>

Parmi les suivis figurant dans le [tableau 1](#), rares sont ceux qui abordent les interactions usages anthropiques/espaces littoraux ou marins à travers l'observation *simultanée* de plusieurs activités anthropiques ou plusieurs habitats. Nous remarquons en effet qu'ils ciblent préférentiellement une activité anthropique donnée (cheminement, équitation, camping, nautisme de plaisance, conchyliculture, pêche à pied...), un type de milieu (espaces dunaires, estrans sableux ou rocheux, zones de vasières, secteurs insulaires, mer côtière...) ou une communauté bien spécifique (herbiers de zostères, banquettes à lanices, avifaune, communauté des champs de blocs...).

Par ailleurs, il faut noter que ces travaux sont essentiellement abordés par des biologistes lorsque les questions d'impact sur un ou plusieurs habitats sont privilégiées, et par des géographes souvent spécialistes des questions de fréquentation dès lors qu'un suivi de l'activité observée est engagé. A titre d'exemple, Le Corre au cours de ses travaux de thèse (2008), a démontré l'absence de la géographie dans l'étude du dérangement de la faune sauvage, et plus particulièrement de l'avifaune par la fréquentation humaine : « *une recherche bibliographique réalisée à partir de cinq bases de données nationales et internationales nous a permis d'extraire 272 articles concernant le dérangement de l'avifaune sur la période 1976/2005 [...] on constate qu'aucune étude n'a été réalisée par des laboratoires de géographie ou par d'autres sciences humaines* ». De même, les travaux de recherche de Peuziat (2005) qui se sont penchés sur l'impact des mouillages sur les herbiers de zostères de l'archipel des Glénan, avaient avant tout vocation à mieux connaître l'activité de plaisance jusqu'alors peu étudiée par les domaines scientifiques. Les questions relevant des sciences humaines et sociales (acquisition de connaissances sur les activités anthropiques) et celles qui abordent la notion de conservation des milieux côtiers et marins (identification et caractérisation des réponses d'un habitat naturel soumis à une activité anthropique) sont donc rarement traitées avec la même équité au sein d'une seule et même étude.

Enfin, à l'exception des travaux de Hily et al. (2004) lors du « Programme national sur la diversité biologique », aucun suivi d'activités anthropiques de loisir n'aborde la question d'impact sur les milieux rocheux intertidaux.

Le faible nombre de suivis faisant intervenir l'interdisciplinarité pour traiter des questions de conservation sur l'espace littoral et marin traduit-il une difficulté des spécialistes de différentes disciplines à collaborer en raison de points de vue différents ? Ou s'agit-il plutôt d'une conséquence du retard pris sur les questions de conservation par rapport au milieu terrestre ? Nombre d'activités récréatives en milieu littoral et marin ont en effet vu le jour avec le développement récent du tourisme balnéaire. C'est le cas de la plaisance notamment, mais aussi de la pratique de la pêche à pied progressivement devenue récréative dans les années 1960. Mais d'autres paramètres sont susceptibles d'expliquer les contraintes d'observation des activités de bord de mer ou nautiques : le plus souvent « non encadrées », elles peuvent revêtir différents aspects et par conséquent impacter une grande diversité de milieux (sableux, rocheux, sablo-vaseux, dunaires ou terrestres). Enfin, rappelons que leur observation sur un espace qui ne découvre que quelques heures par jour ou qui nécessite des déplacements en embarcation rend la collecte de données plus délicate et contraignante qu'en milieu terrestre.

Problématique et objectifs de thèse : un besoin de connaissances nouvelles concernant les conséquences des activités de loisirs sur les biocénoses de l'estran rocheux

La présente thèse s'inscrit dans la lignée des réflexions engagées par la région Bretagne, les Directives Natura 2000, Cadre stratégie sur l'Eau, et plus récemment Cadre Stratégie pour le Milieu Marin, concernant la *caractérisation de l'état de conservation des habitats intertidaux* et à plus grande échelle, des sites littoraux exposés aux perturbations anthropiques.

Elle vise plus particulièrement *la mesure de l'impact de perturbations anthropiques physiques liées aux usages des milieux rocheux intertidaux* à travers : 1) l'acquisition de nouvelles connaissances fondamentales et 2) le développement d'indices de qualité écologique permettant d'évaluer l'état de conservation de ces biotopes mais aussi de suivre leur évolution dans le temps sous différents niveaux d'intensité de perturbations physiques.

Faisant preuve d'une interdisciplinarité à travers la collecte de données de fréquentation, nos travaux de recherche se penchent notamment sur *l'impact de la pêche à pied récréative sur les champs de blocs de bas d'estran* et les conséquences du *piétinement lié à la fréquentation humaine sur les platiers rocheux bretons*.

La thèse dans le champ de la recherche appliquée

Né de la volonté du bureau d'étude « Hémisphère SUB » d'initier un projet de recherche au plus près du terrain, ce travail de thèse fait l'objet d'une convention CIFRE délivrée par l'Association Nationale de la Recherche Technique (ANRT). Dans le domaine de l'écologie et plus précisément celui de l'écologie marine, ce type de contrat est encore peu fréquent en France.

En se plaçant délibérément dans le champ de la recherche appliquée, la thèse fut aussi l'occasion de fédérer un certain nombre de partenaires scientifiques et associatifs mais aussi des gestionnaires de sites Natura 2000, conservateurs de réserves naturelles et réseaux de bénévoles ou naturalistes désireux de partager leurs expériences et d'en apprendre davantage sur les problématiques environnementales de « leurs » estrans. A l'instar des modèles anglo-saxons (Society for Conservation Biology, Countryside Council for Wales Marine Intertidal), ce travail de recherche s'inscrit dans une démarche « partagée », au plus près des attentes concrètes des acteurs de terrain, usagers et gestionnaires du littoral.

Pour traiter de l'impact de la pêche à pied récréative sur l'habitat champ de blocs notamment, trois partenariats privilégiés ont été établis : le premier avec l'association VivArmor Nature et la Réserve Naturelle de la Baie de Saint-Brieuc, le second avec la Réserve Naturelle des Sept-Iles et le troisième avec la commune de Guissény. Ce dernier fut aussi l'occasion de mettre en place un « atelier professionnel » avec des étudiants de deuxième année du Master Expertise et Gestion de l'Environnement Littoral (IUEM).

D'autres échanges plus ponctuels mais tout aussi constructifs, sont venus jaloner ce travail de recherche : interactions avec les agents et chargés de mission du Parc Marin de la Mer d'Iroise, travail de terrain avec la gestionnaire du site Natura 2000 « Rade de Brest », partage de connaissances à l'occasion des journées nationales pêche à pied, interventions au cours des formations ATEN (Atelier Technique des Espaces Naturels à destination des gestionnaires), *etc.* Quel que soit leur forme, ces échanges furent indispensables pour la mise en œuvre des protocoles de terrain et ont souvent permis l'ajustement des méthodologies en cours de route.

Plan de thèse

Notre plan de thèse s'articule autour de trois grandes parties :

1. Enjeux de conservation et menaces anthropiques, application aux milieux rocheux côtiers bretons

L'objectif de cette première partie consiste à rappeler les grandes caractéristiques du milieu intertidal rocheux, tant du point de vue de son organisation que de son fonctionnement, mais aussi de préciser le contexte européen, national et régional dans lequel s'inscrit la thèse. Les pressions anthropiques ponctuelles ou chroniques susceptibles d'altérer « le bon état écologique » des habitats rocheux seront aussi évoquées, et l'inventaire des outils de

qualification d'état de conservation existants établi. Ce premier volet s'achèvera par un rappel du champ d'application de la thèse.

2. Caractérisation des impacts du piétinement lié à la fréquentation humaine

Le second sujet traité fait figure de nouveauté parmi les études menées sur le littoral français. Alors que le piétinement est considéré comme l'une des principales causes de dégradation des macroalgues et moulières des platiers rocheux dans de nombreux pays anglo-saxons (Australie, Nouvelle-Zélande, Californie, Royaume-Uni...), cette problématique n'a encore jamais été étudiée en France. Le caractère essentiellement expérimental de notre étude, a permis de poser les premières bases méthodologiques des suivis, de mettre en évidence les espèces et descripteurs les plus sensibles à la perturbation et, de manière plus générale, de révéler les enjeux environnementaux liés au passage de visiteurs sur la zone médiolittorale d'un estran rocheux breton.

3. Caractérisation des impacts de la pêche à pied récréative à l'échelle des champs de blocs de bas d'estran

Cette troisième partie s'inscrit dans les travaux de recherche que mène actuellement C. Hily sur les questions de conservation des habitats côtiers. A partir des connaissances acquises sur la biodiversité et la fonctionnalité de l'habitat champ de blocs (Le Hir 2002, Hily et Le Hir 2005) et des premières observations rendant compte de sa vulnérabilité sous la pression de pêche à pied (Hily et al. 2004), nous sommes désormais en mesure de : 1) suivre plus précisément les variations de biocénose de l'habitat sous un gradient de perturbation, 2) proposer des outils permettant l'évaluation de son état écologique sous l'activité de pêche à pied récréative.

Une synthèse générale vient conclure ce manuscrit et propose de nouvelles voies de recherche et de réflexion sur la gestion-conservatoire des milieux rocheux intertidaux.



**PARTIE I - ENJEUX DE CONSERVATION
ET MENACES ANTHROPIQUES,
APPLICATION AUX MILIEUX ROCHEUX
COTIERS**



Introduction

Quels sont les enjeux de conservation, de protection et de gestion qui se déroulent et se croisent sur l'espace littoral et marin ? Les stratégies développées aux échelles européennes, nationales ou locales permettent-elles de réguler ou de réduire efficacement les sources de perturbation de la zone côtière ? Les pressions anthropiques ponctuelles ou chroniques prennent-elles toutes la forme d'une menace pour les milieux rocheux intertidaux ? Quelles sont celles à l'origine de perturbations majeures capables de provoquer le déséquilibre des communautés rocheuses intertidales ? Et comment évaluer les réponses de la faune et de la flore à ces perturbations tout en les distinguant des variations naturelles qui se déroulent dans le même temps ?

Trois chapitres vont nous permettre d'explorer ces questions puis d'y répondre :

1. Le premier est consacré au rappel des *facteurs physiques et biologiques* à l'origine de la complexité des milieux rocheux intertidaux. Nous reviendrons notamment sur la notion d'*habitat* mais aussi sur les critères ou typologies existants permettant leur distinction à l'échelle de l'estran ;
2. Le deuxième chapitre est l'occasion de faire la synthèse des *mesures et stratégies de conservation* passées ou en cours, appliquées à l'échelle européenne ou nationale ;
3. Le troisième chapitre enfin, passe en revue l'ensemble des *pressions anthropiques ponctuelles ou chroniques* susceptibles de s'exercer et d'impacter les milieux rocheux intertidaux. Il revient également sur les outils et indicateurs de qualité écologique existants et s'interroge sur leur pertinence à l'échelle des habitats rocheux.

Cette première partie de manuscrit s'achève sur la description du cadre méthodologique de nos travaux à l'échelle de la région Bretagne.

CHAPITRE 1 - Caractérisation des habitats rocheux côtiers

1. Complexité du milieu rocheux intertidal

1.1. Environnement physique

Souvent apparenté à un véritable « laboratoire à ciel ouvert » (Menge & Branch, 2001), le milieu intertidal rocheux présente des conditions physiques extrêmement variables sur de courtes distances et durées et concentre une extraordinaire diversité d'espèces sessiles et mobiles de petite taille, souvent observables à l'œil nu et rapidement manipulables expérimentalement.

Sa complexité et la délimitation de ses différentes communautés tiennent principalement à l'influence de deux grands facteurs ou « gradients » environnementaux : *l'alternance des marées* et *l'exposition à l'action des vagues*.

1.1.1. Alternance des marées

Parler de l'alternance des marées tout d'abord, revient à décrire le flux et reflux de la mer sur la zone intertidale. Quatre types de marée existent à travers le monde (semi-diurne, diurne, semi-diurne à inégalité diurne et mixte) ; ils dépendent de paramètres tels que la latitude et diffèrent par leur régularité et le nombre de marées par cycle de 24 heures. Le type de marée prépondérant en Atlantique et qui concerne la région Bretagne est « semi-diurne ». Il correspond à deux pleines mers et deux basses mers d'importances sensiblement égales par jour ; il s'agit du type de marée prépondérant en Atlantique.

A l'échelle des communautés, toute alternance de marée entraîne une *répartition verticale* des espèces d'algues et de faune le long d'un gradient hypsométrique. Limités par leur capacité physiologique à résister ou non à une exondaison prolongée, les organismes intertidaux vont en effet se positionner différemment du haut vers le bas de l'estran y compris lorsque l'exondation de l'estran qui accompagne l'alternance des marées ne dépasse pas quelques dizaines de centimètres (cas de la côte ouest de la Suède, Johanneson 1989). Largement décrite dans la littérature (Lewis 1964, Stephenson & Stephenson 1972, Branch & Griffiths 1988), cette répartition verticale est plus connue sous le terme de « zonation » ou « étagement » de l'estran (Stephenson & Stephenson 1972). Sur la zone rocheuse, elle est notamment à l'origine de la création de différentes « ceintures algales », chacune pouvant s'apparenter à un habitat décrivant une communauté spécifique avec ses propres particularités de structure et de diversité.

1.1.2. Hydrodynamisme

Outre le taux d'exondaison, les organismes intertidaux sont soumis à l'action des vagues. La distribution des communautés intertidales varie donc également dans le *sens horizontal* le long des côtes, parfois sur de très courtes distances selon les modes hydrodynamiques qui s'exercent à l'échelle d'un estran (Lewis 1964, Dayton 1971, Menge 1976, Little & Kitching 1996). Sur les zones rocheuses, un fort hydrodynamisme est susceptible d'entraîner la disparition complète des couvertures algales au profit de couvertures animales (cirripèdes, moulières, organismes filtreurs...), tandis qu'un déferlement des vagues modéré à faible provoquera l'apparition de couvertures végétales clairsemées à denses.

Ces deux gradients environnementaux caractérisent le milieu de vie intertidal en général et contrôlent en grande partie la distribution et l'abondance des communautés sur les milieux rocheux intertidaux. S'ils sont à l'origine de nombreuses similitudes d'une région du globe à l'autre (distribution verticale et horizontale des communautés), la composition, la dynamique et la variabilité des structures de communautés résultent d'un croisement de facteurs abiotiques et biotiques beaucoup plus complexe, également variable dans le temps et l'espace.

1.2. Dynamique des communautés intertidales rocheuses sous l'influence de facteurs biotiques et abiotiques

1.2.1. Facteurs abiotiques ou « physiques »

La salinité fait partie des *facteurs abiotiques* capables de générer des variations dans la structure d'une communauté. Ses fluctuations du haut vers le bas de l'estran en cas d'infiltrations d'eau douce en provenance de la zone de résurgence ou horizontalement lorsqu'il s'agit d'apports fluviaux, peuvent constituer une source de stress pour certains organismes intertidaux (Menge & Branch 2001). Le retrait de la mer est lui aussi susceptible de créer des variations brutales de salinité sur une portion de zone rocheuse : en hiver il expose l'estran à de fortes baisses de salinité par les précipitations ; en été au contraire, la plus forte évaporation augmente la salinité (Little & Kitching 1996). Certains estrans rocheux présentent également un gradient sédimentaire lorsque les eaux littorales transportent avec elles une charge élevée de particules inorganiques.

A l'échelle de *microhabitats* tels que les cuvettes, surplombs ou encore crevasses sur la zone rocheuse, des *microgradients* de luminosité, d'humidité, de salinité ou encore de température peuvent aussi être observés. Les superpositions de blocs sur blocs (Hily & Le Hir, 2005) ou de strates algales entre elles, participent également à la création de petites cavités ou logettes propices à la croissance de certaines espèces que l'on retrouve habituellement plus bas sur l'estran – e.g. faune coloniale de type éponges, ascidies et bryozoaires coloniaux qui se développe préférentiellement dans des conditions de faible luminosité et d'humidité constante –.

Partie I. Chapitre 1 – Caractérisation des habitats rocheux côtiers

Les effets de ces facteurs physiques sur la structure d'une communauté vont principalement dépendre de leur intensité, de leur durée et de leur fréquence. Lorsqu'ils sont réguliers et peuvent être prédits, les organismes s'y adaptent. L'exemple du flux et reflux de la mer sur la zone intertidale en est d'ailleurs un parfait exemple. D'autres phénomènes naturels à l'inverse, peuvent avoir des conséquences beaucoup plus néfastes sur les communautés en raison de leur irrégularité ou de leur forte intensité. Sousa (1979a,b) s'est notamment intéressé aux effets du retournement des blocs intertidaux par l'action des vagues. Il a pu montrer que la fréquence avec laquelle les blocs sont retournés dépend à la fois de la force des vagues et de la taille des blocs eux-mêmes. Lorsque le retournement des blocs est intense et fréquent (blocs de petite taille ou action des vagues extrêmement forte capable de retourner des blocs de plus grande taille de manière régulière), la biodiversité de l'habitat diminue considérablement. Elle est à l'inverse plus élevée pour un *niveau intermédiaire de perturbation*. Ces résultats appuient l'hypothèse selon laquelle il existe pour un habitat et un type de perturbation donnés, un « seuil » de perturbation à partir duquel la biodiversité observée en l'absence de la perturbation augmente (« Intermediate Disturbance Hypothesis », Connell 1978). Ce phénomène s'explique en partie par la libération de l'espace suite à la disparition d'individus en certains endroits, espace pouvant alors être recolonisé par de nouvelles espèces, non présentes initialement parce que moins compétitrices pour l'espace ou la ressource que d'autres. De nombreux auteurs parlent également « d'adaptation » ou de « tolérance » des organismes intertidaux aux variations environnementales, notamment pour expliquer la zonation des communautés en milieu intertidal (Broekhuysen 1940, Underwood 1978).

En dépit de leur intérêt, les seuils de perturbation à partir desquels la biodiversité est susceptible d'augmenter ou à l'inverse de diminuer, sont encore très mal connus et peu étudiés quel que soit l'habitat ou le type de perturbation considérée (naturelle ou d'origine anthropique). Par ailleurs, il faut noter que ce qui constitue une source naturelle de stress pour une espèce (e.g. force des vagues, retournement de blocs, changement brutal de température, de luminosité ou de condition d'humidité) ne l'est pas forcément pour une autre espèce. En milieu rocheux notamment, les espèces sessiles sont souvent bien plus exposées et vulnérables aux variations des facteurs abiotiques que les espèces mobiles qui ont la possibilité de se déplacer pour y échapper.

1.2.2. Facteurs biotiques ou « biologiques »

De nombreuses études se sont aussi consacrées à l'observation des *facteurs biotiques* tels que la prédation, le parasitisme, la compétition intra - et inter-spécifique pour l'espace ou la ressource disponibles, le mutualisme, *etc.* Tous ces processus correspondent à des *interactions entre espèces* capables elles aussi d'expliquer et de réguler la répartition des communautés sur la zone intertidale rocheuse.

Partie I. Chapitre 1 – Caractérisation des habitats rocheux côtiers

L'attention portée aux facteurs biotiques démarre véritablement dans les années 60, après la publication des résultats de deux suivis très convaincants réalisés par Connell (1961a, b). Dans un premier temps, l'auteur démontre que la limite basse de la zone à balanes du médiolittoral supérieur est contrôlée par un phénomène de *compétition interspécifique* pour l'espace. Au niveau du médiolittoral inférieur en revanche, ce sont à la fois des processus de *compétition intraspécifique* pour l'espace et de *prédation* par les buccins qui déterminent la limite inférieure de la zone à balanes.

Cinq ans plus tard, c'est Paine (1966) qui publie des résultats démontrant que la prédation d'une étoile de mer sur les moulières du médiolittoral moyen contrôle la limite basse de cet habitat. Il s'agit de la première étude démontrant : 1) que la prédation peut contrôler la diversité des espèces au sein d'une communauté, 2) l'existence « d'espèces clés », autrement dit des espèces capables d'influencer voire de contrôler fortement les abondances des autres espèces d'une même communauté, 3) l'apparition d'effets indirects de la prédation sur une espèce ou une communauté d'espèces.

D'autres phénomènes tels que les processus de *facilitation*, autrement dit le potentiel d'une espèce à provoquer un ou plusieurs effets positifs sur d'autres espèces, ont eux aussi été étudiés, notamment lors de l'observation des mécanismes de succession (Clements et al. 1926, Connell & Slatyer 1977). Sur la zone rocheuse intertidale, les processus de facilitation entre espèces impliquent souvent des suivis expérimentaux (Menge 1995). Citons à titre d'exemple, l'expérience de Dayton (1975) menée sur les communautés algales de bas d'estran. L'auteur s'est intéressé à l'influence de la canopée de Fucales et Laminaires sur la strate algale sous-jacente composée d'algues rouges foliacées. Parmi ces dernières, de nombreuses espèces disparaissent dès lors que la strate de Fucales et Laminaires est retirée. Bien dense et majoritairement composée d'individus de grande taille, cette strate algale offre en effet des conditions environnementales propices au développement des algues rouges en les protégeant de la dessiccation notamment. Ces résultats rejoignent la notion de microgradients et microhabitats évoquée précédemment.

Largement décrits dans la littérature en différentes régions du globe (Underwood 1979, Lubchenco 1980, Hawkins & Hartnoll 1983, Branch et al. 1992), de tels résultats ont déclenché des changements de paradigmes spectaculaires, tant en écologie marine (nouvelles manières d'étudier les variations de structures de communautés) que dans les domaines de l'écologie terrestre et des milieux aquatiques d'eau douce. L'étude des interactions entre espèces a également permis de mieux connaître et comprendre le fonctionnement trophique des zones intertidales rocheuses.

Enfin, si les facteurs physiques et interactions entre espèces sont déterminants pour la dynamique et la distribution des communautés à l'échelle d'une zone, d'un habitat ou d'un microhabitat rocheux, il ne faut pas oublier l'influence du *recrutement larvaire* qui intervient lui aussi dans la régulation des populations. Son succès dépend de plusieurs éléments, principalement du comportement des larves au moment de la sélection des sites à coloniser et de la quantité de larves à être recrutée sur un estran. La colonisation des surfaces rocheuses

par les larves de balanes par exemple, va dépendre à la fois de la position des larves dans la colonne d'eau (Grosberg 1982), de la « rugosité » de la surface rocheuse (Crisp & Barnes 1954) mais aussi de la présence ou non de balanes sur cette surface au moment du recrutement (Knight-Jones 1955).

Bien que chacun des facteurs physiques et biologiques évoqués soit susceptible d'intervenir dans la définition des habitats et de leurs communautés, leur période et mode d'action mais aussi leur fréquence et intensité, diffèrent bien souvent d'un site à l'autre, y compris au sein d'un même secteur biogéographique. Cette variabilité naturelle explique que certaines observations similaires d'un site à l'autre découlent de facteurs différents (e.g. l'étagement peut être dû au gradient hypsométrique mais aussi à la compétition ou à la prédation) ou à l'inverse, que des modèles biologiques différents soient causés par le même facteur (e.g. la prédation peut déterminer la zonation ou la diversité d'un site).

2. Hiérarchisation des habitats côtiers : typologies existantes et programmes de cartographie et de surveillance

2.1. La notion d'habitat en cartographie

Éléments structuraux et fonctionnels du paysage intertidal, les habitats côtiers tout comme les habitats terrestres et marins, se rapportent avant tout à un *biotope et une biocénose*. Cette dernière est contrôlée par les paramètres physiques et biologiques environnementaux évoqués dans le point précédent mais aussi par les actions humaines, capables elles aussi d'intervenir dans le façonnement des paysages naturels. Dans un premier temps, la différenciation et la caractérisation des habitats se sont donc basées sur l'acquisition de connaissances scientifiques – i.e. diversité spécifique, structure de la communauté, type architectural, conditions abiotiques requises pour l'apparition de l'habitat, *etc* –.

Leur *classification* les uns par rapport aux autres est venue dans un second temps, principalement dans un souci d'inventaire, de gestion et de suivi des habitats dans les sites bénéficiant d'un statut de protection spéciale (sites Natura 2000, parcs régionaux et nationaux, réserves naturelles, aires marines protégées). Pour atteindre ces objectifs, différentes *typologies d'habitats*, européennes et/ou nationales, ont vu le jour ces dernières années. Parallèlement, de nouvelles techniques et nouveaux outils cartographiques se sont développés, permettant de visualiser de plus en plus finement la répartition des habitats à une période donnée.

Dans ce contexte, une autre définition peut être retenue pour le terme « habitat ». Il s'agit de celle établie en 2006 par le groupe de travail sur la cartographie des habitats marins (Working Group on Marine Habitat Mapping) du Conseil International pour l'Exploration de la Mer (CIEM- ICES) : « *Un habitat est un environnement particulier qui peut être distingué par ses caractéristiques abiotiques et ses assemblages biologiques associés, fonctionnant à*

Partie I. Chapitre 1 – Caractérisation des habitats rocheux côtiers

des échelles spatiales et temporelles spécifiques mais dynamiques, dans un secteur géographique reconnaissable ».

Cette définition est particulièrement adaptée à la cartographie des habitats et notamment des habitats côtiers et marins, dans le sens où elle insiste sur le côté *délimitable* de ces entités.

2.2. Typologies d'habitats existantes

2.2.1. Typologie CORINE Biotopes

Le programme CORINE Biotopes (COordination de la Recherche de l'INformation en Environnement) lancé en 1983 par la direction générale du Conseil de l'Europe, fut le premier à avoir pour objet la production d'un standard européen de description hiérarchisée des milieux. Il a ainsi conduit à l'élaboration de la typologie européenne « **CORINE Biotopes**¹ », officiellement publiée en 1991, juste avant l'adoption de la Directive européenne « **Habitats-Faune-Flore**² » (Directive 92/43/CEE). Basée sur la description de la végétation, cette typologie regroupe des habitats naturels et semi-naturels tels que : les habitats littoraux et halophiles, les milieux aquatiques non marins, les landes, fruticées et prairies, les forêts, les tourbières et marais, les rochers continentaux, éboulis et sables et les terres agricoles et paysages artificiels (habitats du premier niveau de la typologie).

Il faut noter qu'à la différence de certains pays comme l'Angleterre qui disposaient déjà d'un référentiel national des habitats naturels, d'autres, tels que la France, sont ensuite passés directement à la traduction et l'adaptation de la typologie CORINE Biotopes pour les travaux nationaux (Bissardon & Guibal 1997). Par ailleurs, la version de 1991 ne couvrant à l'origine que les pays de l'Europe de l'Ouest, le travail fut ensuite étendu en 1993 à l'ensemble des pays d'Europe et publié en 1996 par le Conseil de l'Europe sous le nom de « Classification des habitats du paléarctique » (Devilliers & Devilliers-Terschuren 1996).

2.2.2. Manuel d'interprétation des habitats de l'Union européenne EUR 15

Compte tenu de certaines difficultés de classification rencontrées lors de la mise en œuvre de la typologie CORINE Biotopes, le Groupe de Travail Scientifique créé par le Comité Habitats (sous la Directive 92/43/CEE), a souhaité, en mai 1992, la préparation d'un **manuel d'interprétation des habitats de l'Union européenne**. La version EUR 15/2 du manuel rassemble:

- Les fiches descriptives des habitats d'intérêt communautaire dits « prioritaires », autrement dit pour lesquels l'état de conservation est très préoccupant (alors au nombre de 11). Ces fiches établissent des définitions scientifiques claires et

¹ CORINE biotopes manual, Habitats of the European Community. EUR 12587/3, Office for Official Publications of the European Communities, 1991.

² Directive 92/43/CEE du Conseil du 21 mai 1992 concernant la conservation des habitats naturels ainsi que de la faune et de la flore sauvages, J.O. L206, 22.07.92

Partie I. Chapitre 1 – Caractérisation des habitats rocheux côtiers

opérationnelles des types d'habitats, utilisent des éléments descriptifs relativement pragmatiques (e.g. plantes caractéristiques) et tiennent compte des variétés régionales;

- Les fiches descriptives des 36 types d'habitats d'intérêt communautaire non prioritaires, similaires à celles utilisées pour les habitats prioritaires.

2.2.3. Typologie EUNIS

La typologie européenne EUNIS fut développée par l'Agence européenne de l'environnement (<http://eunis.eea.europa.eu/habitats.jsp>) pour répondre aux lacunes que présentaient les systèmes déjà en place (CORINE Biotopes, Classification des habitats du paléarctique, Manuel EUR 15). En environnement marin par exemple, les précédentes typologies restaient non-exhaustives et manquaient de structure logique. Pour pallier à ces difficultés et construire sa partie marine benthique, la typologie EUNIS s'est alors basée sur la « Marine Habitat Classification », classification retenue en Grande Bretagne et en Irlande (projet BIOMAR).

Résultant de l'analyse d'un très grand nombre d'échantillons biologiques associés à des paramètres environnementaux, cette typologie possède également une grande finesse de description (près d'un millier d'habitats décrits). Par ailleurs, sa structure hiérarchique en six niveaux est très bien documentée (dictionnaire et tables décrivant les unités tant au niveau des paramètres abiotiques que de la composition floristique et faunistique).

Enfin, il faut noter que dans sa version la plus récente (2011), EUNIS couvre à la fois les domaines terrestre et marin, et outre les milieux de l'Atlantique nord-est bien décrits dans le cadre de la convention OSPAR, elle a été adaptée à la mer Baltique (Convention Helcom 2000), à la Méditerranée (Convention de Barcelone 1995) et incorpore également les habitats de mer Noire.

2.2.4. Cahiers d'habitats Natura 2000

A partir de 1997, l'Etat français confie au Muséum National d'Histoire Naturelle la coordination de la rédaction des « Cahiers d'habitats ». Il s'agit d'une synthèse des connaissances dont disposent les scientifiques et gestionnaires sur chaque habitat naturel présent sur le territoire français et figurant dans les annexes I et II de la directive « Habitats-Faune-Flore ».

Tous les milieux sont concernés, les « Cahiers d'habitats » sont ainsi déclinés en tomes par grandes catégories d'habitats (e.g. « Cahiers d'habitats côtiers » Tome 2). Sur le plan de leur organisation, les « Cahiers d'habitats » reprennent les dénominations du *Manuel d'interprétation des habitats de l'Union européenne* pour les intitulés des habitats qualifiés de « génériques » (e.g. récifs, replats boueux ou sableux exondés à marée basse, lagunes côtières, grandes criques et baies peu profondes, etc.). Afin de faciliter l'identification des habitats sur

Partie I. Chapitre 1 – Caractérisation des habitats rocheux côtiers

le terrain et d'affiner les connaissances sur le plan scientifique et de la gestion, chaque habitat générique est ensuite décliné en différents « habitats élémentaires » (Tableau 1).

Prenons l'exemple de l'habitat générique « Récifs ». Les différents habitats élémentaires qui s'y rattachent sont les suivants sur la façade atlantique : Roche supralittorale - Roche médiolittorale en mode abrité - Roche médiolittorale en mode exposé - Récifs d'Hermelles - Roche infralittorale en mode exposé - Roche infralittorale en mode abrité - Roche infralittorale en mode très abrité - Cuvettes ou mares permanentes - Champs de blocs.

Tableau 1

Les habitats génériques et le nombre d'habitats élémentaires correspondants (Guillaumont et al. 2008)

Habitats génériques (Directive et manuels d'interprétation européens)		Nombre d'habitats élémentaires Cahiers d'habitats (France)
Code	Nom	
1110	Bancs de sable à faible couverture permanente d'eaux marines	4
1120	Herbiers de posidonies	0
1130	Estuaires	1
1140	Replats boueux ou sableux exondés à marée basse	6
1150	Lagunes côtières	1
1160	Grandes criques et baies peu profondes	2
1170	Récifs	9
8330	Grottes marines submergées ou semi-submergées	1
1120	Herbiers de posidonies	0

Les « Cahiers d'habitats » ont aussi vocation à guider les rédacteurs de « documents d'objectifs », et donc les gestionnaires de sites Natura 2000, dans l'identification des habitats, dans l'analyse dynamique de leur état de conservation et dans la définition d'un cadre de gestion propre à chaque site. Les actions humaines capables de modeler les paysages naturels sont également prises en compte par la directive « Habitats ». Les « Cahiers d'habitats » rappellent donc, lorsque cela est nécessaire, quelles sont les activités anthropiques susceptibles de fragiliser le maintien de l'état de conservation des différents habitats décrits.

2.2.5. Programme REBENT et typologie d'habitats marins benthiques Rebent

Le programme REBENT (<http://www.rebent.org>) est né en 2003 suite à la marée noire de l'Erika. Ses objectifs vis-à-vis des habitats meubles et rocheux intertidaux et subtidaux bretons sont triples :

- Suivre leur biodiversité faunistique et floristique

Partie I. Chapitre 1 – Caractérisation des habitats rocheux côtiers

- Recueillir et mettre en forme les données relatives à leur distribution (cartographies)
- Détecter et suivre leurs évolutions spatio-temporelles (rôle de surveillance).

Le programme est également à l'origine d'un travail d'harmonisation des typologies EUNIS et « Cahiers d'habitats côtiers et marins ». Son objectif principal consiste en l'élaboration d'un *nouveau référentiel typologique* adapté à la cartographie des habitats intertidaux et marins bretons. En effet, bien qu'elles s'inspirent voire découlent les unes des autres, les typologies d'habitats précédemment citées restent *relativement hétérogènes* selon les textes qui les définissent, leur cadre de mise en œuvre ou encore les attentes nationales ou locales à l'origine de leur conception. Cette absence d'harmonisation n'est pas sans poser certaines difficultés, notamment lorsqu'il s'agit de représenter les habitats sous *forme cartographique*. Face à la diversité des typologies existantes et selon les préférences et habitudes de chaque pays, région ou localité, le référentiel sélectionné pour la cartographie d'un site est susceptible de varier, rendant alors impossible l'interprétation des différences et similitudes inter-sites à l'échelle de l'Europe et parfois même, au sein d'un même secteur géographique.

En milieu intertidal, le repérage des différents habitats sur le terrain s'est également révélé difficile à partir des « Cahiers d'habitats » ou de la typologie EUNIS. Les utilisateurs des « Cahiers d'habitats » ont parfois remarqué un manque de discrimination au sein de larges entités (un seul habitat élémentaire « Slikke » pour les habitats génériques « Estuaires » ou « Lagunes »). Toujours à propos de cette typologie, le fait que les habitats élémentaires des « Récifs » soient catégorisés selon un « mode battu » ou « abrité » ne tient pas compte des nuances existantes sur le terrain (ceintures algales bien denses en certains endroits, plus clairsemées en d'autres, apparition de petites taches de cirripèdes et patelles entre deux zones de ceintures algales...).

La typologie EUNIS pose d'autres problèmes, notamment de compréhension et d'interprétation pour des non-spécialistes en raison du grand nombre d'habitats qu'elle contient et de leur description extrêmement détaillée. Guillaumont et al. (2008) remarquent entre autres que « *la définition des unités résulte de l'analyse de cortèges d'espèces issus d'échantillons sans qu'il y ait eu une véritable préoccupation de la faisabilité de délimitation spatiale de ces unités* ». Les auteurs soulignent également que « *la structure hiérarchique de la typologie n'a pas été conçue initialement pour des applications cartographiques, ce qui induit des difficultés d'application selon les échelles* ».

Face à ces différents constats, les auteurs du référentiel « **Typologie d'habitats marins benthiques RebenT** » ont cherché à se rapprocher le plus possible de certaines exigences fondamentales définies par Hiscock & Connor (1991) et Connor et al. (1995a, b) selon lesquelles : « *un système de classification des habitats doit, pour son application, être global pour couvrir tous les types d'habitats de la zone géographique. Il doit aussi être hiérarchique et utilisable de manière opérationnelle, notamment à des échelles larges, tout en permettant une description des niveaux inférieurs utilisables par les experts* ».

Partie I. Chapitre 1 – Caractérisation des habitats rocheux côtiers

Pour atteindre ces objectifs, la typologie se décline en trois niveaux, permettant à l'opérateur de terrain de s'adapter aux caractéristiques du site, à l'échelle ou aux objectifs retenus pour les études d'inventaire, avec la possibilité de descendre si nécessaire, au niveau le plus fin de la typologie EUNIS (Tableaux 2 et 3). Le type de substrat, le niveau de l'estran considéré mais aussi le mode hydrodynamique dominant sont indiqués dès le premier niveau de la typologie (Roches et blocs médiolittoraux à dominance algale). Les termes « battu » ou « abrité » sont remplacés par la notion de « dominance » algale ou animale, plus nuancée. Les informations apportées au niveau 2 varient selon le type d'habitat considéré dans le niveau 1 ; il peut s'agir de : précisions supplémentaires sur le niveau de l'estran (Fucales des roches et blocs du *médiolittoral supérieur*), sur la mobilité du substrat (Sables fins à moyens sublittoraux *mobiles*), ou encore sur la communauté animale ou algale observée (*Cirripèdes et patelles* des roches et blocs médiolittoraux à dominance animale). Le troisième niveau de la typologie n'est pas systématique et renvoie, comme le niveau 2, à des informations d'ordre biotiques, abiotiques ou anthropiques selon le type d'habitat considéré et les précisions apportées en niveau 2 : Fucales des roches et blocs du médiolittoral supérieur à *couverture discontinue*, ou, dans le cas des « Sables fins à moyens mobiles sublittoraux », « Sables fins à moyens mobiles *infralittoraux* ».

Tableau 2

Les deux premiers niveaux de la typologie d'habitats marins benthiques REBENT, exemple des substrats rocheux intertidaux et plus précisément des « Roches et blocs médiolittoraux à dominance algale ».

Substrats rocheux			
Niveau 1		Niveau 2	
R02	Roches et blocs médiolittoraux à dominance algale	R02.01	Fucales des roches et blocs du médiolittoral supérieur
		R02.02	Fucales des roches et blocs du médiolittoral moyen
		R02.03	Fucales des roches et blocs du médiolittoral inférieur

Tableau 3

Troisième niveau de la typologie d'habitats marins benthiques REBENT, exemple des substrats rocheux intertidaux et plus précisément des « Roches et blocs médiolittoraux à dominance algale ».

Substrats rocheux	
Niveau 3	
R02.01.01	Fucales des roches et blocs du médiolittoral supérieur à couverture discontinue
R02.01.02	Fucales des roches et blocs du médiolittoral supérieur à couverture continue
R02.02.01	Fucales des roches et blocs du médiolittoral moyen à couverture discontinue
R02.02.02	Fucales des roches et blocs du médiolittoral moyen à couverture continue
R02.03.01	Fucales des roches et blocs du médiolittoral inférieur à couverture discontinue
R02.03.02	Fucales des roches et blocs du médiolittoral inférieur à couverture continue

2.2.6. Programme européen MESH

Le **programme MESH** (Marine European Seabed Habitats) a également pour vocation la cartographie et la surveillance des habitats marins (<http://www.searchmesh.net>). Initié en 2004, il réunit 12 pays du nord-ouest de l'Europe dont la France. Sa dimension internationale permet également un partage plus large des connaissances et compétences en cartographie sur les plans scientifiques et techniques – i.e. recueil de données sur le terrain, utilisation d'outils cartographiques, retours d'expérience concernant l'utilisation de la cartographie en gestion/conservation des habitats, *etc.* –.

CHAPITRE 2 – Synthèse des mesures et stratégies de conservation en milieu côtier et marin

1. Apport des connaissances scientifiques et données de référence

Nous l'avons déjà évoqué au cours de l'introduction générale de ce manuscrit, la volonté de conserver l'ensemble des habitats marins et côtiers est apparue relativement tardivement en Europe et particulièrement en France. Seuls les compartiments biologiques affichant un intérêt patrimonial fort ou dont les espèces étaient commercialisables ont pu bénéficier dans un premier temps de quelques mesures de protection. Il faut en réalité de grandes catastrophes écologiques à l'instar de la marée noire du Torrey Canyon (1967), de l'Amoco Cadiz (1978) ou encore de l'Erika (1999), pour que la lutte contre les pollutions marines s'améliore (mise en œuvre des Plans POLMAR mer à partir de 1978) et que la nécessité de conserver les milieux marins et côtiers *dans leur intégrité* soit soulignée. La marée noire de l'Erika par exemple, fut l'occasion de prendre conscience du manque de données biologiques en différents secteurs et milieux côtiers bretons avant la catastrophe et permit la création du réseau benthique REBENT (2003). Dans la perspective malheureuse d'un prochain accident maritime de ce type, les données recueillies par le réseau REBENT constitueront ainsi des *points zéros* sur les secteurs suivis. L'acquisition de *données de référence* et plus largement, de connaissances scientifiques sur la composition et le fonctionnement de différents compartiments biologiques (habitats, communautés, espèces) constitue une première étape vers la préservation de ces systèmes (e.g. Borja et al. 2004, Borja et al. 2007a, Foden 2007, Mangialajo 2007, Muxika et al. 2007, Neto et al. 2011, Bermejo et al. 2012).

Des mesures de protection sont ensuite susceptibles d'intervenir dès lors que ces compartiments biologiques sont menacés (espèces rares ou en voie d'extinction, habitats et communautés dégradés par les activités anthropiques...). Parmi les démarches engagées et selon les problématiques observées en différents endroits du globe, certaines ne concernent qu'un territoire de petite taille (échelle locale ou régionale), d'autres sont propres à un pays (échelle nationale) et quelques-unes enfin, sont issues de conventions internationales.

Pour bien appréhender la problématique, il nous semble utile de rappeler les stratégies de conservation développées à partir des directives et réseaux de protection actuels.

2. Mesures et stratégies de conservation internationales et européennes

2.1. Convention sur la diversité biologique de Rio

Adoptée lors du « sommet de la Terre » à Rio de Janeiro en 1992, la Convention sur la Diversité Biologique (CDB) a été ratifiée par 188 pays. Elle a pour but d'assurer la conservation de la diversité biologique, l'utilisation durable de ses éléments et le juste partage des avantages découlant de l'exploitation des ressources génétiques. Document clé concernant le développement durable, cette convention laisse le choix aux Etats parties de prendre les moyens juridique nécessaire à son application. Elle a été publiée par le Décret n°95-140 du 6 février 1995 et est entrée en vigueur le 29 septembre 1994, en France.

2.2. Convention internationale OSPAR

Née en 1992 de l'union des Conventions d'Oslo (1972) et de Paris (1974), la **Convention OSPAR (1992)** guide la coopération internationale pour la protection et la surveillance de l'environnement marin de l'Atlantique du Nord-Est (<http://www.ospar.org>). Les travaux au nom de cette Convention sont menés par la Commission OSPAR, composée des représentants des gouvernements des 15 Parties contractantes et de la Commission européenne, représentant l'Union européenne.

Il s'agit de la première convention à avoir développé et mis en place cinq stratégies thématiques visant l'évaluation et le suivi de **l'état de santé de l'environnement marin** : biodiversité et écosystèmes, eutrophisation, substances dangereuses, industrie du pétrole et du gaz en offshore et substances radioactives. Elle permet ainsi l'identification des menaces anthropiques sur l'espace maritime et l'organisation dans sa zone, de programmes et de mesures qui s'assurent de l'efficacité des actions nationales pour combattre ces menaces.

Par ailleurs, bien que cela ne constitue pas une stratégie à part entière, la Commission OSPAR prend en compte les impacts du changement climatique à travers les actions menées.

2.3. Directive OISEAUX

La directive européenne n°79-409 adoptée en 1979, est relative à la conservation des **oiseaux sauvages**. Elle concerne plus particulièrement la protection, la gestion et la régulation de toutes les espèces migratrices d'oiseaux vivant à l'état sauvage sur le territoire des Etats membres, ainsi que leurs œufs, leurs nids et leurs habitats. Concernant ces derniers, la directive impose aux Etats membres de prendre des mesures pour leur préservation, leur maintien ou leur rétablissement. L'Annexe I de la directive OISEAUX regroupe notamment 74 espèces d'oiseaux dont les habitats sont classés en **Zone de Protection Spéciale (ZPS)**. Il s'agit des espèces menacées de disparition, vulnérables à certaines modifications de leur habitat, rares ou encore migratrices dont la venue est régulière.

2.4. Directive HABITATS

La **directive HABITATS** (directive 92/43/CEE 1992) qui concerne la conservation des habitats naturels ainsi que des espèces de faune et de flore sauvage de l’Union européenne, constitue la principale participation à la *Convention sur la diversité biologique* adoptée lors du Sommet de la Terre de Rio de Janeiro en 1992 et ratifiée par la France en 1996. Dans l’objectif de maintenir ou de rétablir la biodiversité de l’Union européenne, les Annexes I et II de la directive rassemblent des listes d’habitats et d’espèces *d’intérêt communautaire*, autrement dit :

- En danger de **disparition ou d’extinction** dans leur aire de répartition naturelle ;
- Avec une **aire de répartition réduite** du fait de leur régression ou de caractéristiques intrinsèques en ce qui concerne les habitats ;
- Avec des caractéristiques remarquables ;
- Les espèces **vulnérables**, pour celles qui ne sont pas encore en danger mais qui peuvent le devenir si les pressions qu’elles subissent ne diminuent pas ;
- Les espèces **rares** qui présentent des populations de petite taille ;
- Les espèces **endémiques**, caractéristiques d’une zone géographique restreinte et strictement localisées à cette zone, du fait de la spécificité de leur habitat.

Parmi ces habitats et espèces, la directive distingue également les *espèces et habitats prioritaires*, dont l’état de conservation est préoccupant et pour lesquels un effort particulier doit être engagé.

En France, la directive habitat repose sur quatre étapes principales: la désignation des *sites d’intérêt communautaires (SIC)* puis *Zones Spéciales de Conservation (ZSC)* par arrêté ministériel ; la prise de mesures pour la conservation des habitats et des espèces qui passe par la réalisation d’un document d’objectifs (DOCOB) ; l’obligation d’évaluer les incidences des projets qui peuvent avoir des impacts sur les milieux et l’obligation d’une évaluation régulière de l’état de conservation des habitats et des espèces.

2.5. Réseau européen Natura 2000

Constitué des ZPS, SIC et ZSC définies par les directives OISEAUX et HABITATS, le **réseau européen de sites Natura 2000** a pour double vocation de préserver la diversité biologique et de valoriser le patrimoine naturel des territoires concernés.

Initialement prévue pour juin 1997, sa mise en œuvre fut particulièrement longue du fait des polémiques et du mauvais accueil réservé à ce qui fut perçu, dans un premier temps, comme une « confiscation des terres » (méfiance des politiques européennes, sujets sensibles tels que la réintroduction de grandes espèces de carnivores européens : ours brun, loup...). L’année 2007 marque finalement la validation d’un réseau de sites Natura 2000 quasi-complet

Partie I. Chapitre 2 – Synthèse mesures et stratégies de conservation

sur la partie terrestre. En revanche, il faut attendre 2006 pour que la démarche « **Natura 2000 en mer** » soit enclenchée par l'Europe et permette ainsi d'enrichir le réseau en sites maritimes (territoires côtiers + marins ou exclusivement marins).

Aujourd'hui, ce réseau s'étend sur près de 18 % du territoire terrestre de l'Union européenne et plus de 130 000 km² de ses mers et océans. En France métropolitaine, environ 41 298 km² des sites Natura 2000 sont situés en mer.

2.6. Directive Cadre sur l'Eau (DCE)

La **Directive Cadre sur l'Eau** (2000/60/CE) constitue l'élément majeur de la réglementation européenne concernant la protection globale des ressources en eaux douces, saumâtres ou salées, superficielles ou souterraines, de transition et côtières. Cette troisième directive européenne instaurée le 23 octobre 2000 par le Parlement européen et le Conseil de l'Union Européenne, correspond à une approche plus « *intégrée* » faisant suite à des approches très « *thématiques* ». Elle vise plus particulièrement à prévenir et réduire la pollution des eaux, promouvoir leur utilisation durable, protéger l'environnement, améliorer l'état des écosystèmes aquatiques (zones humides) et atténuer les effets des inondations et des sécheresses. Par conséquent, son application nécessitait qu'il y ait en amont un réseau Natura 2000 complet.

Dans le cadre de cette directive, les Etats membres s'engagent notamment à parvenir à l'atteinte du « *bon état écologique* » des masses d'eau d'ici 2015. Deux grandes étapes sont alors préconisées :

- L'identification des eaux européennes et de leurs caractéristiques par bassin et district hydrographique ;
- L'adoption de « plans de gestion » et de « programmes de mesures » appropriés à chaque masse d'eau (cours d'eau, plan d'eau, eau de transition, eau côtière, eau souterraine).

Au sens de la directive, une masse d'eau est considérée « en bon état » lorsqu'elle répond conjointement aux deux critères de « bon état chimique » et de « bon état écologique ». Ce dernier est qualifié selon cinq classes dans la DCE: très bon, bon, moyen, médiocre et mauvais. Il est dans tous les cas évalué par l'écart aux conditions de références réunies au sein d'un *site de référence* non ou très peu influencé par les activités humaines (considéré comme « de bonne qualité »), et à partir *d'indicateurs de qualité* pouvant relever du domaine de la chimie, de la physique et de la biologie (Borja 2004a&b, Reiss & Kröncke 2005, Borja 2007, Neto et al. 2011). Si les Etats membres disposent d'une marge de liberté quant au choix des sites de références et le mode d'application de cette approche, la démarche pose question dans les régions fortement anthropisées où les zones de bonne qualité n'existent peut-être plus. Sur le plan biologique et écologique, les structures de communautés observées d'un site à l'autre sont aussi susceptibles de varier sous l'influence de facteurs environnementaux, rendant alors impossible les comparaisons inter-sites.

2.7. Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin (DCSMM)

La très récente **Directive européenne Cadre Stratégie pour le Milieu Marin** (DCSMM, 2008/56/CE) du 17 juin 2008, dite « directive mère », avance comme objectif majeur « *la prise en compte de toutes les mesures nécessaires pour réaliser ou maintenir un bon état écologique du milieu marin au plus tard en 2021* ». Elle vient par conséquent renforcer les objectifs des précédentes directives en termes de protection, préservation et réhabilitation des habitats, espèces et masses d'eaux côtières et marines. Elle va également plus loin en apportant aux mesures de protection déjà en vigueur la dimension « *écosystèmes* ». A travers la gestion des activités humaines, la directive cherche notamment à prévenir toute nouvelle détérioration de ces systèmes. Elle couvre également les *fonds marins et le sous-sol* dans la mesure où les aspects particuliers liés à l'état écologique du milieu marin ne sont pas déjà couverts par la Directive Cadre sur l'Eau (2000/60/CE).

Enfin, cette nouvelle directive introduit le concept « *d'eaux européennes* » pour désigner « *les eaux situées au-delà de la ligne de base servant pour la mesure de la largeur des eaux territoriales et s'étendant jusqu'aux confins de la zone placée sous la souveraineté ou la juridiction des Etats membres, y compris le fond et le sous-sol de l'ensemble de ces eaux* ».

Pour une stratégie optimale de conservation des milieux marins et l'atteinte du « bon état écologique des milieux marins », la directive DCSMM impose aux Etats membres qui disposent d'eaux marines de :

- Assurer la protection et la conservation des écosystèmes ou rétablir leur fonctionnement et leur biodiversité ;
- Prévenir et éliminer progressivement les sources de pollutions et plus globalement, la détérioration des écosystèmes par tous types d'usages anthropiques ;
- Contenir l'utilisation des services et des biens marins et les activités humaines (de loisirs et professionnelles) à des niveaux compatibles avec les usages futurs et les écosystèmes marins ;
- Développer ou instaurer de nouvelles zones marines protégées en vue de répondre aux engagements pris lors du sommet mondial sur le développement durable de Johannesburg (2002) et dans le cadre de la convention sur la diversité biologique (1992).

La DCSMM recommande également des rapprochements entre pays à travers différents programmes tel que le **projet européen MAIA** (<http://www.maia-network.org/>) d'une durée de trois ans (2010-2012). Celui-ci vise à regrouper l'ensemble des partenaires impliqués dans la désignation et la gestion d'aires marines protégées (AMP) de quatre pays de la façade atlantique nord-est (France, Royaume-Uni, Espagne, Portugal) ainsi que les acteurs-usagers de ces espaces tels que les gestionnaires, les scientifiques ou les professionnels de la

mer. En ce sens, le réseau MAIA favorise le développement d'un réseau d'aires marines protégées cohérent, efficace et accepté sur l'arc atlantique et participe à l'émergence d'un réseau humain de gestionnaires d'aires marines protégées.

La **Gestion Intégrée des Zones Côtières (GIZC)** correspond également à une approche intégrée au niveau local favorisée par les directives européennes telle que la DCSMM. Il s'agit principalement d'une démarche et d'un outil de gouvernance des territoires littoraux visant un développement durable de ces milieux, qui promeut la réflexion et la prise de décision en concertation avec l'ensemble des acteurs d'un territoire pour la résolution d'une problématique environnementale donnée. La mise en œuvre du processus GIZC débute réellement en 2004 en France.

3. Mesures et stratégies de conservation à l'échelle nationale

En dépit des directives, mesures ou projets internationaux existants, les espaces littoraux et marins français ont longtemps accusé un retard en matière de protection (Fig.1). Jusqu'en 2006, la stratégie souhaitée par l'Europe (Directives OISEAUX, HABITATS et réseau Natura 2000) a présenté des lacunes en milieu marin et côtier (Fig.1).

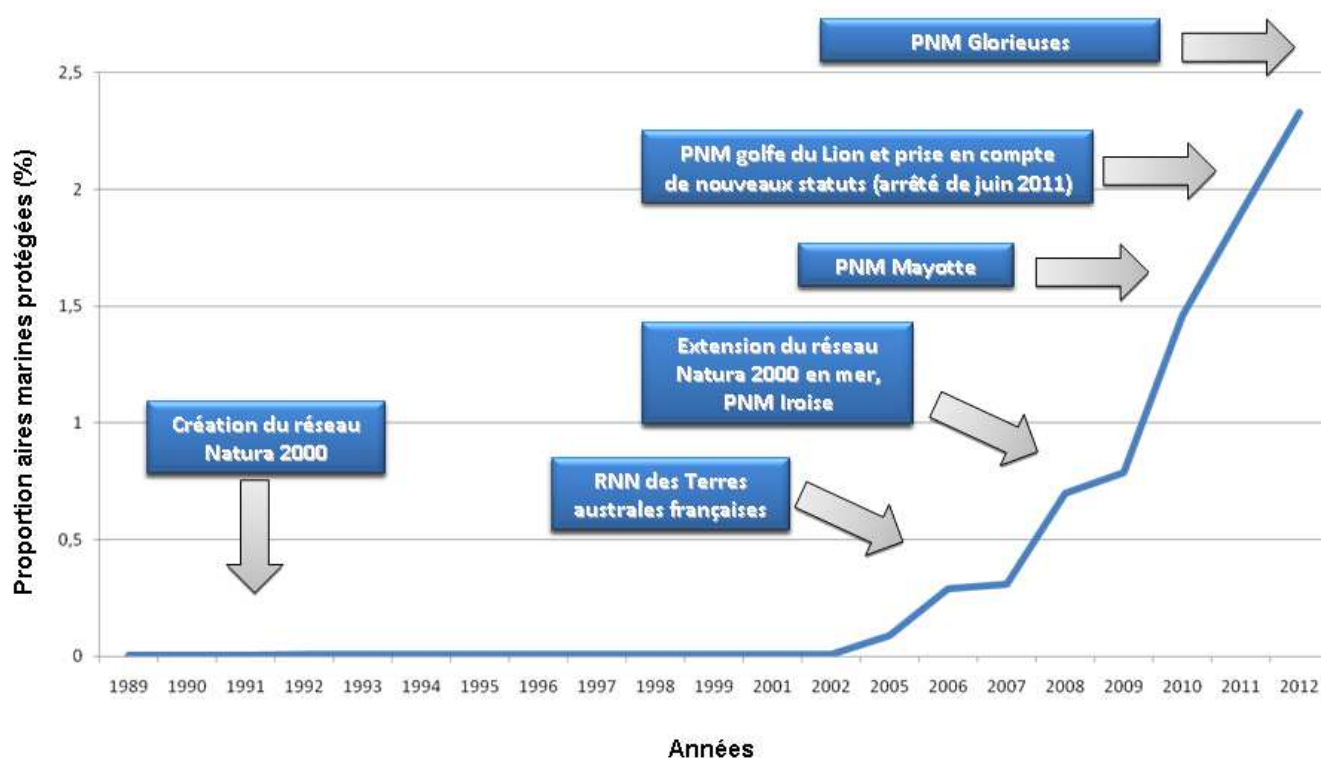


Fig.1. Evolution de la proportion d'aires marines protégées dans les eaux sous juridiction française, 1989-2012

Partie I. Chapitre 2 – Synthèse mesures et stratégies de conservation

Tenue de répondre à ses engagements internationaux, la France réforme finalement le statut de ses parcs nationaux (loi N°2006-436 du 14 avril 2006) et vise le développement d'ici 2012, d'un réseau complet, cohérent et représentatif « **d'aires marines protégées** » (AMP).

A partir de 2007, la France se dote alors d'une stratégie qui redéfinit la notion d'aire marine protégée et l'élargit à « *tout espace intertidal ou infratidal délimité qui répond à un objectif de protection de la nature à long-terme non exclusif, présente un développement économique maîtrisé et pour lequel des mesures de gestion sont définies et mises en œuvre* » et « *catégorie d'espace marin dont la protection, la restauration et la gestion durable requièrent des mesures réglementaires ou contractuelles ou un programme d'actions* » (Agence des Aires Marines Protégées 2008). Outre les parcs nationaux marins, les réserves naturelles et les sites Natura 2000 (ZPS et SIC/ZSC) incluant dans leurs territoires une zone côtière ou marine, les aires marines protégées concernent alors :

- Les arrêtés de protection de biotope ayant une partie maritime ;
- Les parties maritimes des réserves naturelles ;
- Les parties maritimes des parcs nationaux ;
- Les parties maritimes des sites Natura 2000 (Natura 2000 en mer) ;
- Le Domaine Public Maritime (DPM) affecté au Conservatoire du littoral ;
- Les Parcs Naturels Marins.

A ces six catégories initialement désignées, neuf autres ont été rajoutées en 2011 (Arrêté ministériel du 3 juin 2011) :

- Les engagements internationaux : les sites RAMSAR, les sites du patrimoine mondial UNESCO et les réserves de biosphère ;
- Les engagements régionaux : les sites au titre des conventions de Barcelone (Méditerranée), OSPAR (Atlantique Nord Est), Naïrobi (Afrique de l'Est), Carthagène (Antilles) et CAMLR (Antarctique) ;
- Les ou plutôt la réserve nationale de chasse et de faune sauvage avec partie marine du Golfe du Morbihan.

Nouvel établissement public créé avec l'adoption de la stratégie nationale de 2007, **l'Agence Nationale des Aires Marines Protégées** (<http://www.aires-marines.fr/>) vient assurer et coordonner la mise en œuvre de ce réseau d'AMP à travers trois missions principales :

1. Fournir un appui aux politiques publiques concernant la création et la gestion des aires marines protégées (France métropolitaine, DOM-COM, Haute mer) ;
2. Assurer la coordination des moyens humains et financiers dédiés à la gestion des parcs naturels marins (ex : Iroise) et autres AMP ;
3. Fédérer et accompagner les gestionnaires d'AMP.

Les points suivants reviennent sur les six statuts d'aires marines protégées **désignées en 2007** ainsi que sur les objectifs de l'Agence des Aires Marines protégées.

3.1. Réserves naturelles en France

Nationales ou régionales selon l'instance de classement, les **réserves naturelles terrestres et marines** ont toutes pour objectif de préserver et gérer les ressources naturelles remarquables et/ou menacées par les activités humaines. Il peut s'agir :

- D'espèces vivantes animales et végétales, ou d'habitats patrimoniaux ;
- D'un état écologique potentiel qu'on cherche à restaurer ;
- De minéraux et fossiles (e.g. réserves géologiques) ;
- De paysages exceptionnels, à haute « *naturalité* » ou de sites porteurs d'information sur l'histoire de l'humanité.

Les réserves naturelles françaises sont aussi porteuses de missions **scientifiques** ; elles visent en effet à développer la connaissance des milieux par des actions de recherche ou encore d'expérimentation (application de nouveaux modes de gestion restauratrice ou conservatoire). Elles peuvent également jouer un rôle **pédagogique** par des actions de communication ou de sensibilisation du grand public au milieu qui l'entoure.

Ces territoires et notamment les « **zones de protection intégrale** » dont peuvent bénéficier certaines réserves, sont aussi soumis à une réglementation très stricte. En théorie, toute destruction et modification du milieu est interdite mais en pratique, des activités traditionnelles comme l'agriculture, l'élevage, la pêche voire la chasse sont parfois maintenues au sein de la réserve (hors zones de protection intégrale).

La réserve naturelle nationale des Sept-Îles illustre bien cet exemple et montre la complexité de mise en œuvre de mesures de protection propres à certaines zones et non à d'autres : les îles Malban et Rouzic bénéficient par exemple d'une protection intégrale (tant sur leur partie terrestre qu'intertidale et en tout temps), le débarquement sur la partie terrestre et intertidale de l'île aux Moines est autorisé, en revanche pour l'île Plate, les îlots aux Rats, l'île Bono, le récif du Cerf et les récifs des Costans, seul un débarquement sur la zone intertidale d'une durée maximale de trois heures entourant l'heure de basse mer est autorisé et pour la pêche à pied exclusivement. La plage sud de l'île de Bono fait figure d'exception en étant ouverte au public du 1er juillet au 31 août de chaque année pour l'activité de plage.

Quel que soit le type d'activités pouvant s'exercer au sein d'une réserve, il est indispensable qu'ils soit compatible avec les objectifs de gestion et de protection que se sont fixés : le **gestionnaire de la réserve** (collectivité, association ou encore organisme public responsable de la mise en place du **plan de gestion** de la réserve pour une durée de cinq ans), son **comité consultatif** (obligatoire et composé du préfet de département où se situe la réserve et des représentants de tous les acteurs en présence sur la réserve) et son **comité scientifique** (comité qui permet au comité consultatif et au gestionnaire de prendre des mesures de gestion

Partie I. Chapitre 2 – Synthèse mesures et stratégies de conservation

et de protection appuyées par des arguments scientifiques). Certains sites cherchent également à favoriser l'effet « Réserve » par la mise en place de mesures de protection à l'extérieur du site (Réserve naturelle marine de Cerbère-Banyuls, Réserve naturelle des Sept-Îles).

Au nombre de **266** en janvier 2012, les Réserves naturelles de France couvrent aujourd'hui plus de 2,8 millions d'hectares, dont une part importante en Outre-mer et dans les Terres australes et Antarctiques françaises (TAAF). Elles se subdivisent en trois catégories :

- Les réserves naturelles nationales (RNN) au nombre de 164 ;
- Les réserves naturelles régionales (RNR) au nombre de 96 ;
- Les réserves naturelles de Corse (RNC) gérées par la collectivité territoriale de Corse et au nombre de six.

Parmi elles, **30 réserves naturelles** abritent des habitats marins ou côtiers et intègrent à ce titre, le réseau d'aires marines protégées français (AMP) ([Annexe 1](#)) :

- 16 sont localisées sur la façade Manche-Mer du Nord et Atlantique
- Six sont situées sur la façade méditerranéenne
- Huit font partie des territoires de l'Outre-mer et TAAF

Notons également que la coordination, l'animation et les échanges entre les différentes réserves de France (terrestres et marines) ont lieu à travers une fédération qui leur est propre : le réseau RNF (Réserves Naturelles de France, <http://www.reserves-naturelles.org/>) créé en 1982.

3.2. Parc nationaux marins

Selon l'article L331-1 du Code de l'Environnement « *Un parc national peut être créé à partir d'espaces terrestres ou maritimes, lorsque le milieu naturel, particulièrement la faune, la flore, le sol, le sous-sol, l'atmosphère et les eaux, les paysages et, le cas échéant, le patrimoine culturel qu'ils comportent, présentent un intérêt spécial et qu'il importe d'en assurer la protection en les préservant des dégradations et des atteintes susceptibles d'en altérer la diversité, la composition, l'aspect et l'évolution. [...]* ».

Premier parc national intégrant dans son territoire le domaine maritime et côtier, le **Parc national de Port Cros** fut créé en 1963. Depuis le décret du **3 juin 2009**, le **Parc national de la Guadeloupe** a également élargi son périmètre et intègre désormais des zones anciennement classées « Réserve naturelle » dans le Grand Cul-de-Sac marin, les îlets Kahouanne et Tête à l'Anglais, ainsi que les fonds marins autour des îlets Pigeon. Enfin, depuis le **18 avril 2012**, le **Groupement d'Intérêt Public des Calanques** est devenu établissement public à caractère administratif et a laissé la place au **Parc national des Calanques**. Ce dernier s'étend sur trois communes : Marseille, Cassis et La Ciotat et intègre environ 48 095 hectares de territoires marins en zone cœur.

3.3. Parcs naturels marins

Nouvelle aire marine protégée issue de la loi du 14 avril 2006, le **parc naturel marin** s'impose aujourd'hui comme un outil original dédié à la gestion et la protection de vastes territoires côtiers et maritimes français. A la différence d'un parc national marin qui vise la préservation d'une nature exceptionnelle, un parc naturel marin cherche avant tout à conserver la qualité de ses écosystèmes et la richesse de son patrimoine naturel, afin de permettre aux activités économiques et récréatives qui se déroulent sur son territoire de se poursuivre dans de bonnes conditions. Selon l'Agence des Aires Marines Protégées, il est également conçu comme « *un outil permettant de résister aux pressions qui pourraient hypothéquer le patrimoine naturel et les activités qui en dépendent, causant ainsi des pertes au coût inestimable* ». Trois missions principales sont aujourd'hui attribuées aux parcs naturels marins :

- La connaissance du patrimoine marin (à travers des suivis scientifiques) ;
- La protection du milieu marin (régulation des activités humaines notamment) ;
- Le développement durable du milieu marin (maintien, atteinte ou rétablissement d'un « bon état écologique » des écosystèmes littoraux et marins).

La démarche adoptée pour atteindre cet objectif consiste en une ***approche participative et intégrée*** qui associe dans les prises de décisions et les phases d'actions tous les acteurs concernés (usagers récréatifs et professionnels, élus locaux, services de l'État, associations environnementales, scientifiques...).

Aujourd'hui, la France métropolitaine et d'Outre-mer compte ***quatre parcs naturels marins*** : le Parc naturel marin d'Iroise (Bretagne, créé le 28 septembre 2007), le parc naturel marin de Mayotte (Mayotte, créé le 18 janvier 2010), le parc naturel marin du Golfe du Lion (Languedoc Roussillon, créé le 13 octobre 2011) et le parc naturel marin des Glorieuses (décret du 22 février 2012). D'ici 2012, la France devrait compter 10 parcs naturels marins, un engagement réaffirmé par le Ministère du Développement durable lors du Grenelle de l'environnement et celui de la mer. Parmi eux, certains sont aujourd'hui en passe de voir le jour :

- Le parc naturel marin des « Estuaires picards et de la mer d'Opale » (Canche, Authie et Baie de Somme) ;
- Le parc naturel marin de l' « Estuaire de la Gironde et des Pertuis » ;
- Le parc naturel marin du « Bassin d'Arcachon et son ouvert » ;
- Le parc naturel marin « Normand-Breton ».

3.4. Zones Natura 2000 en mer

La désignation de sites **Natura 2000 en mer** s'accélère en 2007 avec :

Partie I. Chapitre 2 – Synthèse mesures et stratégies de conservation

- Un important travail de collecte et de mobilisation de données sur les secteurs maritimes et côtiers français ;
- L'analyse de ces données par des experts scientifiques ;
- La proposition d'une liste de secteurs pertinents pour une intégration au réseau Natura 2000 en mer ;
- Une première évaluation de l'état de conservation de ces secteurs (2007).

Aujourd'hui, la France métropolitaine dénombre **257** zones Natura 2000 (Observatoire National de la Mer et du Littoral) qui incluent un territoire intertidal et marin ou constituent une zone exclusivement marine (Fig.2). L'ensemble des sites couvre 10,8 % de la surface des eaux métropolitaines sous juridiction.

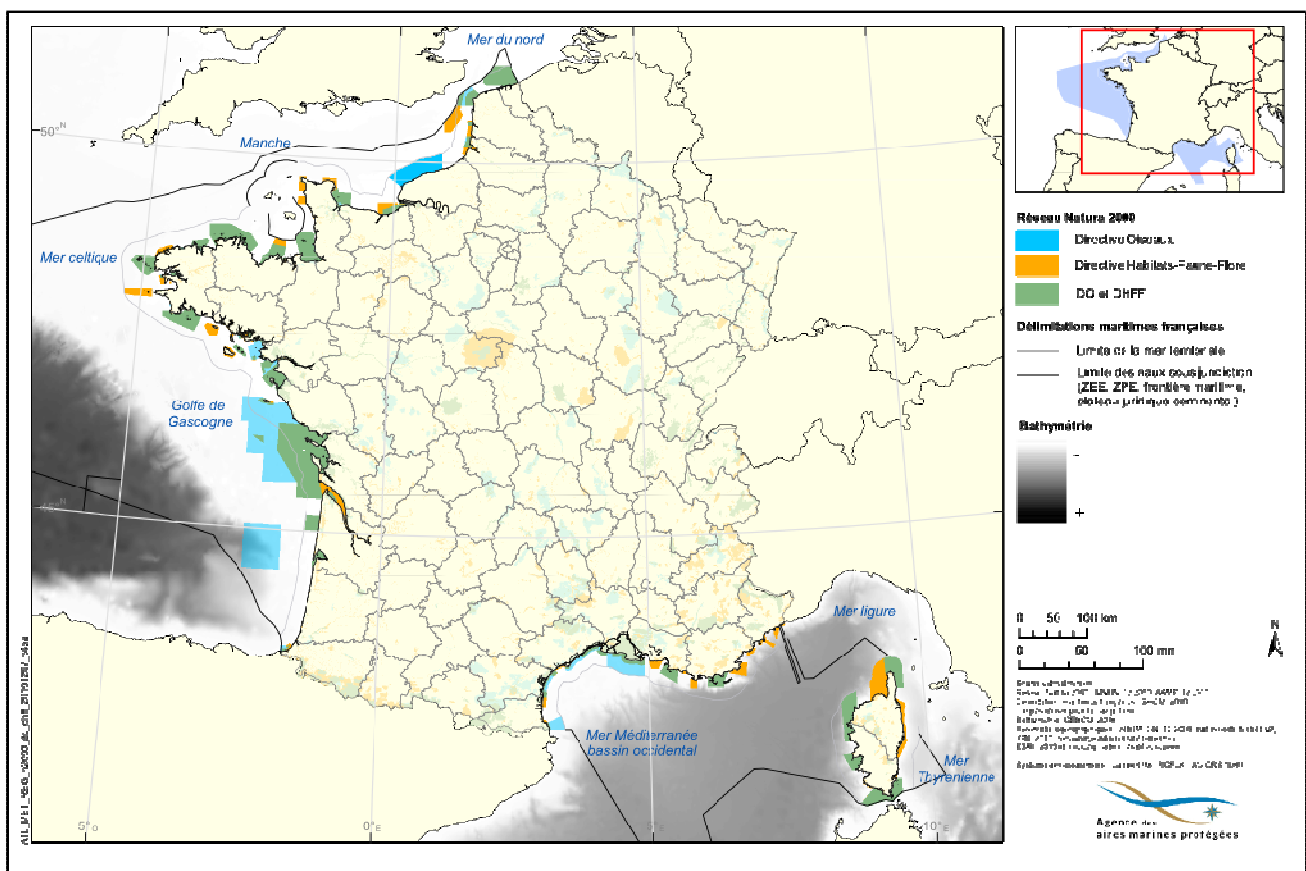


Fig.2. Représentation cartographique des sites Natura 2000 à l'échelle de la France métropolitaine.

Notons que le littoral breton qui constitue notre territoire d'étude concentre à lui seul 24 % des sites Natura 2000 ayant tout ou une partie de leur périmètre en mer (60 sites) devant les littoraux de Corse (35 sites) et du Languedoc-Roussillon (32 sites). La figure 3 permet d'illustrer cet exemple et souligne l'importance des enjeux de la conservation sur ces milieux à l'échelle de la Bretagne.

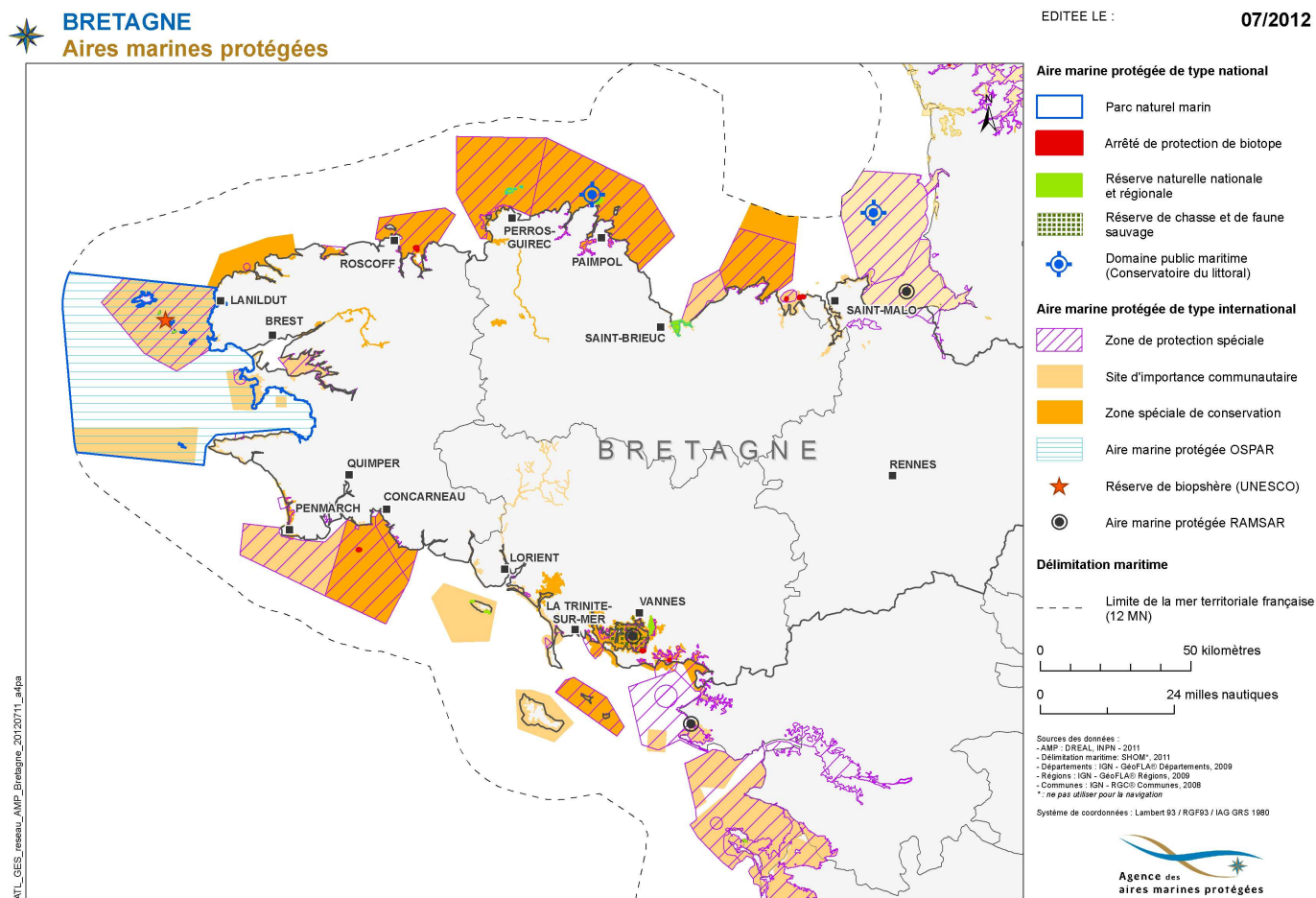


Fig.3. Représentation cartographique des aires marines protégées à l'échelle de la Bretagne : Parc naturel marin, Zones de Protection Spéciale (Natura 2000-DO), Sites d'Intérêt Communautaire (Natura 2000-DHFF), Réserves naturelles nationales, Domaine Public Maritime (CELRL).

Enfin, si un site Natura 2000 en mer dispose, de la même manière que pour un site Natura 2000 terrestre ou côtier, d'un COPIL et d'un DOCOB réalisé par son chargé de mission, il peut à leur différence, être englobé dans le territoire d'un parc naturel marin. Dans ce cas, le conseil de gestion et le plan de gestion du PNM s'appliqueront également à la zone Natura 2000 en mer.

3.5. Arrêtés de protection de biotope avec une partie maritime

Un **arrêté de protection de biotope** (articles L411-1 et 2, R411-15 à R411-17 du code de l'environnement et circulaire du 27 juillet 1990 relative à la protection des biotopes nécessaires aux espèces aquatiques) a pour objectif de prévenir la disparition d'espèces protégées à partir de mesures réglementaires spécifiques de préservation de leurs **biotopes**.

Partie I. Chapitre 2 – Synthèse mesures et stratégies de conservation

Ces derniers peuvent constituer un lieu d'alimentation, de reproduction, de repos ou plus largement de survie pour les espèces.

La réglementation instituée par l'arrêté consiste essentiellement en l'interdiction ou l'encadrement d'actions ou d'activités pouvant nuire à l'objectif de conservation d'un ou de plusieurs biotopes. Bien que ces arrêtés ne comportent pas de mesures de gestion, ils sont souvent constitués d'un comité scientifique ou consultatif de suivi (plusieurs partenaires dont la direction régionale de l'environnement, les associations et les communes concernées).

La mise en place d'un arrêté de protection de biotope reste à l'initiative de l'Etat sous la responsabilité du préfet. Des inventaires scientifiques servent de base à la définition des projets mais la procédure d'institution d'une protection de biotope ne nécessite pas d'enquête publique et peut être rapide à mettre en place si elle ne rencontre pas d'opposition manifeste. Par ailleurs, ces arrêtés sont limités dans le temps en fonction de la durée nécessaire au rétablissement de la ou des espèces concernées.

Actuellement, la France compte **672** arrêtés de protection de biotope et parmi eux, **23** concernent le domaine public maritime (le milieu marin est donc représenté à 5,2%). Tous couvrent des superficies très différentes, la majeure partie d'entre eux (64%) se situant en-dessous de 50 ha et un quart environ entre 250 et 1000 ha.

3.6. Domaine Public Maritime affecté au conservatoire du littoral

Le **domaine public maritime** (DPM) est l'un des éléments les plus vastes du domaine public de l'Etat. Il est constitué pour l'essentiel du rivage, du sol et du sous-sol de la mer jusqu'à la limite des eaux territoriales et représente une surface estimée à plus de 100 000 km² en France métropolitaine.

Créé en 1975, le **Conservatoire du littoral** (<http://www.conservatoire-du-littoral.fr>) correspond à un établissement public, membre de l'**Union Mondiale pour la Nature (UICN)**. Sa mise en place répond à un objectif majeur : la préservation des espaces et des paysages sur les rivages maritimes et lacustres. Il peut ainsi intervenir dans les cantons côtiers de métropole comme en Outre-mer, ainsi que dans les communes riveraines des estuaires, deltas et lacs de plus de 1000 hectares. Pour atteindre son objectif, le Conservatoire du littoral mène deux missions distinctes et complémentaires : celle d'agence foncière et celle de propriétaire. Il complète ainsi les mesures de protection réglementaires déjà en place. Il développe également des mesures de gestion et/ou de restauration des terrains acquis (à l'amiable, sous forme de dons ou de légation, par préemption et exceptionnellement par expropriation), les remet en état puis les confie aux communes, collectivités locales ou encore associations qui en assureront la gestion à long terme selon des orientations définies communément avec le conservatoire.

Partie I. Chapitre 2 – Synthèse mesures et stratégies de conservation

Depuis la loi démocratie de proximité du 27 février 2002 puis dans le cadre de la stratégie nationale de 2006 pour la création de nouvelles aires marines protégées, l'intervention de l'établissement est aussi étendue au domaine public maritime (DPM) ou fluvial (DPF). Ces derniers peuvent lui être affectés définitivement ou attribués pour une durée fixée, de 30 ans maximum.

Exemples :

- ✓ En 2007, les 5000 hectares du domaine public maritime de l'archipel de Chausey sont affectés au Conservatoire du littoral ;
- ✓ En 1996, le Conservatoire du littoral devient propriétaire du DPM des Grands Pripis de Yiyi en Guyane (9 859 ha).

Cette avancée permet de conforter l'action du Conservatoire vers une gestion intégrée des zones côtières. Elle est menée en collaboration avec l'Agence des aires marines protégées pour définir une complémentarité des rôles avec les diverses aires marines protégées françaises et notamment les parcs naturels marins.

Aujourd'hui, le Conservatoire du littoral est propriétaire de 138 800 hectares, soit plus de 1200 km de rivages et 600 sites naturels.

3.7. Autres catégories d'aires marines protégées

Parmi les aires marines protégées existantes, certaines bénéficient de titres de protection encore peu étendus au domaine maritime et côtier et/ou non créés spécifiquement pour ces milieux. Il peut s'agir de Zones Naturelles d'Intérêt Ecologique Faunistique et Floristique (ZNIEFF), de groupements d'intérêt public ou intercommunaux, de syndicats mixtes, de réserves de pêche intégrales.

A titre d'exemples citons :

- **Le Syndicat mixte « Parc marin de la Côte Bleue »** : Initialement portée par l'association " Parc Régional Marin de la Côte Bleue " en 1982, cette aire marine protégée est basée sur deux cantonnements de pêche et une concession d'endiguage et est gérée depuis 2000 par un Syndicat Mixte (associant cinq communes, la communauté des pêches et la région). Située en Méditerranée, entre le Golfe de Fos et la Rade de Marseille, elle couvre l'ensemble du littoral de la Côte Bleue (30km environ) jusqu'à 3 milles au large (9.873 hectares du DPM au total sont concédés au syndicat mixte).
- **Zone de protection de N'Gouja** : localisée à Mayotte et créée en 2001 par arrêté préfectoral, cette zone de protection couvre une surface marine et terrestre de 2 km² environ ;

Partie I. Chapitre 2 – Synthèse mesures et stratégies de conservation

- **Réserve de la passe en « S »** : également située à Mayotte et couvrant une surface terrestre et marine de 1380 hectares, la Réserve de la passe en « S » est créée en 1991 par arrêté préfectoral. Sa réglementation s'apparente à celle d'une réserve de pêche intégrale, il s'agit par ailleurs de son statut actuel.

La carte présentée en **figure 4** reprend l'état du réseau des aires marines protégées en octobre 2011 et en France métropolitaine.

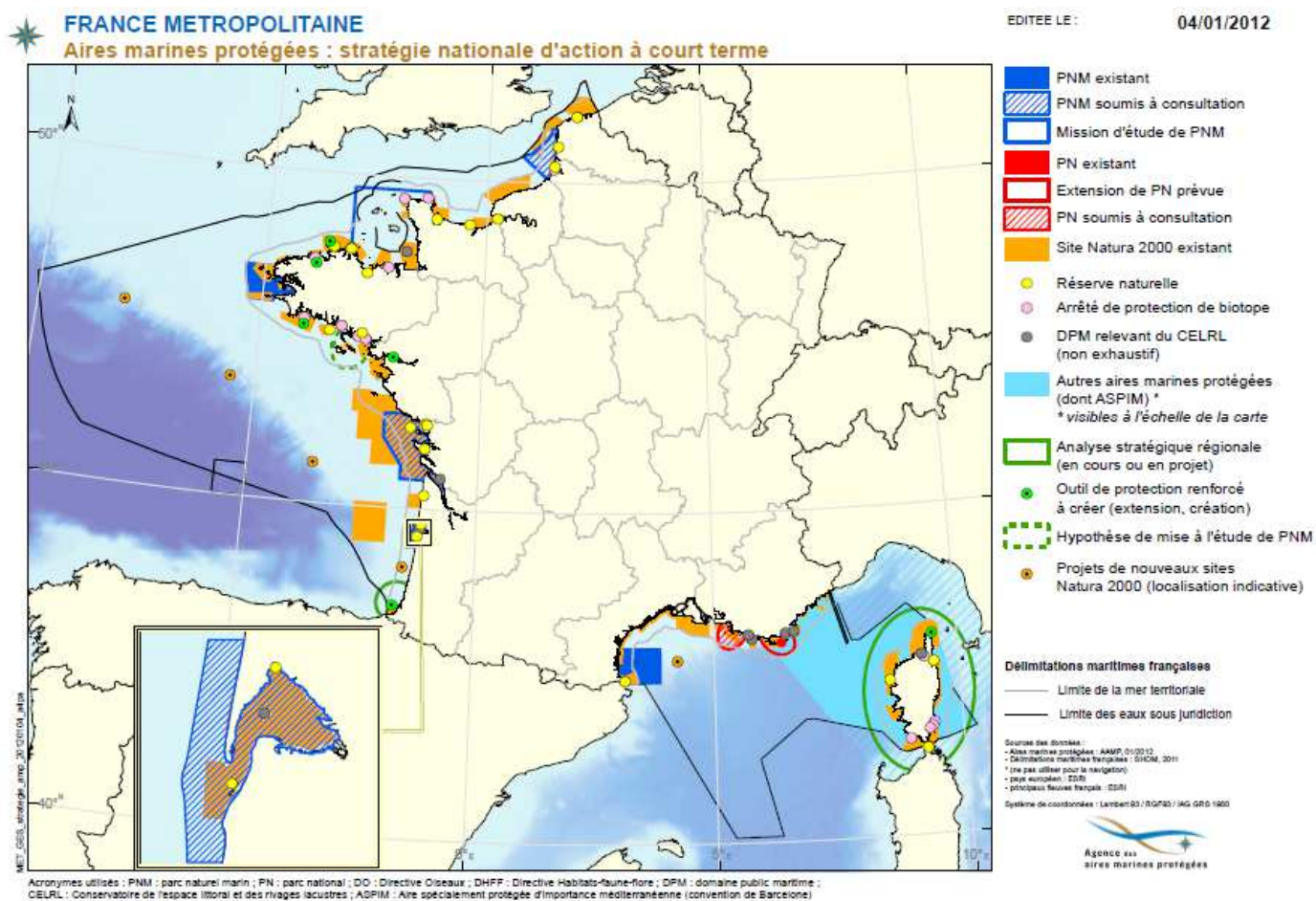


Fig.4. Représentation cartographique des aires marines protégées à l'échelle de la France métropolitaine en 2012, définies selon la stratégie de l'Agence des Aires Marines Protégées en

3.8. Objectifs et perspectives de l'Agence des Aires Marines protégées

Bien qu'elles s'appliquent à des échelles territoriales différentes et présentent des spécificités qui leur sont propres, les catégories d'AMP évoquées précédemment ont toutes pour objectifs communs de :

- Préserver un ensemble d'habitats remarquables
- Protéger ou reconstituer les ressources halieutiques
- Gérer de façon durable un milieu naturel soumis à de multiples usages

Le réseau français d'aires marines protégées peut alors être considéré comme un *outil de gestion spatialisée* pour la préservation de la biodiversité marine, ou encore d'usages durables des services écosystémiques marins (bénéfiques, notamment économiques, que les hommes tirent des écosystèmes marins).

Pour atteindre ces objectifs, le réseau français d'aires marines protégées s'inscrit dans une *vision à long terme* souhaitée par le gouvernement. Celle-ci concerne à la fois : l'acquisition de connaissances nouvelles sur les habitats et leur rôle fonctionnel (compréhension du fonctionnement des écosystèmes), la mise en place de stratégies de suivis (modélisation, cartographie, évaluation de l'état de référence des écosystèmes, création de nouvelles bases de données), l'application d'outils d'évaluation du milieu marin (indicateurs d'état de conservation) ou encore le maintien et le développement économique raisonné des activités maritimes (professionnelles et récréatives). A travers cette démarche, c'est aussi le passage progressif d'une composante marine à une approche intégrée terre-mer de l'occupation de la zone côtière qui est visé.

Le réseau d'AMP se base également sur des *principes généraux méthodologiques* énoncés par le gouvernement : la gestion intégrée des territoires est privilégiée, les solutions réglementaires sont utilisées après concertation, les usagers participent à la décision et à la gestion, les collectivités prennent part à la gestion dans la bande côtière, une cohérence est recherchée avec les autres Etats riverains par éco-région et enfin, le réseau d'AMP français se doit également d'anticiper les évolutions des exigences internationales.

A travers cette politique de gestion, l'Agence des aires marines protégées souhaite développer la mise en place d'une stratégie de *suivi pérenne* des milieux marins et côtiers, multi-échelles et multi-sites. Son enjeu est aussi *d'évaluer la plus-value* des aires marines protégées pour la conservation des milieux à différentes échelles d'espace et de temps.

CHAPITRE 3 – Pressions anthropiques exercées sur le milieu rocheux côtier et outils d'évaluation d'état de conservation

Introduction

Les politiques de gestion conservatoire françaises et/ou européennes s'attachent désormais à considérer l'ensemble des pressions anthropiques pouvant potentiellement impacter les milieux côtiers et marins. Selon la catégorie à laquelle elles appartiennent – i.e. *pressions ponctuelles ou chroniques* – et la problématique identifiée à une échelle donnée, la démarche adoptée peut privilégier 1) l'évaluation de leurs impacts sur les écosystèmes, 2) leur suivi et/ou leur régulation à l'échelle d'un territoire, ou encore 3) l'étude des conflits d'usages lorsqu'il s'agit d'activités maritimes professionnelles et/ou récréatives.

Ce troisième point rappelle les catégories de pressions anthropiques identifiées à l'échelle des milieux rocheux intertidaux et leurs principales conséquences lorsqu'elles sont connues. Le point de vue privilégié ici est donc celui de la connaissance et de l'évaluation de leurs *impacts* sur les communautés rocheuses intertidales.

1. Les perturbations ponctuelles

1.1. Marées noires

Les dommages liés aux marées noires sur les communautés intertidales sont parmi les mieux connus et les plus étudiés à travers le monde. Véritables catastrophes écologiques, les marées noires furent aussi le point de départ de prises de conscience chez la communauté scientifique : d'une part concernant le *manque de données de référence des milieux touchés* – i.e. données disponibles avant la catastrophe, permettant d'établir l'état de santé « initial » des milieux –, d'autre part à propos de la nécessité de connaître, de suivre et de conserver *l'ensemble des écosystèmes* y compris ceux qui ne relèvent pas d'une « nature extraordinaire ». En ce sens, la marée noire de l'Erika qui atteignit les côtes bretonnes en décembre 1999 marqua un tournant, générant la création du réseau REBENT pour le suivi et la surveillance des milieux intertidaux et subtidaux bretons.

Depuis l'échouage du Torrey Canyon en 1967, de l'Exxon Valdez en 1989 sur les côtes de l'Alaska, puis de l'Erika en 1999, ou encore du Prestige en 2002, les conséquences des marées noires sur les milieux rocheux intertidaux sont bien documentées (Mann & Clark 1978, Smith & Simpson 1998, Nansingh & Jurawan 1999, Le Hir & Hily 2002, Yamamoto et al. 2003, De la Huz et al. 2005, Diez et al. 2009, Bustamante et al. 2010, Driskell et al. 2011). Certaines études montrent qu'il faut trois à six ans pour que leurs communautés reviennent à un état initial (Chassé 1984, Jones et al. 1998). D'autres soulignent l'existence de fortes

Partie I. Chapitre 3 – Pressions anthropiques et indicateurs écologiques

variations de communautés 10 à 15 ans après la catastrophe (Southward & Southward 1978), notamment lorsque des espèces-clé telles que *Patella* sp. sont impactées (Hawkings et al. 1992, Paine et al. 1996) ou encore lorsque des produits nettoyants puissants ont été utilisés pour le nettoyage des côtes (Bowman 1978, Southward & Southward 1978, De la Huz et al. 2005). Dans le cas du Torrey Canyon par exemple, les plus forts dommages sur les communautés rocheuses n'ont pas été provoqués par les 10 000 tonnes de pétrole déversées sur les côtes, mais bien par les 14 000 tonnes de dispersants « nouvelle génération » utilisés au cours des opérations de nettoyage. Ceux-ci se sont révélés extrêmement toxiques pour les organismes marins (Corner et al. 1968), notamment les mollusques brouteurs et herbivores tels que *Patella vulgata*, *Osilinus lineatus* ou encore *Littorina* spp.. Leur disparition en certaines zones provoqua l'arrivée d'algues vertes opportunistes, suivies dans un second temps, d'une colonisation de l'espace par les Fucales (Smith 1968, Southward & Southward 1978, Hawkins et al. 1994). Bien que les dispersants utilisés aujourd'hui soient bien moins toxiques que ceux employés à l'époque du Torrey Canyon, les méthodes utilisées pour le nettoyage des côtes restent souvent destructrices du milieu (jets d'eau à haute pression et à températures élevées, à l'origine de la destruction des ceintures algales notamment).

L'hydrodynamisme joue également un rôle dans les processus de recolonisation des milieux rocheux après une marée noire. L'accumulation d'hydrocarbures dans les anfractuosités (fissures/crevasses/surplombs/cuvettes) de rochers bien abrités mettra plus de temps à s'éliminer en comparaison de rochers bien exposés à l'action des vagues. Le Hir et Hily (2002) se sont intéressés à l'influence de ce facteur au niveau de trois habitats impactés par la marée noire de l'Erika : roche mère, anfractuosités rocheuses (cavités, crevasses) et blocs, tous trois localisés sur la zone médiolittorale supérieure d'un site de l'île de Groix. Leurs résultats sont les suivants : bien exposée à l'action des vagues, la structure de communauté de la roche mère présente des variations d'abondances mais aucune modification de richesse spécifique ; les anfractuosités témoignent à la fois de variations de richesse spécifique, de disparition d'espèces et de l'arrivée d'espèces opportunistes ; la macrofaune de l'habitat « bloc » enfin, est fortement appauvrie suite à son recouvrement par le pétrole et demeure très perturbée un an après la catastrophe.

Evaluer et suivre les conséquences d'une marée noire demeure une opération délicate lorsque les scientifiques ne disposent pas de données sur le milieu avant la catastrophe. Lorsque cela est possible (dans le cas où l'étendue de la marée noire n'est pas trop large), ce manque de données est compensé par l'observation de zones adjacentes non affectées utilisées comme « stations de référence ». A l'heure où la demande en indicateurs de qualité est forte, les déversements de pétrole et/ou d'hydrocarbures sur les côtes rocheuses peuvent aussi être détectés à partir d'espèces « sentinelles » – i.e. dont la sensibilité sert d'indicateur précoce des changements de l'environnement –. Santos et al. (2010) ont par exemple récemment démontré la sensibilité de l'espèce *Lipophrys pholis* aux hydrocarbures, qui se retrouvent stockés dans la bile du poisson.

1.2. Les blooms phytoplanctoniques toxiques

La fréquence des efflorescences ou « blooms » phytoplanctoniques toxiques a augmenté partout dans le monde, notamment suite à l'accroissement de l'eutrophisation anthropique des eaux côtières (Hallegraef 1993, Paerl & Whittall 1999). Parmi les 4000 espèces phytoplanctoniques recensées au niveau mondial, 250 environ peuvent proliférer de façon importante en formant des eaux rouges, brunes ou vertes et 70 environ sont toxiques (genres *Dinophysis* et *Alexandrium* notamment). Les phycotoxines produites par ces dernières peuvent être dangereuses pour les consommateurs de coquillages (toxines diarrhéiques, paralysantes, amnésiantes...) ou encore directement pour la faune marine (poissons, coquillages...). En France, le Réseau de Surveillance phytoplanctonique REPHY dédié à l'observation et à la surveillance des espèces phytoplanctoniques toxiques, a été créé par l'Ifremer en 1984 (<http://www.ifremer.fr/lerlr/surveillance/rephy.htm>). Aujourd'hui, le REPHY couvre l'ensemble du littoral français et fonctionne à partir de douze laboratoires côtiers.

Alors que les effets des blooms phytoplanctoniques toxiques sont bien connus sur la filière de la pêche et de l'aquaculture et plus largement sur la santé humaine (Bouchouicha 2011), peu d'études s'intéressent aujourd'hui à leurs conséquences sur les communautés intertidales rocheuses. Southgate et al. (1984) font partie des quelques auteurs à s'être penchés sur la question. Leurs suivis sur les effets du dinoflagellé *Gyrodinium aureolum* le long des côtes rocheuses du sud-ouest de l'Irlande ont montré des mortalités de gastéropodes brouteurs et dans le même temps, une augmentation des algues brunes de type Fucales. Près de 42 mois après la « marée rouge », ce sont toujours les Fucales qui dominent l'ensemble des zones impactées. En 1991, Robertson s'est lui aussi intéressé aux effets des blooms de *Chrysochromulina polylepis* sur l'espèce *Nucella lapillus* le long de la côte ouest de la Suède. Non seulement ce phytoplancton très toxique provoqua la mort de 99% des Nuelles en plusieurs secteurs rocheux, mais il affecta également la capacité reproductive des survivants l'année qui suivit le bloom phytoplanctonique.

2. Les perturbations chroniques

2.1. Eutrophisation des milieux côtiers (pollution organique)

Le phénomène d'eutrophisation en milieu côtier est provoqué par un excès de matière organique, le plus souvent issu du rejet des eaux usées et/ou des fertilisants utilisés en agriculture (Raffaelli & Hawkins 1996).

Les milieux rocheux situés à proximité d'effluents sont rapidement colonisés par des cyanobactéries, des algues vertes opportunistes ou encore des organismes filtreurs qui se nourrissent directement de la matière organique en suspension (Littler & Murray 1975, Fairweather 1990, Gappa et al. 1990, Diaz & Rosenberg 1995, Menge et al. 1997, Worm et al. 1999). L'augmentation de la productivité des microalgues benthiques peut aussi

Partie I. Chapitre 3 – Pressions anthropiques et indicateurs écologiques

s'accompagner d'une forte croissance des organismes brouteurs (Bustamante et al. 1995). Dans de nombreux cas, la diversité des assemblages rocheux initialement dominés par les algues brunes est donc significativement réduite (Littler & Murray 1975, Borowitzka 1972).

Un certain nombre de facteurs « physiques » doivent en revanche accompagner l'augmentation de matière organique pour que le phénomène d'eutrophisation se manifeste sous forme de « blooms phytoplanctoniques » ou encore de « marées vertes » (prolifération d'algues vertes opportunistes de type *Ulva* spp. et/ou *Enteromorpha* spp.). Le milieu concerné doit être relativement fermé (baies, lagunes, zones portuaires) (Raffaelli & Hawkins 1996) et présenter une faible pente, favorisant ainsi la pénétration de la lumière et la hausse des températures en période printanière et estivale (période préférentielle d'apparition des « marées vertes »). Si les causes de prolifération d'algues vertes sont bien connues, seules quelques études récentes se sont intéressées aux conséquences des dépôts d'ulves ou d'entéromorphes sur les substrats meubles intertidaux (Bolam et al. 2000, Marsden & Bressington 2009) ou estuariens (Valiela et al. 1997, Cabral et al. 1999, Lopes et al. 2000, Franz & Friedman 2002, Cardoso et al. 2004). Lorsqu'ils recouvrent l'estran, ces tapis algaux sont à l'origine d'une hypoxie des sédiments (taux d'oxygène inférieur à 2mg/L). Les conséquences sur la faune macrobenthique et notamment sur les organismes fouisseurs tels que les bivalves (coques notamment, Marsden & Bressington 2009) ou encore les populations d'invertébrés (amphipodes, oligochètes, Bolam et al. 2000, Cardoso et al. 2004), sont considérables : les espèces d'invertébrés initialement dominantes sur les secteurs prospectés augmentent en abondance tandis que la diversité de la population diminue (Bolam & Fernandes 2002, Cardoso et al. 2004) ; l'activité d'enfouissement des bivalves dans des zones soumises à l'hypoxie est profondément modifiée – i.e. migrations vers la surface du sédiment puis mortalités quelques jours après le démarrage de l'enfouissement, exemple de la coque *Austrovenus stutchburyi* en Nouvelle-Zélande (Marsden & Bressington 2009) –. Enfin, lorsque les tapis algaux se densifient et couvrent de vastes zones, ils peuvent influencer directement et indirectement le comportement alimentaire de certains oiseaux (Cabral et al. 1999).

Notons qu'aucune étude de ce type n'a été menée sur les milieux rocheux intertidaux. Lorsque la bande côtière est étroite ou au moment des grandes marées, ces substrats ne sont pourtant pas épargnés par les dépôts d'algues vertes. Les réponses de leurs communautés aux conditions d'hypoxie qui en découlent restent donc à appréhender.

2.2. Pollution aux métaux lourds

La majorité des métaux lourds (cuivre, étain, mercure, cadmium...) arrivent jusqu'au milieu marin par l'érosion des roches ou encore l'activité volcanique. Les eaux usées, les rejets industriels ou encore les ruissellements urbains, constituent également des voies de transport de ces polluants jusqu'aux milieux côtiers. De nombreuses études en laboratoire ont montré leur extrême toxicité pour les organismes marins (Bryan 1984, Mance 1987, Barreiro et al. 1993, Blackmore et al. 1998). La mesure des teneurs en métaux lourds

Partie I. Chapitre 3 – Pressions anthropiques et indicateurs écologiques

chez certains organismes intertidaux constitue d'ailleurs un bon indicateur de la contamination environnementale (Bryan 1984, Haynes et al. 1997). Leurs effets peuvent parfois se révéler complexes, provoquant, selon les concentrations administrées et les mélanges de métaux réalisés, une augmentation ou à l'inverse une diminution de la croissance des moules et des Fucales par exemple (Strömngren 1982, Munda & Hudnik 1986). Les métaux lourds sont aussi susceptibles d'affecter le développement larvaire et ce à des concentrations relativement faibles (Fichet et al. 1998). Peu d'études se sont déroulées hors laboratoire et presque aucune ne s'est intéressée aux effets des métaux lourds sur les structures de communautés des milieux rocheux. Une exception concerne l'étude menée par Castilla (1996) sur quatre estrans rocheux de la côte chilienne avant et après que deux d'entre eux ne soient impactés par des résidus de cuivre en provenance de mines. Avant le démarrage des extractions, les quatre sites présentaient une structure de communauté très similaire et dominée par les balanes. Deux ans après les premières activités minières, les assemblages de balanes furent remplacés par la présence d'*Enteromorpha compressa* sur les sites impactés. Les suivis menés quatre ans après l'arrêt de toute extraction de cuivre sur ces sites montrèrent cependant une réaugmentation progressive de la diversité.

2.3. Pesticides et peintures antifouling

La toxicité et les effets des pesticides de type organochlorés ou organophosphates sur les organismes des estrans rocheux ont été testés en laboratoire (Sarojini et al. 1989, Lundebye et al. 1997). En revanche, il n'existe pas à ce jour d'études concernant leurs effets sur les populations et les communautés des substrats durs intertidaux.

Les peintures antifouling sont essentiellement constituées de pesticides mais leurs effets secondaires ont longtemps été ignorés. Il faut attendre les années 1980 pour que de nombreuses études soulignent l'impact extrêmement néfaste du tributylétain ou TBT utilisé dans les peintures antifouling. Bien qu'une multitude d'organismes marins soient susceptibles de répondre à la pollution par le TBT, le gastéropode *Nucella lapillus* reste l'espèce la plus sensible, capable de réagir au TBT à partir de taux équivalents 0.5 ng Sn l^{-1} (Gibbs et al. 1988, 1991a). Le TBT provoque en effet l'apparition d'organes génitaux mâles (pénis et canal déférent) chez les femelles, ce phénomène est mieux connu sous le terme d'« imposex » (Smith 1980). De très petites concentrations de TBT (entre 1 et 2 ng Sn l^{-1}) peuvent conduire à la stérilité des femelles de *Nucella lapillus* et à partir d'un taux de 4 ng Sn l^{-1} la plupart d'entre elles deviennent incapables de se reproduire (Gibbs et al. 1988). Sur les sites impactés par le TBT, l'abondance de juvéniles est par conséquent très faible.

2.4. Accroissement de la turbidité

L'augmentation du taux de matières en suspension dans la colonne d'eau a des origines variées. Elles peuvent être naturelles (apports par des ruissellements suite à l'érosion ou le lessivage des sols, production de plancton, remises en suspension des sédiments par la

houle et les courants...) ou anthropiques (dragages et rejets domestiques, eaux industrielles, apport supplémentaire de sédiments après la construction d'un port ou d'une digue...). Les zones côtières fortement urbanisées (portuaires notamment) ou qui se trouvent à proximité de terres agricoles sont particulièrement sujettes à ce type de perturbation. A ce jour, les conséquences de la turbidité sont surtout étudiées à travers la problématique des récifs coralliens exposés à de fortes concentrations de limon (e.g. [McClanahan & Obura 1997](#), [Ochoa Lopez et al. 1998](#), [Wesseling et al. 1999](#)). Ses effets sur les assemblages rocheux des milieux tempérés sont encore négligés. Néanmoins, il est suggéré qu'un grand nombre de particules en suspension peut entraîner la diminution du taux de filtration des bivalves ou encore le colmatage des branchies de poissons ([Daou & Gouletquer 1988](#)). Quelques travaux ont également montré que l'augmentation de la turbidité peut conduire à l'altération des milieux rocheux subtidaux et conduire à une prolifération d'algues opportunistes ([Thom & Widdowson 1978](#), [Seapy & Littler 1982](#), [Airoldi et al. 1995](#), [Airoldi 1998](#), [Airoldi & Virgilio 1998](#)).

2.5. Prélèvement d'espèces par les pêcheurs à pied et autres visiteurs

Pratiquée depuis la préhistoire en différents endroits du monde ([Siegfried et al. 1994](#), [Barton et al. 1999](#), [Alvarez-Fernandez et al. 2010](#), [Jerardino & Marean 2010](#), [Mannino et al. 2011](#)), la pêche à pied constitue d'abord une pêche de subsistance, complémentaire des ressources terrestres et/ou agricoles plus accessibles et plus facilement exploitables par l'homme. Aujourd'hui encore, la faune intertidale représente une source de nourriture importante pour les populations littorales ([Siegfried et al. 1994](#), [Akimichi 1995](#), [Underwood 1993a](#), [Kyle et al. 1997](#)). Les algues sont également prélevées pour la production d'agar, d'alginate ou de carraghénanes, et dans une moindre mesure, utilisées en tant qu'engrais ([Santelices & Griffiths 1994](#), [Vasquez 1995, 2008](#)).

Lorsqu'elle est exclusivement récréative, la pêche à pied devient plus occasionnelle. Son intensité et sa fréquence vont alors dépendre de l'attractivité du site sur lequel elle est pratiquée (espèces recherchées, beauté et accessibilité du site), mais aussi des coefficients de marée, des conditions météorologiques ou encore de la période de l'année (saison, période de vacances scolaires, week-ends...).

L'impact de la pêche à pied récréative sur la zone côtière a longtemps été considéré comme anecdotique au regard des prélèvements effectués par la pêche professionnelle (artisanale/industrielle). [Coleman et al. \(2004\)](#) et [Cooke & Cowx \(2004\)](#) ont pourtant estimé à 10% environ la place de la pêche à pied dans les débarquements mondiaux. Pratiquée dans des zones privilégiées par certaines espèces marines pour leur reproduction et leurs premiers stades de vie larvaire, cette activité peut en réalité se révéler extrêmement destructrice pour les communautés des substrats durs et meubles intertidaux.

Rappelons dans un premier temps que contrairement aux autres prédateurs de l'estran, l'homme n'est pas dépendant des densités prédateurs-proies. Il n'est pas non plus contrôlé par les facteurs physiques tels que les tempêtes, l'action des vagues ou encore le phénomène de

Partie I. Chapitre 3 – Pressions anthropiques et indicateurs écologiques

dessiccation qui, à l'inverse, régulent l'abondance de la ressource en milieu côtier (Dye et al. 1994a). Exercée de manière intensive, la pêche à pied peut tout d'abord conduire à une diminution des stocks, des biomasses ou encore des densités de certaines espèces. A titre d'exemple, citons Castilla (1999), Moreno et al. (1984, 2001) ou encore Duran et Castilla (1989) qui se sont intéressés à l'impact du prélèvement de *Fissurella picta* (patelle) le long des côtes chiliennes. Lorsque l'espèce cesse d'être pêchée (mise en place d'une réserve), son abondance et sa taille moyennes augmentent considérablement, ce qui provoque en parallèle une diminution des recouvrements en algues dont elle se nourrit.

Lorsque les tailles minimales imposées par la réglementation pour certaines espèces ne sont pas respectées mais également lorsque la pression de pêche vise principalement les individus adultes alors que le recrutement des juvéniles est important, la taille moyenne de ces organismes est également susceptible de diminuer (Jerardino 1997, Roy et al. 2003). Des changements de sex-ratio peuvent aussi être observés et par conséquent, une modification des structures de populations (Roy et al. 2003, Cooke & Cowx 2004).

L'utilisation de « ravageurs » – i.e. outils non adaptés à la pêche à pied tels que râpeaux, pioches, crochets, barres à mine, etc. –, certains comportements de pêche (retournement des blocs sans leur remise en place) mais aussi les passages répétitifs des pêcheurs à pied sur les substrats durs et meubles intertidaux, sont aussi à l'origine de leur dégradation voire de leur destruction (e.g. Keough & Quinn 1998, Kingsford et al. 1991, Newton et al. 1993, Griffiths & Branch 1997). Notons enfin que les organismes sessiles ou dont les mouvements se limitent à se réfugier dans les crevasses, cavités ou surplombs des habitats rocheux au moment de la marée basse, sont particulièrement vulnérables à la pression de pêche à pied. Les espèces très vagiles ou capables de migrer vers la zone subtidale, ont en revanche, plus de chance d'échapper aux prélèvements.

Le prélèvement d'espèces peut également être source d'impacts indirects pour l'ensemble de la communauté (Dye 1992, Underwood 1993a, Branch & Moreno 1994, Lasiak 1998, 1999). Le fait de collecter des organismes brouteurs tels que les patelles ou encore les oursins par exemple, peut provoquer la prolifération de micro ou macroalgues sur les habitats rocheux (Hawkins & Hartnoll 1983, Branch & Moreno 1994, Dye et al. 1994b, Lindberg et al. 1998). Plus récemment, Robinson et al. (2008) ont testé expérimentalement les effets d'un prélèvement de *Mytilus galloprovincialis* sur l'ensemble de la communauté rocheuse. Après quatre mois de prélèvements selon deux niveaux d'intensité différents, la communauté est dominée dans les deux cas par les macroalgues *Cladophora flagelliformis*, *Porphyra capensis* et *Ulva* sp.. Quatre mois après l'arrêt de tout prélèvement, la communauté présente toujours les signes d'une altération. Il faut finalement 32 mois pour qu'elle retrouve sa structure initiale.

L'arrachage de macroalgues entraîne également l'apparition de zones de roche nue rapidement colonisées par de grands invertébrés et des algues opportunistes (Santelices & Griffiths 1994, Vasquez 1995).

L'activité de pêche à pied n'est pas la seule responsable des prélèvements en espèces sur la zone intertidale. Les amateurs de pêche à la ligne sont aussi à la recherche d'appâts qu'ils prélèvent directement parmi les communautés rocheuses et/ou sableuses (Kingsford et

al. 1991). Certaines espèces sont aussi recherchées par les promeneurs pour leur valeur ornementale (notamment les mollusques, Newton et al. 1993), d'autres enfin, pour les aquariums (poissons côtiers et invertébrés, Adessi 1994).

2.6. Piétinement

Le passage des visiteurs sur l'estran pour la promenade, la baignade, la pratique d'activités sportives spécifiques (plongée sous-marine, surf, kite-surf, kayak, voile, etc.) ou encore la pêche à pied récréative provoquent irrémédiablement un piétinement des habitats rocheux. L'intensité et la fréquence des passages sur un site ou une zone donnée à l'échelle d'un site vont dépendre d'un certain nombre de facteurs tels que : l'accessibilité au site (entrées balisées, présence de parkings en arrière de l'estran, présence de platiers rocheux qu'il est plus aisé de parcourir...), son attractivité pour une ou plusieurs activités en particulier, la période de l'année (saison estivale, période de vacances scolaires ou week-ends, grands coefficients de marée, Kingsford et al. 1991, Vanherwerden & Griffiths 1991) ou encore l'existence de « chemins » pré-existants à la surface de la roche (anciens chemins de charrettes, zone rocheuse au pied d'un escalier qui est systématiquement empruntée, etc.).

Plusieurs auteurs anglo-saxons se sont intéressés à la problématique à partir d'observations *in situ*, tant sur la fréquentation des sites (comptages des visiteurs) que sur les impacts écologiques qu'entraîne le piétinement, notamment sur les communautés de macroalgues et la faune associée (e.g. Brosnan & Crumrine 1994, Brown & Taylor 1998, Keough & Quinn 1998, Schiel & Taylor 1999, Pinn & Rodgers 2005, Smith & Murray 2005, Smith et al. 2008, Huff 2011). Si les zones d'accès à l'estran sont susceptibles d'être fortement piétinées (Adessi 1994, Pombo & Escofet 1996), certains auteurs émettent l'hypothèse que la zone médiolittorale moyenne à inférieure est la plus concernée par les passages répétés de visiteurs. D'une part en raison du nombre et de la diversité d'espèces qu'elle concentre et par conséquent, de l'intérêt qu'elle suscite pour l'observation et la collecte de ces espèces, d'autre part en raison des temps d'émersion plus élevés mais aussi plus fréquents à ce niveau que sur la zone infralittorale supérieure (très attractive pour la pêche à pied mais qui ne découvre que deux à trois heures lors de grands coefficients de marée uniquement).

Les conséquences directes et indirectes du piétinement sur les communautés floristiques et faunistiques des estrans rocheux seront abordées plus en détail dans la **Partie II du manuscrit**. Rappelons toutefois que le piétinement peut provoquer : l'arrachage d'algues pérennes telles que les Fucales ou les petites algues rouges buissonnantes (Brosnan & Crumrine 1994, Brown & Taylor 1998, Keough & Quinn 1998, Schiel & Taylor 1999, Pinn & Rodgers 2005), celui des moules (Brosnan & Crumrine 1994, Smith & Murray 2005, Smith et al. 2008) ou encore des balanes (Brosnan & Crumrine 1994) et entraîne par conséquent des diminutions d'abondances de ces différents groupes. Parmi les *conséquences indirectes* du piétinement, les auteurs ont observé : l'apparition de zones de roche nue, la recolonisation de l'espace par les algues opportunistes (Povey & Keough 1991, Fletcher & Frid 1996), les

Partie I. Chapitre 3 – Pressions anthropiques et indicateurs écologiques

diminutions d'abondance d'invertébrés (Huff 2011), la dessiccation d'espèces algales de petite taille et encroûtantes mais aussi celle de la faune coloniale qui se trouvaient toutes initialement protégées par les fortes densités d'algues brunes et rouges (Brosnan & Crumrine 1994, Schiel & Taylor 1999). Le temps de recolonisation des zones piétinées est variable selon le niveau d'intensité, la fréquence et le temps de piétinement appliqués avant l'arrêt de celui-ci. Des études expérimentales ont montré que les recouvrements en algues et balanes retrouvaient leurs taux d'origine un an environ après l'arrêt de tout piétinement (Povey & Keough 1991), tandis que certaines zones de moulières sont toujours impactées 10 ans après (Dye 1992, Brosnan & Crumrine 1994).

En milieu tropical, le piétinement des platiers récifaux est également la cause de dommages sur les coraux (Liddle & Kay 1987, Hawkins & Roberts 1993, Leujak & Ormond 2008, Hannak et al. 2011).

De manière assez paradoxale, ce sont souvent les platiers rocheux des espaces protégés qui souffrent le plus d'un excès de visiteurs et donc, du piétinement (Brown & Taylor 1999, Gallet & Roze 2001, Milazzo et al. 2002, Casu et al. 2006, Smith et al. 2008). Lorsque le site est suffisamment grand, une stratégie de conservation peut consister à limiter le passage des visiteurs sur une zone en particulier (Fletcher & Frid 1996). Pour être efficace, ce type de mesure doit être considéré en parallèle d'une régulation des usages professionnels et récréatifs de l'estran (notamment collecte d'espèces). Les stratégies de « Gestion Intégrée de la Zone Côtière » (GIZC) permettent en partie de répondre à cet objectif en considérant l'ensemble des activités et potentielles sources de perturbations à l'échelle d'un site et par l'application de mesures de protection à différents niveaux (site, habitats, écosystèmes).

2.7. Introduction d'espèces

L'introduction accidentelle ou volontaire d'espèces par l'homme dans des zones sur lesquelles elles ne sont pas natives peut également être source de perturbations pour les communautés intertidales. Les possibilités d'introduction d'espèces sont nombreuses, il peut s'agir :

- Du transport d'espèces par les eaux de ballast des navires. Prélevées dans des ports étrangers, ces eaux constituent l'une des voies principales de pénétration des espèces exotiques dans de nouveaux secteurs (e.g. Lewis 1964, Raffaelli & Hawkins 1996) ;
- De déversements d'espèces par négligence ou de transport d'appâts vivants ;
- D'une mise en liberté d'animaux et de plantes d'aquarium ;
- D'une fuite accidentelle d'animaux vivant en captivité ;
- D'un peuplement des masses d'eau ou d'un nouvel élevage pour l'aquaculture.

L'introduction d'espèces devient problématique lorsque l'espèce se révèle « envahissante » ou « invasive ». Selon Rejmánek et al. (2002) une espèce invasive est « *une espèce naturalisée dans un écosystème où elle n'avait jamais été recensée* ». Débarrassées de leurs prédateurs d'origine, certaines d'entre elles vont alors proliférer au détriment des

Partie I. Chapitre 3 – Pressions anthropiques et indicateurs écologiques

espèces natives, bouleversant alors les relations biologiques en place (prédation, compétition, relations de dominance). A titre d'exemple citons l'introduction de l'algue *Sargassum muticum* en France dans les années 1975/1976, probablement suite à l'implantation de naissains d'huîtres japonaises (*Crassostrea gigas*) dans le bassin de Thau en Méditerranée. Cette espèce qui peut atteindre plusieurs mètres de long, forme de vastes tapis qui outre l'élimination d'espèces locales, sont susceptibles de gêner la pratique de la pêche et de la plaisance, de colmater les aires de plongée ou encore de boucher les prises d'eaux et les hélices des navires. L'huître japonaise à l'origine de cette introduction est elle aussi devenue envahissante sur les côtes françaises et plus largement en Europe. *Crassostrea gigas* a été introduite en France à partir de la fin des années 60 pour remplacer l'huître creuse portugaise *Crassostrea angulata*, alors majoritairement cultivée, qui avait été décimée par deux maladies d'origine virale (Comps et Duthoit 1976, Comps et al. 1976). A partir du milieu des années 90 les épisodes de reproduction de *Crassostrea gigas* se sont multipliés dans les sites plus au nord en Bretagne et la colonisation s'étend désormais sur la façade Manche-Atlantique, du Golfe Normano-Breton à la frontière espagnole. Les huîtres sauvages colonisent préférentiellement tous les substrats rocheux intertidaux en milieu plutôt abrité, les structures ostréicoles laissées à l'abandon ou les infrastructures marines humaines (cale, jetée). Des populations sauvages sont désormais également observées sur le substrat meuble dans les zones de vase.

3. Echelles temporelles et spatiales d'application des impacts

Les points précédents soulignent la diversité de pressions anthropiques capables de s'exercer sur les estrans rocheux. Selon leurs caractéristiques et leur origine, leurs effets se font ressentir à différentes échelles de temps et d'espace.

3.1. Echelles spatiales

A l'échelle d'un pays ou d'une région, la plupart des impacts sont localisés. Ils sont associés soit à des sources de perturbation qui s'exercent de manière ponctuelle (marées noires, blooms phytoplanctoniques rarement étendus sur plus de 10 km), soit à des zones urbanisées à l'origine de pollutions diffuses et variées et d'usages de l'estran plus nombreux. Les effets de certaines pratiques telles que la pêche à pied peuvent néanmoins se faire ressentir sur plusieurs centaines de kilomètres, voire quelques milliers de kilomètres (e.g. au Chili, Paine 1994).

A l'échelle d'un estran (site), la *diffusion de polluants* peut affecter l'ensemble des habitats à des degrés différents. Plus élevées au niveau du point source, les concentrations en polluants sont ensuite susceptibles de diminuer à mesure de leur dispersion sur l'estran.

Les *dégradations* « *physiques* » d'habitats liées aux usages (collecte d'espèces, pêche à pied, piétinement lié à la fréquentation) sont plus localisées et concernent : soit un ensemble d'habitats regroupés dans une même zone, attractive par exemple pour la pratique d'une

activité donnée, soit quelques habitats de manière éparse (e.g. tracés de chemins à travers les couvertures de macroalgues par le piétinement, retournement de quelques blocs en bas d'estran, arrachage de géomon sur un platier rocheux, *etc.*).

3.2. Echelles temporelles

Certains secteurs rocheux sont impactés par les pratiques anthropiques depuis des centaines voire des milliers d'années. La pêche à pied et la collecte de coquillages se pratiquent depuis la préhistoire en certains endroits d'Afrique du Sud et de la Méditerranée (Mannino et al. 2011). Dans les pays développés, les rejets de l'industrialisation et les pollutions urbaines sont apparus il y a 300 ans environ. Aujourd'hui, l'augmentation de la population humaine à l'échelle planétaire tend à accroître ces phénomènes, y compris dans les pays en développement (Morton 1990, Da Silva et al. 1997, Crowe et al. 2000). La pratique d'activités de loisir sur l'estran s'est aussi accélérée à partir des années 60 avec l'amélioration des transports et le développement du tourisme balnéaire (e.g. pêche à pied de subsistance devenue pêche récréative). Dans les pays en développement, de nombreuses zones côtières et marines sont désormais tournées vers le tourisme hôtelier (Hawkins & Roberts 1992). Une fois existantes sur ou en amont d'un estran rocheux, la *fréquence d'apparition* des perturbations de type « chronique » varie selon un certain nombre de paramètres : rejets de polluants liés à la plaisance (déversements d'eaux grises et/ou eaux noires) plus importants en période estivale par exemple, pratique de carénage « sauvages » exceptionnelle (car théoriquement interdite) à l'origine de résidus d'antifouling directement rejetés sur l'estran, pratique de la pêche à pied intensive au moment des grands coefficients de marées, en période de vacances scolaires et lorsque les conditions météorologiques sont clémentes, *etc.* Certaines perturbations, et notamment les perturbations ponctuelles de type marées noires ou blooms phytoplanctoniques toxiques, peuvent n'apparaître qu'une seule fois à l'échelle d'un site. D'autres sont rapidement contrôlées voire stoppées par un plan de gestion ou une mise en réserve du site par exemple (e.g. interdiction de pêche sur le territoire de certaines réserves naturelles marines).

3.3. Résilience des habitats rocheux intertidaux

Les effets d'une perturbation sur les communautés rocheuses intertidales peuvent totalement disparaître ou à l'inverse persister de manière plus ou moins visible et durable entre deux périodes d'apparition. Cela va principalement dépendre de :

- La *fréquence* d'application de la perturbation (perturbations continues ou temporaires): s'il s'agit d'un bloom phytoplanctonique qui ne se produit qu'une fois par an, ses effets sur les communautés s'éliminent d'une année à l'autre ; s'il s'agit en revanche de retournements de blocs par les pêcheurs à pied toutes les trois semaines et ce durant plusieurs mois d'affilée, les conséquences pour les communautés peuvent être dramatiques ;

Partie I. Chapitre 3 – Pressions anthropiques et indicateurs écologiques

- Du *niveau d'intensité* de la perturbation au moment où elle est appliquée sur le ou les habitats rocheux (niveau de toxicité des polluants lorsqu'il s'agit de pollution chimique ou organique, nombre de visiteurs pour le piétinement, nombre de retournement de blocs dans le cas de la pêche à pied, *etc.*) ;
- De la *capacité de résilience* du ou des habitats concernés par la perturbation, soit la *capacité des habitats à revenir à leur état initial* après arrêt de toute perturbation.

Evaluer la résilience d'un habitat nécessite d'une part, de bien connaître les causes et le mode d'application de la perturbation à l'origine des impacts (niveau d'intensité, fréquence d'apparition) et d'autre part, d'appréhender les dynamiques naturelles des communautés en l'absence de perturbation (évaluation de l'état initial de l'habitat). L'acquisition de données avant l'arrivée de la perturbation reste la meilleure façon d'évaluer l'impact puis la résilience de l'habitat (méthode BACI « Before After Control Impact », [Underwood 1994](#)). Néanmoins, les programmes de suivis et de surveillance des milieux rocheux intertidaux sur le long terme sont encore peu nombreux (e.g. [De Jonge et al. 2006](#)). L'acquisition de séries temporelles se pratique aujourd'hui davantage au niveau des masses d'eaux (de transition et côtières dans le cadre des suivis REPHY ou REMI par exemple) ou sur les milieux sableux. Face au manque de données disponibles avant perturbation, une méthode compensatoire consiste à rechercher des *stations de référence non impactées* à proximité des zones touchées. Notons toutefois que leur sélection nécessite beaucoup de vigilance tant les variations naturelles des communautés d'un site à l'autre ou d'une zone à l'autre au sein d'un même site peuvent être importantes.

Nous reviendrons sur ces différents points à travers les **parties II et III** de ce manuscrit consacrées à l'étude de deux perturbations anthropiques majeures à l'échelle des estrans rocheux bretons : la pêche à pied récréative et ses impacts sur l'habitat « champ de blocs » ; le piétinement des platiers rocheux.

4. Méthodologies et indicateurs multivariés pour l'évaluation de la qualité écologique des milieux côtiers tempérés

4.1. Indicateurs de qualité écologique : une forte demande dans le contexte de la DCE

Ces 10 dernières années ont vu la création puis la mise en œuvre d'un certain nombre d'indicateurs multivariés pour l'évaluation de la qualité écologique des milieux côtiers. La Directive Cadre sur l'Eau ([2000/60/CE](#)) notamment, qui vise l'atteinte ou le rétablissement du « bon état écologique » des Masses d'Eaux Côtières (MEC) et de Transition (MET) d'ici 2015, fut l'impulsion nécessaire à l'Europe pour l'élaboration de nouvelles méthodologies.

Prenant la suite des indices multivariés existants (AMBI, [Borja et al. 2000](#)), les premières recherches s'orientent vers l'observation des macroinvertébrés des substrats

Partie I. Chapitre 3 – Pressions anthropiques et indicateurs écologiques

meubles intertidaux et subtidaux. Aujourd'hui encore ces milieux restent très bien étudiés, les synthèses de Diaz et al. (2004) et de Grall & Coïc (2006) recensent plus de 60 indices univariés ou multivariés les concernant en grande majorité. Parmi les indicateurs les plus couramment utilisés il faut rappeler : l'AMBI (Borja et al. 2000), le M-AMBI (Muxika et al. 2007), le BENTIX (Simboura & Zenetos 2002), l'I2EC (Indice d'Evaluation de l'Endofaune Côtière, Grall & Glémarec, 2005) et le BOPA (Rapport entre les polychètes opportunistes et les amphipodes, Dauvin & Ruellet 2007) qui sont basés sur la classification des espèces en groupes écologiques, mais aussi le BQI (Benthic Quality Index, Rosenberg et al. 2004) basé sur la richesse spécifique et l'abondance d'espèces indicatrices et enfin l'ITI (Infaunal Trophic Index, Word 1979) basé sur la classification des espèces en groupes trophiques. Tous cherchent à évaluer la qualité des masses d'eaux côtières sous l'influence de perturbations anthropiques chroniques telles que : le rejet d'eaux urbaines ou industrielles, l'apport de matières organiques (phénomène d'eutrophisation), la présence de métaux lourds, l'augmentation de la turbidité sous l'impact du dragage *etc.* Il s'agit de l'arrivée de polluants ou de la mise en suspension de sédiments ou matières organiques susceptibles d'affecter les communautés benthiques à grande échelle.

A travers la mise au point d'indicateurs et de méthodologies d'évaluation de qualité des masses d'eaux, la DCE cherche à hiérarchiser les sites selon ***cinq classes de qualité écologique*** : « mauvaise », « médiocre », « moyenne », « bonne », « très bonne ». Souvent couplés à une analyse physico-chimique des masses d'eaux, les indicateurs développés doivent différencier avec précision ces cinq statuts sur la base de différences de richesse spécifique ou de composition des communautés benthiques. Leur mise en œuvre demande également la connaissance d'un « statut de référence » propre à chaque site étudié selon les communautés benthiques représentées et qu'il est possible de rapporter au statut écologique « très bon » défini par la DCE.

Selon Borja & Dauer (2008), la mise au point d'un indicateur ou d'une méthode d'évaluation de l'état de conservation d'un milieu ou d'un habitat doit respecter les étapes suivantes : 1) définir l'échelle spatio-temporelle pour l'application de la méthodologie attendue, 2) sélectionner les métriques les plus appropriées, 3) combiner les métriques entre elles et 4) calibrer et valider l'indicateur ou la méthodologie développée en utilisant un jeu de données différent de celui qui a permis sa création.

Nous préconisons par ailleurs la connaissance de la perturbation étudiée (Fig.5). Lorsqu'il s'agit d'un usage anthropique en milieu intertidal ou marin, cette connaissance peut se révéler longue et fastidieuse. Elle requiert l'acquisition de données quantitatives, qualitatives et comportementales, et par conséquent, un croisement de disciplines (sciences humaines et sociales et sciences biologiques) indispensable.

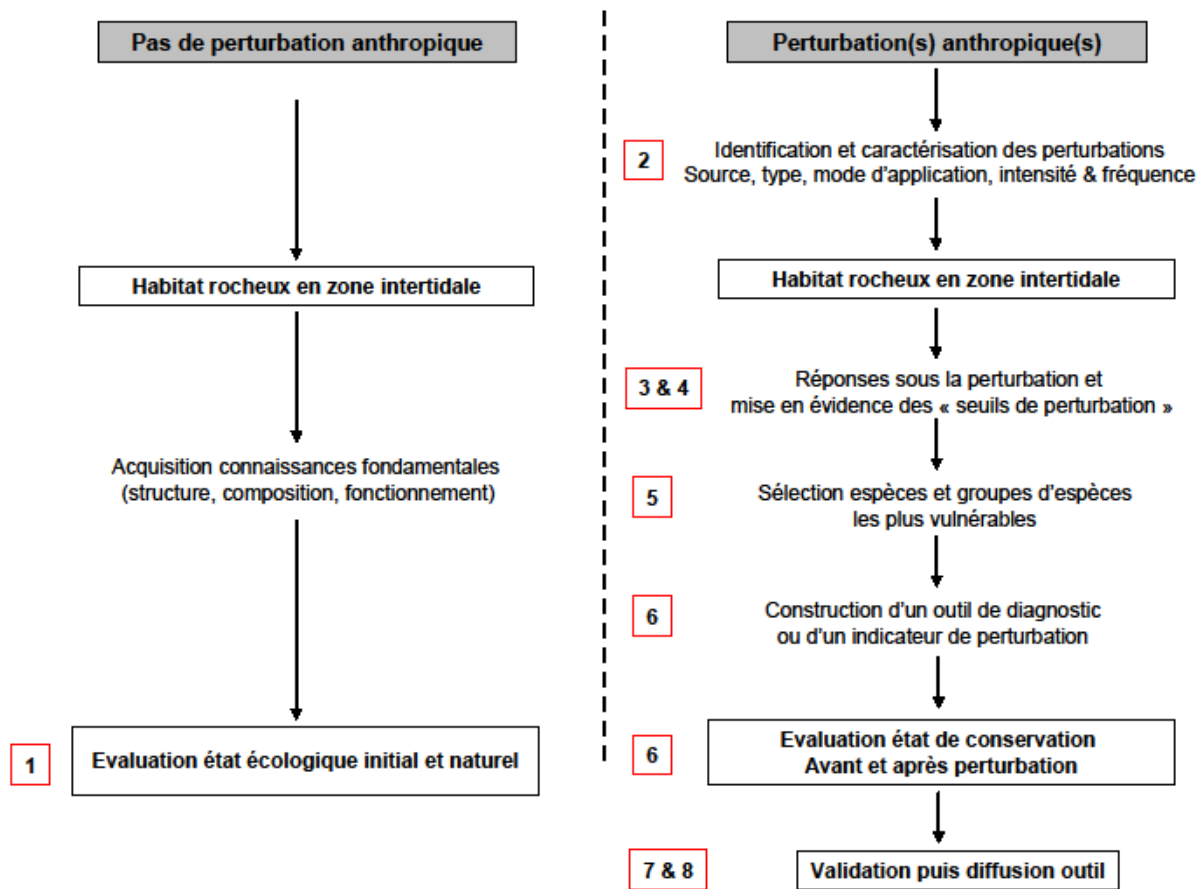


Fig.5. Les différentes étapes nécessaires à la mise en place d'un indicateur de perturbation permettant l'évaluation de l'état de conservation d'un habitat rocheux intertidal.

4.2. Indicateurs multivariés de qualité écologique des milieux côtiers basés sur les communautés benthiques des substrats durs

4.2.1. Rappel des indicateurs existants

De récents rapports ont aussi souligné l'intérêt du suivi de la biodiversité des substrats durs intertidaux et plus spécifiquement du macrobenthos, en soutien des processus d'évaluations écologiques des MEC et MET (Guillaumont & Gauthier 2006, Dauvin 2007). Le [tableau 4](#) reprend les indicateurs multivariés construits sur la combinaison de paramètres biotiques et abiotiques des milieux rocheux intertidaux et/ou subtidaux. En Europe, les indicateurs les plus couramment utilisés sont les suivants : l'indice EEI (Orfanidis et al. 2001, 2003, Orlando-Bonaca et al. 2008, Falace et al. 2009, Ivesa et al. 2009) et l'indice CAR-LIT (Ballesteros et al. 2007) pour le secteur Méditerranéen ; la liste d'espèces réduite RSL

Partie I. Chapitre 3 – Pressions anthropiques et indicateurs écologiques

(Reduced Species List ; Wells et al. 2007) et l'indice CFR (Juanes et al. 2008) le long des côtes Atlantiques.

Parmi les 12 indices multivariés existants (Tableau 4), huit d'entre eux sont basés sur l'observation exclusive des macroalgues. De nombreux auteurs considèrent en effet qu'elles sont un excellent indicateur de stress et de pollution des MEC et MET dans le contexte de la DCE (Arévalo et al. 2007, Mangialajo et al. 2007, Pinedo et al. 2007, Díez et al. 2010).

Le « Health Status Index » (Desroy 2011) mis au point pour l'évaluation de l'état de conservation des récifs d'Hermelles, repose en revanche sur l'utilisation de la faune benthique présente au niveau de cet habitat.

Les méthodologies développées dans le cadre de la DCE se focalisent le plus souvent sur un compartiment biologique en particulier (i.e. phytoplancton, macroalgues, macroinvertébrés, poissons, angiospermes) et sur quelques groupes d'espèces au sein du compartiment sélectionné. La considération de la communauté dans son ensemble reste plus rare, notamment lorsque l'évaluation de la qualité écologique se base sur l'observation des communautés des substrats durs intertidaux. La compréhension de leurs dynamiques naturelles passe pourtant par la prise en compte simultanée des assemblages faunistiques et floristiques qui sont étroitement liés sur ce milieu (relations trophiques entre les deux compartiments, processus de compétition pour l'espace, macroalgues en tant que zones de refuge pour les macroinvertébrés, *etc.*). Sous l'influence de perturbations anthropiques telles que le rejet d'eaux usées ou l'eutrophisation, les invertébrés des substrats durs sont également susceptibles de remplacer partiellement les macroalgues (Saiz-Salinas & Isasi Urdangarin 1994, Díez et al. 1999, Gorostiaga et al. 2004).

Pour certains auteurs (e.g. Underwood 1996, Archambault et al. 2001, Diez et al. 2012), la mesure d'une perturbation anthropique à travers l'observation simultanée des compartiments de macroalgues et macrofaune semble par conséquent plus pertinente. Aujourd'hui, seuls le « Rocky Intertidal Community Quality Index » (RICQI) récemment élaboré par Diez et al. (2012), et les indices $r1i$ et $r2i$ mis au point par Chapman (2009) utilisent à la fois les assemblages faunistiques et floristiques des substrats durs intertidaux.

Partie I. Chapitre 3 – Pressions anthropiques et indicateurs écologiques

Tableau 4

Indices multivariés existants ou méthodologies développées pour l'évaluation de la qualité écologique des masses d'eau côtière et de transition, des milieux rocheux intertidaux ou encore des récifs d'Hermelles, à partir des communautés faunistiques et/ou floristiques des milieux rocheux intertidaux.

Nom de l'indice, auteurs et année de publication	Quel(s) Objectif(s)? Pour quelle(s) pression(s) anthropique(s)?	Quel(s) habitat(s)? Quel secteur géographique?	Quels paramètres indicateurs intégrés dans l'indice/outil?
<p>RICQI (Rocky Intertidal Community Quality Index) Diez et al. 2012</p>	<ul style="list-style-type: none"> • Evaluation de la qualité écologique des masses d'eaux côtières à partir des communautés de macroalgues et des macroinvertébrés • Perturbation anthropique chronique: <ul style="list-style-type: none"> > Pollution par les eaux usées en provenance d'une zone urbanisée (la ville de Bilbao) 	<ul style="list-style-type: none"> • Platiers rocheux semi-abrités à exposés (hors zones très exposées) • Zones médiolittorale inférieure et infralittorale supérieure • Substrats réguliers (zones de cuvettes, blocs, surplombs non inclus dans les suivis). • Côte basque espagnole 	<ul style="list-style-type: none"> • Paramètres biotiques : <ul style="list-style-type: none"> > Classification des algues par morphologie (Morphological Complex Algae MCA) > Taux de recouvrement des macroalgues > Richesse spécifique faune et flore > Taux de recouvrement faune • Paramètres abiotiques : <ul style="list-style-type: none"> > Turbidité au fond et à la surface de la colonne d'eau > Matières en suspension au fond et à la surface de la colonne d'eau > Matières organiques au fond et à la surface de la colonne d'eau > Matières inorganiques au fond et à la surface de la colonne d'eau > Mesure du coefficient d'absorption de la lumière
<p>HI (Health Status Index) Desroy et al. 2011</p>	<ul style="list-style-type: none"> • Evaluation de l'état de santé d'un récif d'Hermelle (<i>Sabellaria alveolata</i>) et suivi de l'évolution du récif entre 2001 et 2007 • Perturbations anthropiques chroniques et physiques : <ul style="list-style-type: none"> > Piétinement; > Prélèvements d'huîtres et de moules sur le récif par pêcheurs à pied à marée basse • Perturbations anthropiques chroniques indirectes : <ul style="list-style-type: none"> > Etouffement du récif sous accumulation de faeces et pseudo-faeces de <i>Mytilus edulis</i>; > Dégradation de la surface du récif par croissance des moules implantées sur le récif (l'extension des parcs à moules autour du récif favorise ces perturbations indirectes) 	<ul style="list-style-type: none"> • Récifs d'Hermelles (<i>Sabellaria alveolata</i>) • Récif de "Sainte-Anne" (223 ha), baie du Mont Saint-Michel 	<ul style="list-style-type: none"> • Paramètres abiotiques (évaluation de la structure physique du récif) : <ul style="list-style-type: none"> > Pourcentage de recouvrement total du récif > Ratio de chaque stade de développement du récif > Niveau de fragmentation du récif • Prélèvements sédimentaires • Mesures biotiques et abiotiques complémentaires à la surface du récif : <ul style="list-style-type: none"> > Elévation du récif > Densité et pourcentage de recouvrement du récif par l'huître <i>Crassostrea gigas</i> et les moules <i>Mytilus galloprovincialis</i>

Partie I. Chapitre 3 – Pressions anthropiques et indicateurs écologiques

	<ul style="list-style-type: none"> • Perturbation chronique naturelle > Compétition pour l'espace et colonisation du récif par l'huître creuse envahissante <i>Crassostrea gigas</i> et les moules <i>Mytilus galloprovincialis</i> 		
<p>MarMAT (Marine Macroalgae Assessment Tool) Neto et al. 2011</p>	<ul style="list-style-type: none"> • Evaluation de la qualité écologique des masses d'eaux côtières à partir des communautés de macroalgues • Perturbation anthropique chronique: > Eutrophisation à proximité de zones urbanisées et/ou agricoles 	<ul style="list-style-type: none"> • Platiers rocheux intertidaux • Côte portugaise 	<ul style="list-style-type: none"> • Paramètres biotiques : > Richesse spécifique > Proportion de Chlorophytes > Abondance de Rhodophytes > Ratio abondance algues opportunistes/ESG 1 (algues pérennes, calcaires) > Pourcentage recouvrement algues opportunistes (estimé par photographie) > Utilisation "Liste Réduite de Taxons " (Reduced Taxa List, RTL) • Paramètres abiotiques : > Description des zones rocheuses pour rendre estrans avec des substrats différents comparables et pondérer les valeurs de richesse spécifique obtenues (la présence de cuvettes, crevasses, surplombs peut en effet favoriser une forte richesse spécifique).
<p>CCO (Cover - Characteristic species - opportunistic species) Le Duff et Ar Gal 2010</p>	<ul style="list-style-type: none"> • Evaluation de la qualité écologique des masses d'eaux côtières à partir des communautés de macroalgues • Perturbations anthropiques chroniques : > Pollution par eaux usées en provenance de zones urbanisées > Eutrophisation > Métaux lourds > Accroissement de la turbidité 	<ul style="list-style-type: none"> • Platiers rocheux (cuvettes et zones de champs de blocs exclues) • Façade Manche-Atlantique française 	<ul style="list-style-type: none"> • Paramètres biologiques : > Couverture végétale globale des ceintures algales (recouvrement) > Nombre d'espèces caractéristiques par ceinture algale observée > Pourcentage de recouvrement en espèces opportunistes • Paramètres abiotiques : > Surface de chaque niveau (en m²) (zone rocheuse pouvant potentiellement être recouverte par l'espèce ou les espèces dominantes de chaque ceinture algale)

Partie I. Chapitre 3 – Pressions anthropiques et indicateurs écologiques

<p>Indice r1i Chapman et al. 2009</p>	<ul style="list-style-type: none"> • Sélection de sites à conserver ou à classer en aires marines protégées sur la base de la singularité de leurs biocénoses • Perturbations anthropiques chroniques : <ul style="list-style-type: none"> > Rejets eaux usées > Métaux lourds > Divers polluants dans le port de Sydney 	<ul style="list-style-type: none"> • Champs de blocs intertidaux • Communautés faune/flore (faune mobile et sessile) • 3 sites dans le port de Sydney et 3 sites aux alentours de Sydney sur une côte exposée à l'action des vagues 	<ul style="list-style-type: none"> • Premier indice r1i : <ul style="list-style-type: none"> > Nombre d'espèces total observé le long de n sites > Abondances relatives des espèces (nombre d'individus par espèce, biomasse ou pourcentage de recouvrement) > Dominance relative des espèces
<p>Indice r2i Chapman et al. 2009</p>			<ul style="list-style-type: none"> • Second indice r2i : <ul style="list-style-type: none"> > Fréquence d'occurrence des espèces ou taxons; > Nombre de réplicats et de sites dans lesquels chaque espèce ou taxon est retrouvée > Nombre total d'individus par espèce ou taxon observé dans chaque site ramené au nombre total d'individus observé sur les n sites > Abondance totale des espèces ou taxons le long des n sites
<p>CFR (Quality of Rocky Bottoms) Juanes et al. 2008, Guinda et al. 2008</p>	<ul style="list-style-type: none"> • Evaluation de la qualité écologique des masses d'eaux côtières à partir des communautés de macroalgues • Perturbations anthropiques chroniques: <ul style="list-style-type: none"> > Rejets eaux usées > Eutrophisation 	<ul style="list-style-type: none"> • Platiers rocheux intertidaux (à partir de la zone médiolittorale jusqu'à la zone infralittorale) et subtidaux (<30 m) • Substrats suffisamment larges et stables (zones de cuvettes, blocs, surplombs non inclus dans les suivis) • Côte nord de l'Espagne 	<ul style="list-style-type: none"> • Paramètres biotiques : <ul style="list-style-type: none"> > Richesse spécifique des populations de macroalgues caractéristiques > Taux de recouvrement total des populations de macroalgues > Abondance des espèces opportunistes en relation avec le recouvrement total des substrats rocheux par les autres espèces > Evaluation du statut physiologique des macroalgues (état de santé global de la communauté de macroalgues à partir de l'analyse de différents paramètres tels que: le développement des frondes, la densité des espèces, les dommages physiques, la décoloration). • Paramètres abiotiques : <ul style="list-style-type: none"> > Taux de sédiment à la surface des zones rocheuses lorsqu'il est élevé
<p>CARLIT (Cartography of littoral and upper-sublittoral rocky-shore communities) Ballesteros et al. 2007</p>	<ul style="list-style-type: none"> • Evaluation de la qualité écologique des masses d'eaux côtières à partir des communautés de macroalgues • Perturbations anthropiques chroniques: <ul style="list-style-type: none"> > Rejets eaux usées > Eutrophisation 	<ul style="list-style-type: none"> • Zone rocheuse intertidale (de la zone supralittorale à la zone infralittorale) • Toute la côte rocheuse de la Catalogne (Nord-Ouest de la Méditerranée), soit environ 43% de la zone côtière totale (402 km de linéaire côtier) 	<ul style="list-style-type: none"> • Création d'un Système d'Information Géographique (SIG): <ul style="list-style-type: none"> > Représentation cartographique des communautés de macroalgues • Paramètres abiotiques: <ul style="list-style-type: none"> > Critères géomorphologiques (caractérisation des habitats rocheux) • Paramètres biologiques: <ul style="list-style-type: none"> > Classification des espèces de macroalgues par niveau de sensibilité aux polluants > Ratio EQR entre : valeurs de sensibilité des espèces observées le long de la côte Catalane/ valeurs de sensibilité des espèces observées au niveau des stations de référence

Partie I. Chapitre 3 – Pressions anthropiques et indicateurs écologiques

<p>RSL (Reduced Species List) des côtes britanniques Wells et al. 2007</p>	<p>• Evaluation de la qualité écologique des masses d'eaux côtières à partir :</p> <ul style="list-style-type: none"> > D'un score se rapportant à la valeur de la richesse spécifique d'un site à partir d'une 'Liste Réduite d'Espèces de macroalgues" et à la mesure de la composition des communautés de macroalgues rencontrées > D'un score relatif à la nature physique des sites (habitats et microhabitats rencontrés notamment) <p>• Perturbations anthropiques chroniques:</p> <ul style="list-style-type: none"> > Rejets eaux usées > Eutrophisation > Métaux lourds > Accroissement de la turbidité 	<ul style="list-style-type: none"> • Estrans rocheux • Substrats réguliers et irréguliers confondus • Iles Britanniques 	<p>• Paramètres biotiques :</p> <ul style="list-style-type: none"> > Richesse spécifique calculée sur la base de la liste RSL > Proportion de Rhodophytes > Proportion de Chlorophytes > Ratio ESG's (i.e. ESG1/ESG2 avec ESG1 = espèces pérennes ou en stade terminal de succession; ESG2= espèces annuelles ou opportunistes) > Proportion d'espèces opportunistes <p>• Paramètres abiotiques :</p> <ul style="list-style-type: none"> > Type d'habitat principal (platier rocheux, blocs, galets) > Nombre et type de microhabitats présents > Niveau de turbidité > Zone abrasée ou non par les sédiments (sable, galets...)
<p>RSL (Reduced Species List) de la côte atlantique andalouse Bermejo et al. 2012</p>	<p>• Evaluation de la qualité écologique des masses d'eaux à partir :</p> <ul style="list-style-type: none"> > D'un score se rapportant à la valeur de la richesse spécifique d'un site à partir d'une 'Liste Réduite d'Espèces de macroalgues" et à la mesure de la composition des communautés de macroalgues rencontrées > D'un score relatif à la nature physique des sites (habitats et microhabitats rencontrés notamment) <p>• Perturbations anthropiques chroniques:</p> <ul style="list-style-type: none"> > Rejets eaux usées > Eutrophisation > Métaux lourds > Accroissement de la turbidité 	<ul style="list-style-type: none"> • Estrans rocheux • Substrats réguliers et irréguliers confondus • Côte atlantique de l'Andalousie 	<p>• Paramètres biotiques :</p> <ul style="list-style-type: none"> > Richesse spécifique calculée sur la base de la liste RSL > Abondance de Rhodophytes > Proportion de Chlorophytes > Proportion de ESG1 (espèces pérennes ou en stade terminal de succession) > Proportion espèces opportunistes <p>• Paramètres abiotiques :</p> <ul style="list-style-type: none"> > Type d'habitat principal (platier rocheux, blocs, galets) > Nombre et type de microhabitats présents > Niveau de turbidité; Zone abrasée ou non par les sédiments

Partie I. Chapitre 3 – Pressions anthropiques et indicateurs écologiques

<p>EEI (Ecological Evaluation Index) Orfanidis et al. 2001, 2003</p>	<ul style="list-style-type: none"> • Evaluation de la qualité écologique des masses d'eaux de transition et côtières à partir des communautés de macroalgues • Quantifier les changements structuraux et fonctionnels des communautés des eaux de transition et côtières à différentes échelles spatiales et temporelles en utilisant les relations non-linéaires et linéaires. • Perturbations anthropiques chroniques: > Eutrophisation 	<ul style="list-style-type: none"> • Communautés de macroalgues des substrats durs et herbiers de phanérogames marines sur substrats meubles • Application de l'indice dans les lagunes de la Macédoine et de la région de la Thrace (Nord de la Grèce) et dans le golfe Saronique (Grèce centrale) • Zones d'estuaires et masses d'eaux côtières 	<ul style="list-style-type: none"> • Paramètres biologiques : > Classification des macroalgues dans deux groupes écologiques (ESG1 et ESG2) > Abondance absolue (pourcentage de recouvrement) de chaque espèce de chaque groupe > Abondance absolue moyenne de chaque groupe écologique d'espèces • Paramètres abiotiques : > Variations saisonnières et spatiales estimées par échantillonnage saisonnier soit sur des quadrats permanents soit sur des transects permanents
<p>MaQI (Macrophyte Quality Index) trois versions: • E-MaQI (Expert-MaQI, Sfriso et al. 2009a) • R-MaQI (Rapid-MaQI, Sfriso et al. 2007 puis ISPRA 2010)</p>	<ul style="list-style-type: none"> • Evaluation de la qualité écologique des masses d'eaux de transition et côtières à partir des communautés de macroalgues • Perturbations anthropiques chroniques: > Rejets eaux usées > Eutrophisation > Métaux lourds > Accroissement de la turbidité 	<ul style="list-style-type: none"> • Communautés de macroalgues des substrats durs intertidaux et subtidaux et herbiers de phanérogames marines sur substrats meubles intertidaux et subtidaux • Application des deux indices uniquement en Italie : lagune de Venise (Sfriso et al. 2006, 2007, 2009a; Curiel & Rismondo 2010, Curiel et al. 2012), lagune de Grado/Marano (Falace et al. 2009), lac de Lesina, delta du Pô etc. (Sfriso et al. 2007, 2009a) • Masses d'eaux de transition (estuaires, lagunes) 	<ul style="list-style-type: none"> • E-MaQI (Expert-MaQI) (Sfriso et al. 2006) : Paramètres biologiques : Un score entre 0 et 2 est attribué à chaque espèce observées : 0 pour les espèces qui sont dominantes dans les zones polluées ou subissant une pression anthropique; 1 pour les taxons "indifférents" ou tolérants aux stress; 2 pour les espèces qui colonisent • R-MaQI (Rapid-MaQI) version simplifiée du E-MaQI (Sfriso et al. 2007): Paramètres biologiques : > Ratio Rhodophytes/Chlorophytes > Présence/absence des espèces > Biomasses des macroalgues et herbiers marins. Paramètres abiotiques : > Turbidité > Taux de salinité > Taux d'oxygène dissous > Taux de métaux lourds, pesticides, matière organique • R-MaQI (Rapid-MaQI) version récente (ISPRA 2010): Paramètres biologiques : > Nombre d'espèces caractéristiques de zones non perturbées (Qualité écologique élevée) ou leur pourcentage ramené au pourcentage total d'espèces présentes; > Couverture totale du champ de macroalgues > Ratio Biomasse/Couverture totale de Chlorophytes et Rhodophytes > Présence/absence d'herbiers marins

4.2.2. Paramètres indicateurs utilisés

Les méthodologies développées utilisent le plus souvent des mesures de richesse spécifique et d'abondances (pourcentages de recouvrement des couvertures algales ou biomasses). Néanmoins, du constat que les macroalgues ne présentent pas toutes le même « degré de sensibilité » face aux perturbations anthropiques chroniques (Soltan et al. 2001), des groupes fonctionnels et/ou écologiques sont aussi utilisés pour prédire les changements de structure des communautés. Ainsi, les indices EEI (Orfanidis et al. 2001), MarMAT (Neto et al. 2011), RSL (Wells et al. 2007, Bermejo et al. 2012) ou encore RICQI (Diez et al. 2012) sont basés sur deux groupes écologiques principaux (Tableau 4) :

- Le groupe ESG I (Ecological State Group I) qui intègre les espèces pérennes, les algues calcaires (très sensibles aux polluants et à l'eutrophisation, Sfriso et al. 2009a), en stade terminal de succession ou encore à croissance lente, à priori plus sensibles aux polluants;
- Le groupe ESG II qui regroupe les espèces annuelles, opportunistes, à croissance rapide à priori plus tolérantes aux polluants.

Les espèces opportunistes *Ulva* spp. et *Enteromorpha* spp. très résistantes à divers catégories de polluants et hautement compétitrices pour l'espace appartiennent au groupe ESG II. A l'inverse, les *Cystoseira* spp. très vulnérables aux pollutions, à la turbidité ou au phénomène d'eutrophisation, sont intégrées au groupe ESG I. Ces deux catégories d'espèces peuvent être qualifiées de « hautement indicatrices » de la présence de polluants (Diez et al. 2012).

Les indicateurs multivariés des milieux rocheux prennent également en compte un certain nombre de paramètres abiotiques. Les descripteurs « physiques » des estrans tels que le nombre et le type d'habitats présents (platiers rocheux, blocs, substrat régulier ou irrégulier), le nombre et le type de microhabitats observés (cavités, surplombs, petites cuvettes), le taux de sédiment présent à la surface des roches ou encore le niveau de turbidité en milieu subtidal, constituent des facteurs susceptibles de favoriser ou non une richesse spécifique élevée chez les communautés de macroalgues. Un « score » attribué à la description physique des zones rocheuses est généralement calculé sur la base de ces descripteurs et vient pondérer les valeurs obtenues à partir des paramètres biologiques. Pour de nombreux auteurs (Wells et al. 2007, Neto et al. 2011, Bermejo et al. 2012), cette description joue finalement le rôle de « facteur correctif », permettant de rendre comparable des estrans qui ne l'étaient pas initialement en raison de leurs caractéristiques physiques différentes.

Enfin, certains auteurs préconisent l'usage d'outils cartographiques tels que le SIG (Système d'Information Géographique) pour mesurer, représenter et suivre l'évolution des surfaces de substrats durs occupées par les macroalgues ou la macrofaune et ainsi évaluer la qualité écologique des masses d'eaux côtières (e.g. indice CARLIT, Ballesteros et al. 2007).

4.2.3. Comparaison des indicateurs multivariés existants

L'un des grands défis des indicateurs multivariés est qu'ils soient assez performants pour détecter les petites différences existant entre les sites non perturbés, peu perturbés, moyennement perturbés et très perturbés. La confusion d'un site « peu perturbé » avec un site « non perturbé » peut irrémédiablement conduire à des décisions de gestion non appropriées et à terme, à une perte progressive de la biodiversité des sites.

a) Comparaison indices RICQI et CFR

En ce sens, Diez et al. (2012) ont démontré que le RICQI constituait une méthode plus efficace que l'indice CFR (Juanes et al. 2008). Le CFR est principalement basé sur deux listes d'espèces : une liste d'espèces dites « caractéristiques » d'un secteur biogéographique non perturbé, qui inclut par conséquent les macroalgues sensibles aux sources de pollutions (rejets urbains, industriels, portuaires, eutrophisation) et une liste d'espèces opportunistes ou tolérantes aux polluants. Le RICQI utilise quant à lui cinq inventaires différents d'espèces, tous basés sur l'abondance relative des espèces. Un statut écologique est attribué à chaque inventaire (i.e. le premier inventaire regroupe les espèces communément observées dans les masses d'eaux très polluées, le second les espèces observées dans les masses d'eaux assez polluées, etc.). L'une des différences observée entre les deux indices concerne notamment la sensibilité des espèces *Corallina* spp., *Stypocaulon scoparium* et *Cystoseira baccata* aux polluants : les trois espèces présentent une sensibilité équivalente avec le CFR tandis qu'avec le RICQI, leurs degrés de tolérance sont sensiblement différents.

b) Comparaison des deux versions de l'indice MaQI

Autre indicateur dont les deux versions (expert et simplifiée) ont fait l'objet de comparaisons, l'indice MaQI (Macrophyte Quality Index) mis au point en 2006 puis en 2007 par Sfriso et al.. La version « expert » (**Expert-MaQI**, Sfriso et al. 2006) est basée sur la reconnaissance d'au moins 15 taxons de macroalgues et phanérogames marines. Elle est recommandée lorsqu'un secteur est étudié pour la première fois. Sa fréquence d'application peut ensuite varier tous les trois à six ans notamment lorsque les conditions écologiques des masses d'eau changent de manière évidente. Cette version nécessite d'identifier chaque espèce avec précision, y compris les espèces épiphytes dont la présence est généralement caractéristique d'un bon niveau de qualité écologique. La version **simplifiée** du MaQI (**R-MaQI**, Sfriso et al. 2007) permet une évaluation « en routine » de la qualité écologique des masses d'eaux. Elle est structurée comme une clé dichotomique où les conditions écologiques des substrats meubles et durs sont considérées séparément (Tableau 5, Sfriso et al. 2009a). Elle se base sur la présence/absence des phanérogames marines, des algues vertes, rouges et brunes, sur le ratio Rhodophytes/Chlorophytes et la biomasse des macroalgues. Aucune expertise en taxonomie n'est requise pour l'utilisation du R-MaQI.

Partie I. Chapitre 3 – Pressions anthropiques et indicateurs écologiques

Tableau 5

Clé dichotomique utilisée lors de l'application du R-MaQI pour une évaluation rapide du statut écologique des masses d'eaux de transition en Méditerranée (Sfriso et al. 2007, revue ici par Sfriso et al. 2009a).

Hard substrata: Absence, or presence of a very low number of seaweeds, mostly Chlorophyceae.	
Soft substrata: Absence of seagrasses.....	1
Hard substrata: The Rhodophyceae number is prevailing on the Chlorophyceae one.	
Soft substrata: Presence of seagrasses.....	3
1) Macrophyte are missing or almost missing. Dominance of some species of Chlorophyceae, especially Ulvaceae and Cladophoraceae. Seasonal growth of some Rhodophyceae or Phaeophyceae, but with negligible biomass.	
Waters are very turbid and seasonally changeable but, on average, Secchi disk is <0.5-0.8 m, due both to phytoplankton blooms and sediment re-suspension phenomena. Presence of anoxic sediments and persistent water anoxia in spring-summer. High variability of environmental parameters such as transparency and salinity.	
Ecological status: BAD	
1) Seasonal growth of some seaweeds, but some of them can bloom.....	2
2) Presence of a low seaweed number. Monospecific seaweed blooms can occur: especially Ulvaceae, Cladophoraceae and Gracilariaceae.	
Water turbid, seasonally changeable but for long periods <1 m.	
Oxygen saturation up to 300-400%, followed by macroalgal collapse and anoxia.	
Ecological status: POOR	
2) Presence of many seaweeds but, no one absolutely dominant. Seagrasses begin to be present.....	3
3) Soft substrata:	
Presence of poor <i>Ruppia</i> spp., <i>Nanozostera noltii</i> and/or <i>Zostera marina</i> populations.	
Hard substrata:	
Seaweed biomass composed by many Chlorophyceae and Rhodophyceae, but the number of the latter begins to be higher.	
Waters are quite transparent (1-2 m) for most of the year. Anoxia are lacking but hypoxic conditions can occur.	
Ecological status: MODERATE	
3) Presence of many species with high quality score. High biomasses of laminar Ulvaceae are missing. The Rhodophyceae number is clearly prevailing on the Chlorophyceae one.	
Seagrass beds well organised.....	4
4) Soft substrata:	
<i>Ruppia</i> spp., <i>Nanozostera noltii</i> and/or <i>Zostera marina</i> beds are well organised. <i>Cymodocea nodosa</i> can be present.	
Many seaweeds can be associated to seagrass populations. The latter can also show high Chlorophyceae (i.e. <i>Chaetomorpha linum</i> , filamentous Ulvaceae), or more rarely Rhodophyceae (<i>Gracilaria</i> spp., <i>Polyisiphonia</i> spp., etc.), biomasses.	
Hard substrata:	
Seaweed biomass composed by many species with high environmental score (Table 1), which are sensitive to the environment stressors, begin to be present. Dominance of some genera such as <i>Ceramium</i> spp., <i>Dictyota</i> spp., <i>Cystoseira</i> spp., <i>Sargassum muticum</i> , etc. Presence of calcified seaweeds.	
Transparent waters (2-3 m) for most of the year. Environmental parameters such as oxygen and salinity show only long period or seasonal changes.	
Ecological status: GOOD	
4) Soft substrata:	
Seagrass beds very dense and well organised. <i>Cymodocea nodosa</i> and <i>Posidonia oceanica</i> L., if present, are abundant especially in high renewal waters. <i>Ruppia</i> spp. negligible or missing in high renewal waters but can be dominant in confined environments.	
Seaweeds are numerous, especially Rhodophyceae, but each taxon, rarely presents abundant biomasses. Many taxa are epiphytic species and many of these forms calcareous crusts on seagrass leaves.	
Hard substrata:	
Presence of many taxa which are sensitive to eutrophication, pollution, turbidity or other environmental stressors. Calcified species are numerous (<i>Corallina</i> spp., <i>Hydrolithon</i> spp.; <i>Lithophyllum</i> spp. etc.).	
Waters are clear (>3 m) for most of the year.	
Environmental parameters such as oxygen and salinity show low seasonal changes. Sediments are mostly coarse or sandy and well oxidised.	
Ecological status: HIGH	

Partie I. Chapitre 3 – Pressions anthropiques et indicateurs écologiques

En 2009, Sfriso et al. ont cherché à classer 20 stations de la lagune de Venise et 17 sites supplémentaires localisés dans les lagunes de Lesina, Orbetello, Marano/Goro et Mar Piccolo à Taranto selon leur statut écologique. Les deux versions du MaQI ont été utilisées et les résultats obtenus rapportés aux mesures physico-chimiques menées en parallèle. Les résultats obtenus à partir du E-MaQI et du R-MaQI sont identiques bien que la version « expert » de l'indice apporte plus d'informations sur les communautés. Ils permettent tous deux de détecter les changements saisonniers et de distinguer avec précision les différents statuts écologiques d'un site à l'autre.

c) Comparaison indices R-MaQI et EEI

Curiel et al. (2012) se sont également intéressés au R-MaQI dans sa version la plus récente (Tableau 4, ISPRA 2010) en le comparant à l'indice EEI (revu par Orfanidis et al. en 2011) dans la lagune de Venise. Bien que les deux indices soient significativement corrélés les valeurs de qualité écologique obtenues pour un même site sont souvent différentes. Les sites auxquels le EEI attribue une qualité écologique « moyenne » présentent une qualité « mauvaise » avec le R-MaQI. Selon Curiel et al. (2012), de précédentes études (Curiel & Rismondo 2010, Falace et al. 2009) avaient déjà montré que les sites avec peu d'espèces de macroalgues et de faibles recouvrements étaient classés « moyens » par le EEI et « mauvais » par le R-MaQI. Les auteurs attribuent ces différences d'une part à la structuration des deux indices : le EEI est un indice quantitatif basé sur les pourcentages de recouvrement des macroalgues et utilisant deux groupes fonctionnels et morphologiques différents (ESG I et ESG II) ; le R-MaQI est à la fois qualitatif (présence/absence de taxons sensibles) et semi-quantitatif (Ratio Chlorophytes/Rhodophytes). Ils montrent d'autre part que les deux indices ne sont pas reliés de la même manière aux différents gradients environnementaux existant dans les masses d'eaux de transition telles que les lagunes ou les estuaires, et soulignent qu'ils sont plus efficaces dans les milieux strictement marins. De manière à ce que les indices EEI et R-MaQI soient calibrés de la même manière, Curiel et al. (2012) proposent de limiter leur utilisation aux sites présentant une couverture de macroalgues et phanérogames marines supérieure à 10%.

En raison des variations naturelles existant entre deux secteurs biogéographiques (e.g. type de substrat, hydrodynamisme, température, zone de l'estran considérée, alternance ou non des marées, etc.), chaque auteur s'accorde sur le fait que les indicateurs sont rarement transposables « en l'état » à de nouveaux secteurs. Leur application sur un secteur différent de celui qui a permis leur conception nécessite alors une recalibration, voire la modification de quelques paramètres indicateurs comme ce fut le cas pour l'indice RSL initialement développé par Wells et al. (2007) dans les îles Britanniques et repris ensuite par Bermejo et al. (2012) sur la côte atlantique de l'Andalousie.

5. Champ d'application de la thèse : évaluation de l'impact de deux perturbations anthropiques « physiques » à l'échelle de la Bretagne

Les indicateurs multivariés qui se basent sur les communautés benthiques des substrats durs intertidaux cherchent principalement à classer les sites selon la qualité écologique de leurs masses d'eaux (cadre de la DCE) ou dans l'objectif d'identifier des zones prioritaires à conserver (Chapman et al. 2009). A l'exception du « Health Status Index » (Desroy et al. 2011), aucun indicateur multivarié n'existe à ce jour pour l'évaluation de l'état de conservation des habitats rocheux intertidaux ni pour la *détection de perturbations anthropiques « physiques »* à l'origine de leur dégradation.

Face au vide méthodologique existant sur ce sujet, nos travaux de recherche se sont orientés sur la mesure des impacts de deux perturbations anthropiques majeures à l'échelle des estrans rocheux bretons ou jusqu'ici non étudiées sur ce secteur :

- La *pêche à pied récréative* et ses conséquences sur l'*habitat champ de blocs de bas d'estran* ;
- L'impact du *piétinement* sur les *platiers rocheux intertidaux*.

Les espèces, taxons ou descripteurs des habitats suivis qui répondent le plus à chaque perturbation vont être identifiés puis combinés entre eux pour la mise au point d'indicateurs multivariés (perturbation « pêche à pied ») ou d'un modèle conceptuel (perturbation « piétinement »).

Rappelons enfin que la région Bretagne constitue un territoire d'étude idéal pour le suivi de ces deux perturbations en raison :

- De la diversité de ses paysages rocheux (falaises, platiers rocheux, champs de blocs, cordons de galets, îlots rocheux...) et de leur attrait pour de nombreux visiteurs et pêcheurs à pieds ;
- De la richesse biologique de ces milieux ;
- De la forte amplitude de marée qui caractérise cette région (jusqu'à 12 mètres dans la baie du Mont Saint-Michel) et permet la pratique de nombreuses activités de loisir en milieu intertidal ;
- Des enjeux de conservation forts qui ont déjà été identifiés à l'échelle de la Bretagne (60% du réseau Natura 2000 breton concerne le milieu côtier et marin).



**PARTIE II – IMPACT DU PIETINEMENT
SUR LES PLATIERS ROCHEUX
INTERTIDEAUX**



Introduction

Le littoral français métropolitain est un espace très convoité. Selon l'Institut Français de l'Environnement (IFEN), il concentre une densité humaine supérieure à la moyenne nationale avec 272 habitants par km² (1 habitant sur 10 de la France), ce qui représente environ 6,1 millions de résidents sur seulement 4% du territoire national (IFEN 2007). D'une longueur de 2730 km, le linéaire côtier breton représente un tiers des côtes françaises métropolitaines et se retrouve particulièrement exposé aux problématiques d'urbanisation, de fréquentation et de pratiques de divers usages en dépit de la loi littorale et de la création de réserves naturelles ou zones protégées à l'image des zones Natura 2000 ou parcs marins nationaux.

En dehors des zones urbanisées sur la partie terrestre du littoral, un secteur concentre à lui seul une large part de la fréquentation humaine, il s'agit de la *zone intertidale* dès lors que la mer se retire. En raison de son intérêt et de son attractivité pour la pratique de sports nautiques, la randonnée, les activités de pêche à pied, de plaisance, mais aussi pour l'observation d'une faune et d'une flore plus méconnues par le grand public car moins accessibles que sur le milieu terrestre, le secteur intertidal regroupe en effet un ensemble d'usages récréatifs et professionnels. Si la fréquentation humaine liée à ces pratiques peut avoir des retombées économiques très intéressantes pour une commune et participe à la reconnaissance touristique d'un site naturel, elle peut également être la *cause de perturbations* plus ou moins fortes pour les habitats côtiers et leurs communautés naturelles. Ainsi, de nombreuses études qui relèvent de la conservation des espaces naturels, des sciences humaines et sociales ou encore de la géomorphologie, mettent en exergue un certain nombre d'impacts liés aux usages de la zone côtière : dégradation des habitats dunaires sous l'effet du piétinement ou du passage d'engins motorisés (Grunewald & Schubert 2007, Bonte & Maes 2008, Schlacher et al. 2011), retournement des blocs par les pêcheurs à pied (Addessi 1994, Hily & Le Hir 2005), pollution liée aux rejets de déchets plastiques, métalliques ou encore organiques, modification du trait de côte et apports sédimentaires par l'installation de structures artificielles de type enrochements ou digues (Suanez & Bruzzi 1999, Fichaut & Suanez 2008), dérangement de l'avifaune (Le Corre 2008), etc..

Rappelons que ces usages, aussi dommageables soient-ils pour les milieux naturels, ne constituent pas toujours l'unique source de variations des communautés intertidales. Le plus souvent surimposés aux facteurs anthropiques, de nombreux *facteurs environnementaux* sont en effet susceptibles de créer des variations d'ordre naturel chez ces communautés. Sur la zone intertidale il peut s'agir de l'alternance émergence/immersion due aux marées, des conditions d'exposition et hydrodynamiques, des variations sédimentaires, de salinité ou encore de températures. En ce sens, une approche expérimentale « *contrôlée* » permet à l'expérimentateur de s'affranchir des biais naturels en calibrant la fréquence et l'intensité de la perturbation. La bibliographie qui concerne les mesures d'impacts anthropiques sur des milieux naturels recense aujourd'hui de très nombreuses études de ce type. Le Corre (2008)

Partie II – Impact du piétinement : Introduction

par exemple, a pu mettre en évidence que sur 272 études portant sur le dérangement de l'avifaune, 116 (soit 42,6 % des études) sont basées sur des protocoles contrôlés.

Une activité anthropique peut également provoquer à elle seule plusieurs impacts. Qu'ils s'exercent sur un seul ou plusieurs niveaux de l'estran, de manière directe ou indirecte, ces impacts peuvent être visibles au premier coup d'œil ou moins perceptibles pour l'observateur de passage. Un point commun aux différents usages de l'estran peut néanmoins être relevé : tous sont susceptibles d'entraîner un *piétinement des habitats côtiers*, plus ou moins intense, selon le nombre de passages enregistrés sur un site. La fréquentation d'un site et par conséquent, sa probabilité à être piétiné, va évidemment dépendre de l'attractivité du site en lui-même et de son accessibilité.

Les premières études relatives aux impacts du piétinement remontent à 1917 et concernent en premier lieu les systèmes terrestres (Jeffreys 1917, Bates 1935). De nombreuses études ont en effet démontré que le piétinement humain pouvait avoir des impacts négatifs sur les communautés naturelles des pelouses alpines notamment mais aussi des forêts (Grieve 2001, Whinam & Chilcott 2003). Parmi les observations les plus courantes, il est possible de recenser : des diminutions d'abondance en espèces florales (Goldsmith et al. 1970), la réduction de la couverture végétale, l'altération des horizons organiques et leur perte d'épaisseur (Burden & Randerson 1972, Grieve 2001), des modifications de croissance des communautés végétales (De Gouvenain 1996). Sur la zone côtière, les habitats dunaires très étudiés à travers la problématique de l'érosion, ont aussi fait l'objet de mesures d'impacts concernant le piétinement humain. Ainsi Bonte & Maes (2008) ont mis en évidence des variations de composition et de distribution des communautés végétales. Grunewald & Schubert (2007) ont été encore plus loin en définissant un nouvel indice de diversité végétale « *H'*dune » dérivé de l'indice de Shannon « *H'* », permettant l'évaluation des perturbations anthropiques, y compris du piétinement, sur les habitats dunaires. Enfin, nombre de visiteurs et de naturalistes se passionnent pour l'observation de l'avifaune, largement représentée dans les zones humides telles que les marais salants ou les vasières. Ces milieux qui attirent également les pêcheurs à la recherche d'appâts ou de petits crabes (Chandrasekara & Frid 1996, Rossi et al. 2007) peuvent eux aussi se retrouver piétinés. Là où la fréquentation est la plus forte, Chandrasekara & Frid (1996) ont observé des variations d'abondance et des modifications de structure de communauté parmi l'endofaune. Le piétinement peut aussi altérer la complexité topographique de ces milieux et ainsi affecter indirectement le recrutement et la distribution spatiale des microalgues (Wynberg & Branch 1994) et de la macrofaune (Rossi & Chapman 2003).

Ces trente dernières années, de nombreux protocoles expérimentaux visant à tester les effets du piétinement sur les communautés de faune et de flore intertidales ont aussi vu le jour le long des côtes Britanniques, Californiennes, ou encore Néo-Zélandaises. Les anglo-saxons en particulier, se trouvent confrontés à une fréquentation massive de leurs platiers rocheux par les promeneurs, pêcheurs et autres usagers de l'estran. Leurs réserves naturelles ou sites protégés qui demeurent le plus souvent accessibles ne sont pas épargnés et c'est tout particulièrement dans ce contexte que de nouveaux besoins en outils de diagnostic et méthodes de gestion ont émergé.

Partie II – Impact du piétinement : Introduction

A travers ces recherches, les protocoles développés sont très diversifiés. Il peut s'agir d'approches expérimentales de type « *contrôlé* » qui fixent la fréquence et l'intensité de piétinement à l'avance et permettent l'obtention de résultats très standardisés ; mais aussi d'approches comparatives de type « *non contrôlé* », qui visent la comparaison de sites ou d'habitats exposés à différents degrés de piétinement et dans lesquelles l'expérimentateur prend avant tout la place d'un observateur qui n'interfère pas dans les interactions entre l'activité humaine et le milieu suivi. Comme rapporté précédemment, ce sont les approches expérimentales « contrôlées » qui demeurent majoritaires. Sur une quinzaine d'études recensées dans la bibliographie, seules trois études correspondent à des approches comparatives « non contrôlées » (Pinn & Rodgers 2005, Casu et al. 2006, Smith et al. 2008). Cela s'explique en grande partie par la difficulté à mener de front : des suivis de fréquentation pour obtenir des informations précises sur la fréquence et l'intensité de la perturbation « piétinement » et des relevés biologiques pour mesurer l'impact sur un ou plusieurs compartiment(s) biologique(s). Par ailleurs, les études existantes sur cette thématique présentent des chiffres relatifs à la fréquentation peu précis qui sont soit basés sur des estimations très générales ou anciennes, soit issus de suivis de fréquentation réalisés sur un temps très court. Pinn & Rodgers (2005) par exemple, ont comparé la fréquentation et fait l'inventaire des usages de deux sites sur 10 jours au total (incluant jours de la semaine et week-end hors vacances scolaires). Cela leur a permis certes d'appréhender la fréquentation des sites mais pas d'en connaître la fréquence à l'année ni l'intensité exacte, encore moins de visualiser la dispersion des flux de visiteurs avec précision, de repérer les habitats les plus fréquentés et donc potentiellement affectés par le piétinement.

Les mesures biologiques sont en revanche très précises et les paramètres observés quasi équivalents d'une étude à l'autre. Qu'il s'agisse de suivis « contrôlés » ou « non contrôlés », elles sont en majeure partie réalisées *in situ* sur différents compartiments biologiques: assemblages de macroalgues (Brosnan & Crumrine 1994, Brown & Taylor 1999, Keough & Quinn 1998, Schiel & Taylor 1999, Pinn & Rodgers 2005), communautés de macro et méiofaune associées (Beauchamp & Gowing 1982, Casu et al. 2006, Huff 2011), ou encore moulières (Brosnan & Crumrine 1993, Smith & Murray 2005, Smith et al. 2008). Parmi les communautés de macroalgues considérées dans les études antérieures, différents types morphologiques ont été observés et/ou soumis au piétinement : les algues dont le thalle est encroûtant et fixé au substrat et les algues dont le thalle est dressé ou érigé avec une allure filamenteuse ou massive (ce dernier cas de figure comprend les thalles mous, coriaces, rigides ou encore imprégnés de calcaire). En tenant compte de ces différences morphologiques, les résultats tirés d'études comparatives « non contrôlées » montrent de fortes variations de densités algales sur les sites les plus piétinés. Pinn & Rodgers (2005) constatent notamment une réduction significative des taux de recouvrement pour les algues dont les thalles sont larges et ramifiées de type Fucales ou *Cladophora* sp., et à l'inverse, une augmentation des espèces éphémères et filamenteuses de type *Enteromorpha linza* ou encore encroûtantes (*Verrucaria* spp.). Les études qui se sont penchées sur l'habitat moulière montrent elles aussi de plus faibles taux de recouvrement, biomasses et abondances mais aussi des diminutions d'épaisseur des moulières et des longueurs de coquilles plus courtes sur les sites les plus fréquentés (Smith & Murray 2005, Smith et al. 2008).

Partie II – Impact du piétinement : Introduction

Les études expérimentales « contrôlées », mieux représentées dans la bibliographie, testent généralement un gradient de perturbation à travers l'application de différentes intensités de piétinement sur les communautés des substrats rocheux. Les résultats sont éloquentes et mettent en évidence des diminutions de densités végétales et animales significatives pour les intensités de piétinement les plus élevées (Povey & Keough 1991, Brosnan & Crumrine 1994, Fletcher & Frid 1996, Keough & Quinn 1998, Brown & Taylor 1999, Schiel & Taylor 1999, Milazzo et al. 2002, Huff 2011). Parmi ces études, certaines vont tester les effets d'un *piétinement de type* « *pulse* » (Bender et al. 1984), ce qui en français peut-être traduit par « pulsation ». Autrement dit, il s'agit d'exercer un piétinement intensif lors d'une seule marée ou durant quelques jours consécutifs au maximum puis d'en observer les effets immédiatement après et/ou à plus long terme. Ainsi, Schiel & Taylor (1999) ont montré que 200 pas exercés lors d'une seule marée au moment du printemps, conduisaient à la perte de 90% de recouvrement pour la Fucale *Hormosira banksii* et que cinq mois étaient ensuite nécessaires pour récupérer 50% de la couverture algale. D'autres études vont s'intéresser à un *piétinement de type* « *press* », qu'il est possible d'interpréter comme « répétitif dans le temps ». Le but est alors de simuler des passages réguliers comme cela peut être le cas sur des zones intertidales accessibles toute l'année (Huff 2011).

Qu'elles soient de type « contrôlées » ou « non contrôlées » ou qu'elles testent un piétinement de type « *press* » ou « *pulse* », toutes ces études montrent que les communautés marines végétales ou animales peuvent être 1) directement affectées par le piétinement lorsqu'une partie ou la totalité de leurs individus se retrouve écrasée, sectionnée, arrachée, ou lorsque la fixation des individus est progressivement affaiblie, et 2) indirectement affectées en réponse à la perte de refuge et de source de nourriture initialement fournis par d'autres espèces ou couvertures algales qui se retrouvent altérées.

En France, de nombreuses études d'impact liées au piétinement ont été menées sur la végétation terrestre ou encore les habitats dunaires, cette question n'est pas nouvelle et bien connue du monde scientifique. En revanche, aucun suivi n'a été réalisé dans l'objectif d'observer les effets du piétinement sur les peuplements rocheux intertidaux malgré la place importante que prennent les activités de loisirs sur cette portion du littoral. A l'heure où les directives européennes renforcent les politiques de gestion/conservation des espaces naturels marins, *notre étude se propose d'initier la recherche sur les effets du piétinement en milieu rocheux intertidal breton*. Les objectifs sont les suivants : 1) identifier et suivre les réponses des macroalgues et de la macrofaune sous une perturbation physique telle que le piétinement, 2) acquérir de nouvelles connaissances sur les processus de succession et la dynamique des communautés au cours de l'impact et après impact, 3) déterminer quelles sont les espèces ou taxons les plus vulnérables et à l'inverse les plus tolérants à la perturbation, 4) proposer un modèle conceptuel d'évolution d'une communauté de macroalgues au cours du temps sous une intensité de piétinement donnée.

Pour répondre à ces objectifs, une première approche expérimentale de type « contrôlée » va tester l'impact d'un *piétinement de type* « *press* » sur la zone médiolittorale moyenne à inférieure d'un platier rocheux breton. Les principales questions posées et auxquelles nous nous attacherons à répondre sont alors les suivantes : le piétinement humain conduit-il à l'altération des communautés de cette zone ? Les variations en taux de

Partie II – Impact piétinement : Matériel et méthodes

recouvrement et biomasses dépendent-elles de l'intensité de piétinement ? Certaines espèces sont-elles plus impactées que d'autres ?

Dans la mesure où un impact est observé, il paraît intéressant de s'intéresser à d'autres niveaux de l'estran ou d'autres habitats tels que la zone médiolittorale supérieure ou les moulières, qui peuvent elles aussi se trouver sur le passage de visiteurs. A cette occasion, les effets d'un *piétinement de type « pulse »* vont être testés. La question de l'existence de seuils de perturbation est également posée : combien de passages conduisent à l'arrachement ou au sectionnement des premiers fragments d'algues et de faune ? Ce nombre de pas varie-t-il en fonction des espèces observées ? Combien de passages conduisent à la perte totale de recouvrement et biomasse pour une espèce donnée dans une surface donnée ?

Enfin, la place qu'occupe cette perturbation physique sur nos estrans rocheux bretons sera discutée : représente-t-elle une menace majeure pour les communautés de faune et flore de notre littoral ? Quels sont les niveaux de l'estran principalement concernés, les habitats les plus exposés ? Nos résultats sont-ils comparables à ceux obtenus par les anglo-saxons ? Quels sont ses modes de distribution, existe-t-il des modèles de diffusion de la fréquentation humaine sur nos estrans et quelles sont les études en cours ?

1. Matériel et méthodes

Les sites d'études sélectionnés pour la mise en place des deux approches expérimentales temporelle et spatiale, mais aussi leur mode d'application vont être décrits et détaillés dans cette première partie.

1.1. Sites d'études

1.1.1. Première approche expérimentale contrôlée : piétinement de type « press »

La première approche développée se déroule sur le site de Sainte-Anne du Portzic, localisé entre les communes de Brest et de Plouzané (48°21'52''N, 4°33'08''O) (Fig.1).

Le site est très fréquenté en période estivale en raison de la présence d'une petite plage de sable fin desservie depuis Brest par les transports en commun. Le site est également parcouru toute l'année par les pêcheurs à pied, plaisanciers et promeneurs. L'accès au site est en effet largement facilité par la présence d'une route, de deux parkings en front de mer, de deux escaliers qui mènent jusqu'à la zone sableuse et par la présence d'une cale qui permet un accès direct des plaisanciers à la mer.

Outre ces aménagements, il est aussi possible d'observer plusieurs habitations en deçà de la bande des 100 mètres (certaines se trouvent à flanc de falaise) et une jetée longue de 350 mètres édifiée au sud du site par l'IFREMER en 1968.

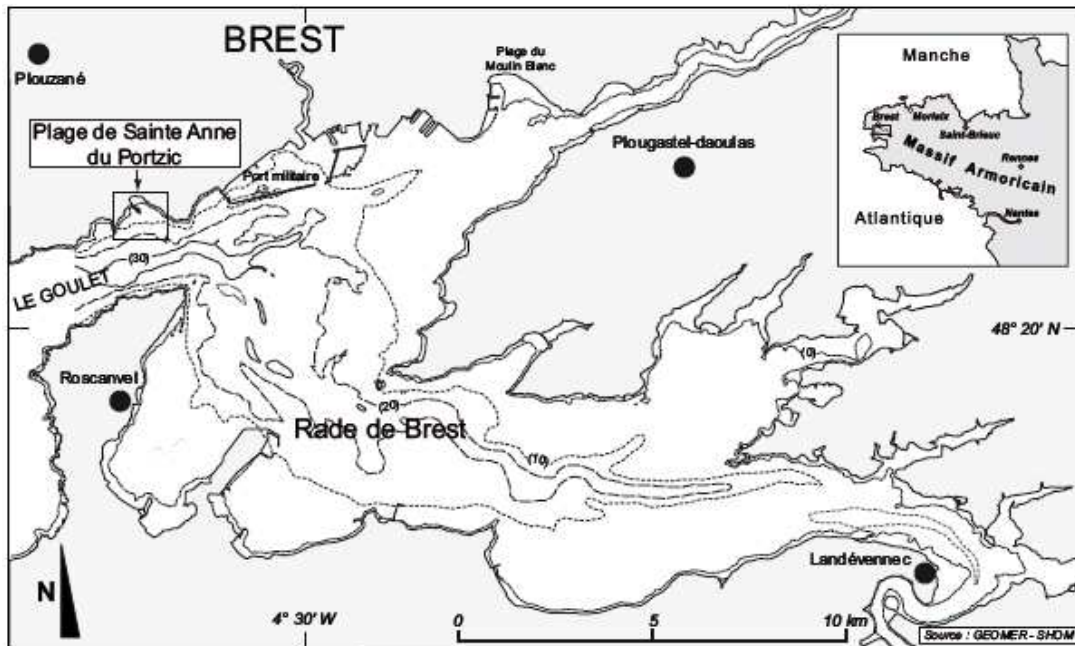


Fig.1. Carte de localisation du site de Sainte-Anne du Portzic (tirée de [Fichaut & Suanez 2008](#))

Au cours du siècle dernier, cette succession d'aménagements et notamment la création de la jetée a considérablement modifié l'hydrodynamisme et la sédimentologie de l'estran, entraînant de fortes pertes de sable et réduisant la surface de la plage ([Fichaut & Suanez 2008](#)). Aujourd'hui, seule la partie ouest du site est constituée de sable fin. Parmi les sédiments hétérogènes qui demeurent majoritaires, de petites zones rocheuses et la présence de blocs sur blocs, blocs sur sable ou encore blocs sur roche font leur apparition. La pointe sud-est du site enfin, est dominée par un large platier rocheux à dominance végétale, majoritairement abrité des houles. Il s'agit du secteur d'étude sélectionné pour l'application du piétinement expérimental de type « press » ([Fig.2](#)).

Outre la présence d'une zone rocheuse suffisamment large, c'est principalement l'absence de fréquentation observée sur ce platier rocheux qui a guidé le choix de la zone d'étude : les biais liés à une fréquentation déjà existante sont ainsi évités. Cette absence de fréquentation quel que soit le moment de l'année peut s'expliquer d'une part, par la présence d'un étroit chemin caillouteux au pied des falaises permettant aux visiteurs de contourner les roches couvertes de Fucales, et d'autre part en raison de la faible attractivité de la zone pour les pêcheurs à pied qui lui préfèrent les sédiments hétérogènes ou les zones de blocs pour la pêche à la palourde et au crabe.

Le secteur d'étude étant choisi, il convient ensuite de sélectionner une zone plus restreinte et surtout « homogène » du point de vue de ses communautés algales et faunistiques.



a) Plage de Sainte-Anne du Portzic



b) Platier rocheux de la pointe sud-est, zone d'application d'un piétinement expérimental

Fig.2. Vues du site de Sainte-Anne du Portzic, secteur d'étude sélectionné pour l'application du piétinement expérimental de type « press »

Parmi les différents étages existants sur ce platier rocheux, c'est la zone médiolittorale moyenne à inférieure qui est la mieux représentée et présente le plus d'avantages pour la mise en place du protocole. Dominée par les Fucales *Fucus serratus* et *Ascophyllum nodosum*, elle est accessible presque toute l'année à partir de coefficients supérieurs ou égaux à 50 et suffisamment large. La zone médiolittorale supérieure caractérisée par la présence de *Fucus spiralis* est à l'inverse très étroite ; quant à la zone rocheuse la plus basse, elle ne découvre qu'à partir de coefficients supérieurs à 90 ce qui réduit considérablement le nombre de journées de terrain à l'année.

En apparence, la communauté sélectionnée semble presque uniquement composée des Fucales *Ascophyllum nodosum* et *Fucus serratus*. Avec leurs frondes qui peuvent atteindre plus de 30 cm de long, ces deux espèces recouvrent en effet toute la zone rocheuse. En réalité, l'organisation de la communauté est beaucoup plus complexe et intègre un ensemble de sous-strates algales parmi lesquelles la macrofaune mobile ou coloniale se développe et se déplace (Fig.3). La notion de « strate » se rapporte aux catégories de taille des macroalgues, définies par Ar Gall & Connan (2004) de la manière suivante :

- Individus encroûtants ou de taille inférieure à 0.5 cm : strate I (Lithothamniées, petites épiphytes)
- Individus compris entre 0.5 et 30 cm de haut : strate II (petites Fucales, la plupart des algues vertes et rouges)
- Individus compris entre 30 et 100 cm de haut : strate III (Fucales de taille moyenne)

Tandis que certaines espèces ne dépassent jamais la strate I ou II au cours de leur croissance – i.e. algues encroûtantes, algues rouges et vertes dressées de type *Mastocarpus stellatus*, *Caulacanthus ustulatus*, etc. –, d'autres, telles que les Fucales, peuvent

Partie II – Impact piétinement : Matériel et méthodes

progressivement passer d'une strate I à une strate II pour finalement atteindre une strate III, ou à l'inverse revenir à une strate II sous l'effet de pressions anthropiques.

Au démarrage de l'expérience, la communauté observée est constituée : d'une couverture de Fucales dense et bien visible, majoritairement composée d'individus d'*Ascophyllum nodosum* et de *Fucus serratus* de strate III. Bien visible à marée basse, celle-ci abrite ensuite une sous-strate d'algues vertes et rouges en mélange composée des espèces suivantes : *Caulacanthus ustulatus*, *Mastocarpus stellatus*, *Lomentaria articulata*, *Chondrus crispus*, *Osmundea pinnatifida* et *Cladophora* sp.. L'épaisse couverture de Fucales confère en effet à ces espèces qui ne dépassent pas la strate II, des conditions d'humidité et de luminosité propices à leur développement. En période estivale et lorsque le taux de roche nue augmente, les algues opportunistes *Ulva* sp. et *Enteromorpha* sp. viennent compléter cette strate II. Directement accolées au substrat rocheux, les algues encroûtantes *Lithophyllum incrustans*, *Mastocarpus stellatus* et *Hildenbrandia rubra* font partie de la strate I et ne sont visibles qu'en repoussant les algues de strates II et III.

Parmi la macrofaune observée, ce sont à la fois des espèces de faune coloniale (éponges, ascidies, bryozoaires), fixée (balanes, moules) ou encore mobile (gibbules, patelles, polychètes, crabes, etc.) qui trouvent refuge dans les ceintures de macroalgues considérées.

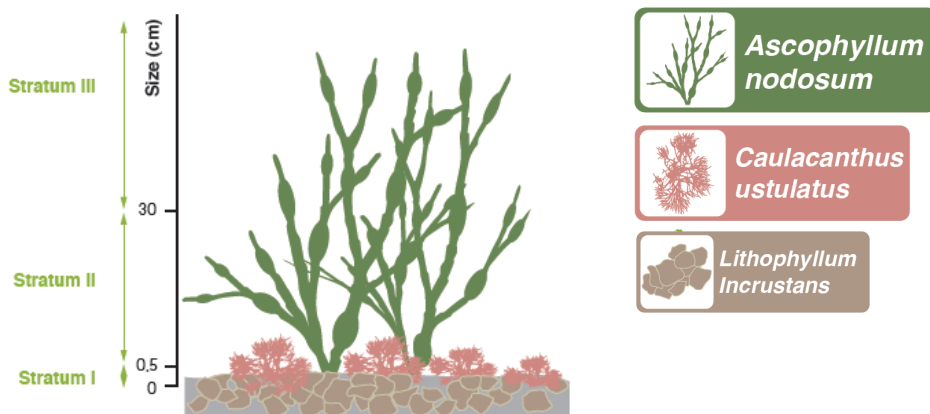


Fig.3. Schématisation des trois strates de macroalgues pouvant être observées sur la zone médiolittorale moyenne à inférieure : strate I <0,5cm (e.g. *Lithophyllum incrustans*) ; 0,5cm <strate II< 30cm (e.g. *Caulacanthus ustulatus*) ; strate III> 30 cm (e.g. *Ascophyllum nodosum*).

L'approche expérimentale développée va donc tester les effets d'un piétinement de type « press » sur **la communauté dans son ensemble** et non sur une espèce ou une catégorie d'espèces en particulier. Cette communauté de l'étage médiolittoral moyen à inférieur majoritairement composée des Fucales *Ascophyllum nodosum* et *Fucus serratus* correspond dans la typologie définie par le Réseau Benthique (REBENT) aux classes « Fucales des roches et blocs du médiolittoral moyen à couverture continue » et « Fucales des roches et blocs du médiolittoral inférieur à couverture continue ».

1.1.2. Seconde approche expérimentale contrôlée : piétinement de type « pulse »

Cette seconde approche expérimentale a pour double vocation de 1) tester les effets d'un piétinement intensif de type « pulse » sur une sélection d'espèces, ces espèces étant situées à différents niveaux de l'estran ou soumises à différentes conditions d'exposition, 2) rechercher des « seuils de perturbation » liés au piétinement pour chacune de ces espèces.

Les macroalgues ne présentent pas les mêmes caractéristiques morphologiques et fonctionnelles d'une espèce à l'autre. Par conséquent, elles ne tolèrent pas toujours les mêmes conditions environnementales. Trois espèces de Fucales qui se distinguent par leur capacité à résister au facteur « émerSION/immersion » vont subir une même intensité de piétinement : *Fucus spiralis* localisé dans la partie supérieure de l'étage médiolittoral et très résistant à l'émerSION ; *Ascophyllum nodosum* principalement observé sur la zone moyenne du médiolittoral et capable de tolérer le balancement des marées ; et *Fucus serratus* positionné dans la zone inférieure du médiolittoral, préférant l'immersion. Cette expérience se déroule à nouveau sur le platier rocheux du site de Sainte-Anne du Portzic présenté précédemment.

L'approche est également testée sur les moulières bien représentées sur les estrans rocheux bretons exposés et en raison de leur structure tout à fait particulière. Aujourd'hui considérées par les typologies comme un habitat côtier à part entière – i.e. classe « Moulières intertidales sur roches et blocs » dans la typologie REBENT –, il s'agit en réalité d'agglomérats de moules fixées les unes aux autres pouvant atteindre plusieurs centimètres d'épaisseur. De nombreuses études se sont intéressées à l'impact du piétinement sur cet habitat (Brosnan & Crumrine 1994, Smith & Murray 2005, Cintra-Buenrostro 2007, Smith et al. 2008) et les espèces de moules qui les composent (*Mytilus californianus*, *Mytilus trossulus*...) mais aucun suivi de ce type n'a été mené en France jusqu'ici.

Un second site sur lequel des moulières de *Mytilus edulis* sont bien représentées est donc sélectionné. Situé à seulement cinq kilomètres environ de la plage de Sainte-Anne du Portzic, le site de Minou est caractérisé par la présence d'une anse sableuse encerclée de falaises et de roches à dominance animale, recouvertes de balanes, patelles et moulières. Les deux sites se différencient principalement par leurs conditions hydrodynamiques et d'exposition, le site du Minou étant très exposé à l'action des vagues ce qui favorise grandement l'implantation d'organismes filtreurs tels que l'espèce *Mytilus edulis*.

1.2. Procédures d'échantillonnage

1.2.1. Première approche expérimentale : piétinement de type « press »

a) Nombre de réplicats, fréquence et intensités de piétinement appliquées

Cette première approche expérimentale se déroule de mai 2009 à octobre 2010, soit sur *une période totale de 18 mois*.

Partie II – Impact piétinement : Matériel et méthodes

Quatre transects permanents sont établis aléatoirement parmi la ceinture à *Ascophyllum nodosum* et *Fucus serratus* de la zone médiolittorale moyenne à inférieure (Fig.4).

Chaque transect est délimité par deux cordes tendues tout à fait parallèles, séparées de 15 cm et longues d'environ 20 m. Leurs extrémités sont nouées à travers de petits plots en béton percés en leur milieu pour laisser passer la corde. Les cordes peuvent ainsi être retirées après chaque épisode de piétinement avant que la mer ne remonte, et leur emplacement repéré par la présence des plots en béton réalisés quelques jours avant le démarrage de l'expérience. Le long de ces quatre transects, cinq quadrats permanents soit **20 quadrats au total**, sont délimités aléatoirement par des marques au feutre indélébile sur chacune des deux cordes. Leur surface de **32*15cm soit environ 0,05m²**, correspond à la taille de pied de l'expérimentatrice et permet d'être sûr que le quadrat sera bien piétiné dans son ensemble.

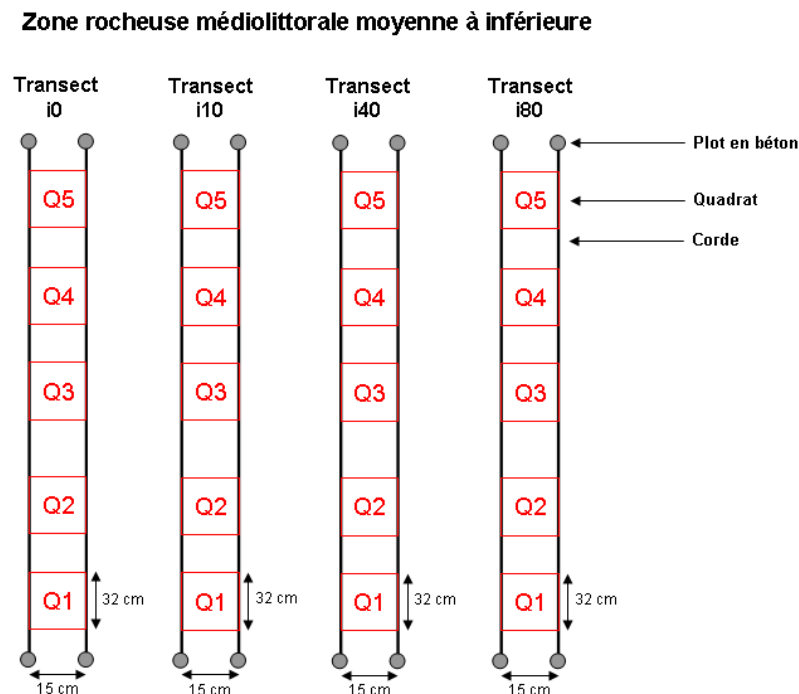


Fig.4. Représentation des quatre transects et quadrats permanents sur la zone médiolittorale inférieure rocheuse

Cette première approche expérimentale permet de tester les **effets d'un gradient de perturbation croissant**. Trois intensités de piétinement sont en effet sélectionnées puis appliquées sur toute la durée de l'expérience sur les trois premiers transects, une intensité par transect: **10 pas, 40 pas et 80 pas**. Les cinq quadrats permanents d'un transect vont donc tous subir la même pression de piétinement. Le quatrième transect fait office de « **zone témoin** » et ne subit aucune pression de piétinement. Il va permettre d'observer les variations naturelles de la communauté sur la zone rocheuse définie. Ce choix des niveaux d'intensité s'est basé sur la bibliographie existante, Keough & Quinn (1998) mais aussi Brosnan & Crumrine (1994) ont en effet observé un impact du piétinement à partir d'une intensité de 10 pas répétée dans le

Partie II – Impact piétinement : Matériel et méthodes

temps. Brosnan & Crumrine (1992) ont également enregistré sur des sites très visités car très accessibles, jusqu'à 228 pas par heure sur une zone de l'estran donnée. Dans ce cas, une intensité de 10 pas répétée dans le temps correspond à une faible intensité de pas, 40 pas à une intensité moyenne et 80 pas à une intensité relativement élevée. Dans la suite de ce chapitre, les quatre transects sont caractérisés par les niveaux d'intensité qui leur sont attribués, soit par la terminologie suivante : *i0*, *i10*, *i40* et *i80*.

Tableau 1

Temps passé sur le terrain et en laboratoire au cours de la première approche expérimentale : application d'un piétinement de type "press".

Transect considéré	Transects piétinés i80, i40 ou i10	Transect témoin i0
Nombre total de mois consacrés à l'échantillonnage des quadrats avant piétinement	15	
Nombre total de journées de terrain consacrées à l'échantillonnage des quadrats avant piétinement	2 par mois soit 30 journées	
Nombre total de mois consacrés au piétinement, à la collecte des dépôts puis des fragments ou individus arrachés après piétinement	13	0
Nombre total de mois avec un piétinement de deux jours consécutifs	7	0
Nombre total de mois avec un piétinement de trois jours consécutifs	6	0
Nombre total de journées consacrées au piétinement, à la collecte des dépôts puis des fragments ou individus arrachés après piétinement	32	0
Nombre total de journées de terrain	62	
Nombre total de journées consacrés au tri, pesées et mesures de biomasses des dépôts collectés avant piétinement et fragments ou individus collectés après piétinement	Env. 75	

Partie II – Impact piétinement : Matériel et méthodes

Dans l'objectif de simuler un passage sur l'estran au moment des marées de très grands coefficients (supérieurs à 95), la fréquence de piétinement définie est ***de deux à trois jours consécutifs par mois entre mai 2009 et octobre 2010*** (Tableau 1). En raison d'autres études menées sur l'estran pendant les périodes de grandes marées – i.e. champs de blocs soumis à la pression de pêche à pied –, du temps limité sur le terrain par les marées et des conditions météo ne permettant pas toujours de se rendre sur le terrain, les épisodes de piétinement sont répartis sur ***13 mois au total*** et représentent exactement ***32 journées de terrain*** (Tableau 1). Trois heures, soit deux heures avant et une heure après l'heure de basse mer, permettent de piétiner la totalité des quadrats permanents répartis sur les transects i10, i40 et i80, soit au total ***15 quadrats permanents*** sur un total de 20. Ces trois heures correspondent à un « ***épisode journalier*** » de piétinement au cours duquel l'expérimentatrice marche sur chaque quadrat avec un seul pied 10 fois de suite, 40 fois de suite ou 80 fois de suite selon la zone de transect considérée. Les demi-tours sont effectués en dehors de chaque quadrat de manière à standardiser l'impact.

b) Echantillonnage des quadrats avant piétinement

Un certain nombre de variables biotiques et abiotiques va être observé avant chaque « ***épisode mensuel*** » de piétinement (deux ou trois jours consécutifs de piétinement) :

- ***Taux de recouvrement*** (%) en macroalgues brunes et rouges, en algue épiphyte *Vertebrata lanosa*, en algues vertes opportunistes, en faune coloniale (éponges, bryozoaires et ascidies coloniales)
- ***Taux de roche nue*** (%)
- ***Densités*** (nombre d'individus par espèce) en macrofaune sessile et mobile.

Au total 40 variables biotiques correspondant à 40 espèces ou groupes d'espèces et une variable abiotique correspondant au pourcentage de roche nue, sont observées sur l'ensemble des quadrats permanents au cours de cet échantillonnage (Tableau 2).

Compte tenu du temps imparti pour les mesures le temps d'une marée basse et des moyens humains limités pour les effectuer, les pieds des différentes espèces d'algues n'ont en revanche pas été dénombrés, ni au démarrage de l'expérience, ni avant chaque épisode mensuel de piétinement.

Par rapport au nombre de mois total de piétinement (13 mois), deux mois supplémentaires ont en réalité pu être échantillonnés sur la durée totale de 18 mois, soit ***15 mois au total*** (Tableau 1).

Partie II – Impact piétinement : Matériel et méthodes

Table 2

Biotic variables (40 species or taxa) measured in cover rates (%) or densities (number of individuals per species), and abiotic variable corresponding to the percentage of bare rock. All variables were measured *in situ* before each monthly episode of trampling.

Variables		
Cover rates (%)	Densities (number of individuals per species)	Percentage (%)
<i>Fucus serratus</i> stratum III	<i>Patella</i> sp.	Bare rock
<i>Fucus serratus</i> stratum II	<i>Gibbula cineraria</i>	
<i>Ascophyllum nodosum</i> stratum III	<i>Gibbula pennanti</i>	
<i>Ascophyllum nodosum</i> stratum II	<i>Gibbula umbilicalis</i>	
<i>Caulacanthus ustulatus</i>	<i>Osilinus lineatus</i>	
Erect <i>Mastocarpus stellatus</i>	<i>Littorina littorea</i>	
<i>Lomentaria articulata</i>	<i>Littorina obtusata</i> (or <i>Littorina fabalis</i>)	
<i>Chondrus crispus</i>	<i>Littorina saxatilis</i>	
<i>Osmundea pinnatifida</i>	<i>Nassarius reticulatus</i>	
<i>Vertebrata lanosa</i>	<i>Nucella lapillus</i>	
<i>Ulva</i> sp.	<i>Actinia equina</i>	
<i>Enteromorpha</i> sp.	Poplyplacophora	
<i>Cladophora</i> sp.	Polychaeta	
<i>Hildenbrandia rubra</i>	Crabs	
<i>Lithophyllum incrustans</i>	Mobile <i>Mytilus edulis</i>	
Encrusting <i>Mastocarpus stellatus</i>	Fixed <i>Mytilus edulis</i>	
Sponges	<i>Spirobranchus lamarckii</i>	
Colonial ascidians	Spirorbidae	
Colonial bryozoans		
Erect bryozoans		
Living barnacles		
Death barnacles		

Trois mois sont donc manquants sur la période de mai 2009 à octobre 2010, il s'agit de juillet 2009, mars 2010 et août 2010. Pour minimiser le biais introduit dans la série de données par ces trois mois manquants, dans la partie résultats, des densités et taux de recouvrement moyens sont calculés sur la base des valeurs obtenues au cours des mois les précédant et les succédant.

Il est également important de noter que les mesures des taux de recouvrement en macroalgues prennent en compte la *catégorie de taille* ou *strate des individus* (strate I, II ou III). Cela permet d'une part, d'obtenir des connaissances sur la stratification verticale initiale des peuplements algaux au niveau des zones échantillonnées, et d'autre part, devrait apporter des informations sur le type d'impact lié au piétinement : dans l'hypothèse où les individus sont davantage sectionnés qu'entièrement arrachés, une diminution des individus de strate III au profit d'individus de strate II devrait être observée.

Partie II – Impact piétinement : Matériel et méthodes

Afin d'obtenir des taux de recouvrement très précis, ceux-ci sont mesurés à l'aide de *carrés en plastique transparents* qui correspondent à 0,5%, 1%, 5%, 10% ou 25% de la surface totale des quadrats. Pour chaque espèce observée ou strate observée dans le cas où une espèce peut être concernée par différentes catégories de strates, le carré dont la taille est la plus appropriée est sélectionné puis placé directement au-dessus des zones du quadrat où l'espèce est présente.

Dans tous les cas la détermination taxonomique se fait *in situ* jusqu'au niveau de l'espèce. Quelques exceptions sont observées pour les genres ou taxons dont les espèces sont très difficilement identifiables. C'est le cas notamment des mollusques *Littorina obtusata* et *Littorina fabalis*. Bien que la tendance soit à l'observation des *Littorina fabalis* sur les zones les plus basses de l'estran et des *Littorina obtusata* parmi les *Ascophyllum nodosum* ou les *Fucus vesiculosus*, le critère d'habitat ne suffit pas à les distinguer. De forme, taille et couleur très ressemblantes, une dissection du pénis est préconisée pour les différencier. Ne jugeant pas cette précision taxonomique nécessaire dans le cadre de notre étude, nous avons fait le choix de ne pas les distinguer et parlerons systématiquement de « *Littorina obtusata* ou *Littorina fabalis* ».

Par ailleurs, seules les espèces ou groupes d'espèces directement rattachés au substrat rocheux sont pris en compte dans les mesures (densités et taux de recouvrements). La faune sessile et coloniale observée sur les frondes des Fucales ou coquilles de moules (e.g. bryozoaires, serpulidés de type spirorbes, éponges, *etc.*) est ignorée. Il en est de même pour les algues vertes opportunistes de type Entéromorphes ou Ulves fixées sur d'autres algues ou coquilles de patelles. L'espèce épiphyte *Vertebrata lanosa* fait figure d'exception car uniquement observée en association avec l'espèce *Ascophyllum nodosum*.

Enfin, un relevé supplémentaire est effectué sur l'espèce *Mytilus edulis* et concerne la solidité de son attachement au substrat. Chaque moule observée à l'intérieur d'un quadrat est légèrement poussée de droite à gauche et sa fixation au substrat évaluée. Une moule bien fixée à la roche ne bouge presque pas sous la pression exercée, tandis qu'un individu dont le byssus a été fragilisé peut être basculé de droite à gauche. A chaque mesure d'abondance, les moules dites « mobiles » seront ainsi distinguées des moules dites « fixées », permettant à terme une évaluation de la perte de fixation de ces individus au substrat.

Les dépôts d'algues et de faune ramenés par la marée à l'intérieur des quadrats piétinés par 10, 40 ou 80 pas, sont également collectés avant chaque épisode de piétinement. Le fait de retirer les dépôts des quadrats permet d'être sûr que les fragments d'individus observés après le passage sont bien la conséquence d'un impact du piétinement. Ces dépôts sont conservés dans des sacs plastiques numérotés (numéro de quadrat, intensité de piétinement à laquelle le quadrat doit être soumis, date de collecte), un sac regroupant l'ensemble des dépôts collectés dans un seul quadrat. Les sacs sont ensuite placés au congélateur jusqu'au moment du tri des espèces ou groupes d'espèces et des mesures de biomasses correspondantes en laboratoire.

Partie II – Impact piétinement : Matériel et méthodes

c) Suivi de la recolonisation : échantillonnage des quadrats un an après arrêt du piétinement

Afin d'évaluer et de décrire la recolonisation des quadrats piétinés, des mesures de densités et de taux de recouvrement sont à nouveau effectuées sur l'ensemble des variables précédemment décrites (Tableau 2) un an après l'arrêt du piétinement environ, soit en septembre 2011. Le transect témoin qui permet de distinguer les variations naturelles de celles issues d'une perturbation anthropique, est également concerné par ces mesures.

d) Collecte des fragments ou individus entiers d'algues et de faune après piétinement

Chaque épisode de piétinement est suivi de la collecte des fragments ou individus d'algues et de faune qui ont été sectionnés ou se sont détachés de leur support rocheux sous l'impact des pas.

Bien qu'ils n'aient pas été dénombrés au démarrage de l'expérience ni avant chaque épisode mensuel de piétinement, le **nombre de pieds et donc d'individus arrachés** pour l'*Ascophyllum nodosum* et le *Fucus serratus*, les deux espèces dominantes et les plus « structurantes » de la communauté observée, sont également estimés au moment de cette collecte. S'il semble évident qu'un pied de *Fucus serratus* corresponde à un crampon suivi du démarrage du stipe, nous nous sommes heurtés à la difficulté de définir un « pied » d'*Ascophyllum nodosum*. En effet, s'agit-il du crampon duquel part une série de stipes ? S'agit-il d'un seul et unique stipe rattaché à ce « *crampon collectif* » ? Ne trouvant aucune référence sur ce sujet dans la littérature scientifique, nous prenons ici l'initiative de fournir notre propre définition de ce qu'est un « pied » d'*Ascophyllum nodosum* : il s'agit pour nous du démarrage d'un stipe rattaché à ce que nous nommerons le « *crampon collectif* », ce dernier pouvant supporter le démarrage de plus d'une dizaine de stipes.

Ces dénombrements vont permettre d'estimer **combien de pieds de ces deux espèces** se trouvant initialement à l'intérieur des quadrats, se sont détachés de leur substrat rocheux et **à quelle fréquence ce détachement a lieu**.

Les quadrats sont donc prospectés directement après le passage des 10, 40 ou 80 pas selon le transect sur lequel ils se trouvent. Les individus arrachés pour l'*Ascophyllum nodosum* et le *Fucus serratus* sont collectés à la main, dénombrés puis déposés dans des sacs plastiques avec l'ensemble des fragments collectés pour ces mêmes espèces ou issus des différentes espèces d'algues et de faune sectionnées ou arrachées sous l'impact des pas. Sur chacun des sacs sont annotés : le numéro de quadrat, l'intensité de piétinement exercée et la date de collecte. Le nombre d'individus arrachés pour *Ascophyllum nodosum* et *Fucus serratus* est également indiqué. A l'issue de l'échantillonnage de terrain, la totalité des sacs plastiques est placée au congélateur jusqu'au moment du tri des espèces ou groupes d'espèces et des mesures de biomasses correspondantes en laboratoire.

e) Mesures de biomasses en laboratoire

Qu'il s'agisse des dépôts ramenés par la marée ou des fragments et individus d'algues et de faune arrachés sous l'effet du piétinement, les mesures de biomasses se déroulent en plusieurs étapes. Une fois les sacs décongelés, les fragments ou individus d'algues et de faune qu'ils renferment sont triés par espèce lorsque c'est possible. L'emploi de deux pinces à épiler est nécessaire pour séparer et isoler les fragments des uns des autres. De la même manière que pour les mesures de densités et taux de recouvrement au moment de l'échantillonnage des quadrats avant piétinement, la faune sessile ou coloniale observée sur les frondes des Fucales et des coquilles de moules (e.g. bryozoaires, serpulidés de type spirorbes, éponges, etc.) n'est pas considérée dans les mesures de biomasses. L'espèce épiphyte *Vertebrata lanosa* en association avec les fragments d'*Ascophyllum nodosum* présente une exception et est donc isolée à chaque fois qu'elle est observée.

Une fois triés et identifiés, les fragments ou individus sont regroupés par espèce ou groupe d'espèces dans des coupelles en aluminium préalablement pesées et dénommées (numéro de quadrat, date de piétinement et nom de l'espèce contenue). La totalité des coupelles est ensuite passée à l'étuve pendant 48 heures à 60°. A la sortie de l'étuve, chaque coupelle est de nouveau pesée avec la matière organique qu'elle contient, **la biomasse en poids sec et en gramme par espèce** est ensuite obtenue en soustrayant le poids de la coupelle vide au poids de la coupelle contenant la matière organique sèche.

Le **tableau 1** reprend également le nombre total de journées passées au laboratoire et nécessaires pour effectuer les différentes étapes de mesures de biomasses. Les **75 jours environ** indiqués dans le tableau, ont été estimés à partir du nombre de sacs obtenus après 32 jours de piétinement et contenant soit des dépôts, soit des fragments collectés après piétinement, et du nombre de sacs triés et pesés par heure en moyenne.

L'ensemble des paramètres mesurés pour chaque quadrat avant et après piétinement, *in situ* ou en laboratoire – i.e. taux de recouvrement, densités, nombre d'individus arrachés pour l'*Ascophyllum nodosum* et le *Fucus serratus*, biomasse des dépôts et des fragments collectés avant ou après piétinement –, est rentré dans un tableur Excel.

1.2.2. Seconde approche expérimentale : application d'un piétinement de type « pulse » à Sainte-Anne du Portzic et sur le site du Minou

a) Nombre de répliquats, fréquence et intensité de piétinement appliquées

Deux répliquats de surface égale à 32*15 cm soit 0,05m² environ sont réalisés par espèce – i.e. *Fucus serratus*, *Ascophyllum nodosum*, *Fucus spiralis* et *Mytilus edulis* – sur les différentes zones rocheuses sélectionnées.

Partie II – Impact piétinement : Matériel et méthodes

En comparaison avec l'approche qui teste un piétinement de type « press », le piétinement est ici appliqué de *manière intensive au cours d'une seule marée pour chaque espèce suivie*. Il s'agit d'un piétinement de *type « pulse »* dont les effets sont observés immédiatement après application. Un nombre de pas maximum a été fixé à **600 pas par quadrat**, le piétinement n'a pas été poursuivi au-delà de ce seuil en raison du temps disponible sur le terrain au cours d'une marée basse.

Le mode d'application des pas sur les quadrats est en revanche identique à celui défini pour la première approche expérimentale – i.e. un passage équivaut à un pas sur l'ensemble de la surface du quadrat, les demi-tours étant toujours effectués à l'extérieur du quadrat –. Cependant, afin de définir le *seuil de perturbation* à partir duquel les premiers fragments d'algues ou de moules se détachent de leur support ou sont sectionnés sous l'impact du piétinement, il est nécessaire dans un premier temps, d'observer le tapis algal ou la moulière après chaque pas effectué. Dès lors que les premiers fragments se détachent, le piétinement est ensuite appliqué par séries de 10, 20 ou 40 pas dans l'objectif de définir un second seuil de perturbation à partir duquel plus aucun fragment d'algues ou de moules ne sera arraché. Les passages d'une série de pas à une autre qui ne peuvent être définis à l'avance, sont réalisés de manière variable selon les espèces et sont observés dans la partie résultats de ce chapitre.

Dans ces conditions, l'expérience peut être menée sur une seule espèce le temps d'une marée basse. Six journées de marée au total dont deux réservées au choix des zones de piétinement sur chaque site sont donc nécessaires (Tableau 3).

Tableau 3

Temps passé sur le terrain et en laboratoire au cours de la seconde approche expérimentale : application d'un piétinement de type "pulse".

Espèces considérées	<i>Fucus spiralis</i>	<i>Fucus serratus</i>	<i>Ascophyllum nodosum</i>	Moulière
Nombre de quadrats	2	2	2	2
Sites	Sainte-Anne du Portzic			Site du Minou
Nombre total de journées de terrain consacrées à l'installation des quadrats	1			1
Nombre total de journées de terrain consacrées au piétinement des quadrats	1	1	1	1
Nombre total de journées de terrain	6			
Nombre total de journées consacrées au tri, pesées et mesures de biomasses des dépôts collectés avant piétinement et fragments ou individus collectés après piétinement	4			

Partie II – Impact piétinement : Matériel et méthodes

b) Echantillonnage des quadrats avant piétinement

Les taux de recouvrement de chaque espèce suivie sont préalablement mesurés à l'aide des carrés en plastique transparents. Les dépôts en algues et faune présents à l'intérieur des quadrats sont également prélevés avant l'application du piétinement, puis stockés dans des sacs en plastique. Les sacs sont ensuite conservés au congélateur jusqu'au moment du tri des taxons et des mesures de biomasses en laboratoire.

c) Collecte des fragments d'algues et de faune au cours du piétinement

Les fragments et individus d'algues et de moules arrachés sous l'impact du piétinement sont collectés tout au long de l'expérience : immédiatement après le passage des premiers pas qui provoque le détachement des premiers fragments ou individus, puis après chaque série de 10, 20 ou 40 pas consécutifs. Tous les prélèvements sont conservés dans des sacs plastiques annotés du : nombre de pas exercés, nom de l'espèce considérée, numéro de quadrat suivi et date de piétinement. Pour ce second suivi, aucun dénombrement de pieds arrachés n'est effectué.

A l'issue des 600 pas réalisés sur chaque quadrat, le taux de recouvrement de chaque espèce suivie est de nouveau mesuré et la totalité de la couverture algale ou de la moulière restante retirée (à l'aide de burins et de spatules en acier) puis conservée dans un sac plastique. **La biomasse algale ou de moules initialement présente dans chaque quadrat pourra ainsi être déterminée.** Tous les prélèvements sont ensuite conservés au congélateur jusqu'au moment du tri des espèces et des mesures de biomasses en laboratoire.

d) Mesures de biomasses en laboratoire

Les procédés décrits pour les mesures de biomasses à l'issue du piétinement de type « press » sont de nouveau utilisés.

L'ensemble des paramètres mesurés pour chaque espèce avant, pendant et après piétinement, *in situ* ou en laboratoire – i.e. taux de recouvrement, biomasses des dépôts et fragments collectés avant ou après piétinement –, est enregistré dans un tableur Excel.

1.3. Analyses statistiques

La totalité des analyses statistiques a été réalisée à partir du logiciel R (R Development Core Team 2009) et des bibliothèques ade4 (Dray & Dufour 2007), vegan (Oksanen 2011) et BiodiversityR (Kindt & Coe 2005), classiquement utilisées en écologie.

Les variables utilisées pour ces analyses constituent des **données quantitatives** (densités en nombre d'individus par espèces, taux de recouvrement en pourcentages et

Partie II – Impact piétinement : Matériel et méthodes

biomasses en grammes et poids secs) organisées en matrices dans lesquelles n prélèvements sont décrits par p espèces ou groupes d'espèces ($n \times p$). Les données obtenues au cours du piétinement de type « press » et celles collectées dans l'objectif de tester les effets d'un piétinement de type « pulse » vont être traitées à part. De même pour chaque approche, les traitements relatifs aux données de densités et taux de recouvrement vont être distingués des analyses de biomasses.

Tous les calculs sont basés sur la distance de Hellinger plutôt que la distance euclidienne. La mesure de Hellinger est en effet particulièrement recommandée pour le traitement des données quantitatives car elle accorde un faible poids aux espèces rares (Rao 1995, Legendre & Gallagher 2001). Une transformation des données brutes initialement basées sur la distance euclidienne est donc nécessaire, telle que définie par Legendre & Gallagher (2001). La formule suivante permet de calculer la distance de Hellinger entre les échantillons x_1 et x_2 ; où y_{1j} et y_{2j} représentent : l'espèce j dans l'échantillon x_1 et x_2 respectivement, et y_{1+} et y_{2+} : l'abondance totale de toutes les espèces dans l'échantillon x_1 et x_2 respectivement :

$$D_{Hellinger}(x_1, x_2) = \sqrt{\sum_{j=1}^p \left[\sqrt{\frac{y_{1j}}{y_{1+}}} - \sqrt{\frac{y_{2j}}{y_{2+}}} \right]^2}$$

1.3.1. Piétinement de type « press » : traitements des densités et taux de recouvrement

Les premières analyses sont basées sur les densités et taux de recouvrement obtenus au cours du piétinement de type « press ». Elles vont permettre d'observer les *variations de structure de communauté* d'un transect à l'autre, entre zones piétinées et témoin mais aussi sur un seul et même transect tout au long de l'expérience.

Parmi les tests statistiques pouvant être employés, le test t avec correction de Welch (Welch 1938) est recommandé pour les comparaisons de moyennes. Le test t de Student consiste en un test paramétrique principalement utilisé pour tester statistiquement l'hypothèse d'égalité de deux moyennes. Le test t avec correction de Welch est une adaptation et amélioration du test t de Student, conçue pour fournir un test t valide en cas d'inégalité des variances, ce qui est fréquent lorsque l'échantillon est de petite taille. Au cours du piétinement de type « press », **41 variables au total ont été échantillonnées**. Ce nombre a ensuite été réduit avant application du test t en retirant de la base de données les variables les moins bien représentées sur l'ensemble des quadrats permanents, soit 3 espèces ou groupes d'espèces : *Gibbula cineraria*, *Spirobranchus lamarckii* et les ascidies coloniales.

Partie II – Impact piétinement : Matériel et méthodes

Au total ce sont donc **38 variables qui sont utilisées pour le test *t***, par conséquent l'utilisation de la correction de Welch semble en effet plus adaptée. Les comparaisons de moyennes effectuées à partir de ce test sont basées sur les densités et taux de recouvrement moyens collectés à partir des transects piétinés et du transect témoin, soit trois tests *t* avec correction de Welch au total:

- Comparaison de moyennes entre les données du transect témoin et celles du transect i80 : i80-i0 ;
- Comparaison de moyennes entre les données du transect témoin et celles du transect i40 : i40-i0 ;
- Comparaison de moyennes entre les données du transect témoin et celles du transect i10 : i10-i0.

Dans l'objectif d'identifier et suivre au cours du temps **les variations de structure de communauté d'un transect à l'autre** (i0, i10, i40 et i80) et donc les différents stades d'évolution de la communauté sur chacun de ces transects au cours du temps, une série d'analyses multivariées en composantes principales intergroupe (ACP intergroupe) (Doledec & Chessel 1987) est également réalisée. Le nombre de variables utilisé pour ce test statistique est le même que celui qui a permis la réalisation du test *t* avec correction de Welch, soit **38 variables au total**.

L'analyse en composantes principales est utilisée pour compiler et comparer différents types de variables, dans notre cas deux types de variables quantitatives : les taux de recouvrement exprimés en pourcentages et les densités exprimées en nombres d'individus par espèces. En comparaison avec une ACP classique (Pearson 1901), l'ACP intergroupe ordonne les groupes plutôt que les individus, recherche les axes au centre de gravité de l'espace et met l'accent sur la différence entre les groupes. En ce qui concerne la représentation graphique, chaque ellipse représente la dispersion des variables (exprimées en taux de recouvrement ou densités) d'un transect soumis à une intensité de piétinement donnée. Le centre de l'ellipse est le centre de gravité et les axes sont les axes principaux du nuage de points (Dray & Dufour 2007).

Dans un premier temps, quatre ACP intergroupes qui effectuent un **regroupement par zone de transect** – *i.e.* i0, i10, i40 et i80 – sont réalisées pour quatre temps différents de l'expérience: **T0, T+5mois, T+11mois et T+17 mois**. Dans un second temps, quatre nouvelles ACP intergroupes qui effectuent cette fois un **regroupement par mois de collecte** (15 mois) des données, permettent d'observer les variations de la structure de communauté dans le temps au niveau de chaque zone de transect.

Une série d'histogrammes et des analyses de variance (ANOVA) vont venir apporter des précisions quant aux espèces les plus sensibles au piétinement, c'est-à-dire pour lesquelles les variations de densités ou de recouvrement sont les plus significatives au cours du temps et entre le début et la fin de l'expérience. Ces traitements de données considèrent également l'ensemble des transects permanents, soient les trois transects soumis à un niveau de piétinement donné et le transect témoin.

1.3.2. Piétinement de type « press » : traitement des biomasses

Un second test t avec correction de Welch va être appliqué aux données de biomasses collectées après chaque épisode de piétinement. Il permet de comparer les biomasses moyennes obtenues à l'issue des 13 mois de piétinement pour chaque espèce et entre niveaux d'intensité de piétinement. Les résultats de ce test vont permettre l'identification des espèces pour lesquelles les pertes de biomasses sont les plus significatives et vont mettre en évidence les différences existant entre les trois transects piétinés. Des courbes d'accumulation de biomasses moyennes collectées par transect et au cours du temps seront ensuite réalisées sur une sélection d'espèces.

L'évolution des dépôts collectés sur les différents quadrats au fil du temps sera également illustrée à partir d'histogrammes.

1.3.3. Piétinement de type « pulse » : recherche de seuils de perturbation

Pour la seconde approche expérimentale développée qui teste un piétinement de type « pulse » à différents niveaux de l'estran, l'évolution des taux de recouvrement et des pertes en biomasses se traduit par des histogrammes et courbes d'accumulation de biomasses par espèces.

2. Résultats

2.1. Piétinement de type « press » : variation de la structure de la communauté à partir des données de densité et des taux de recouvrement

2.1.1. Comparaison de moyennes entre les transects piétinés et le transect témoin

Le [tableau 4](#) regroupe les résultats des trois tests t de Student avec correction de Welch – i.e. comparaisons de moyennes entre i80&i0, i40&i0 et i10&i0 – réalisés à partir de 38 variables (espèces, groupes d'espèces et taux de roche nue) mesurées soit en densité soit en taux de recouvrement, avant chaque épisode mensuel de piétinement et sur l'ensemble des quadrats permanents.

Une première comparaison de moyennes à l'aide du test t de Welch concerne le transect soumis à une intensité de piétinement de 80 pas et le transect témoin. Les variables pour lesquelles les densités ou taux de recouvrement moyens sont significativement différents d'une zone à l'autre sont les suivants : *Fucus serratus* de strate II, *Ascophyllum nodosum* de strate II, *Mastocarpus stellatus* dressé, algues opportunistes *Ulva* sp. et *Enteromorpha* sp., l'algue *Cladophora* sp., les algues rouges encroûtantes *Hildenbrandia rubra*, *Lithophyllum incrustans* et *Mastocarpus stellatus*, la faune mobile *Gibbula umbilicalis*, *Osilinus lineatus*,

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Press »

Littorina obtusata ou *L.fabalis*, *Nucella lapillus*, *Actinia equina*, les éponges et bryozoaires coloniaux, les balanes mortes et les spirorbes. A cela il faut ajouter le taux de roche nue très significativement différent d'une zone de transect à l'autre. Par conséquent ce sont donc **19 variables sur un total de 38**, qui présentent des moyennes significativement différentes (p -value < 0.05) entre i80 et i0.

La liste est quelque peu différente lorsqu'il s'agit de comparer le transect soumis à un piétinement de 40 pas et le transect témoin. Les moyennes significativement différentes entre les deux zones concernent alors : les *Ascophyllum nodosum* de strates III et II, *Caulacanthus ustulatus*, *Mastocarpus stellatus* dressé, *Vertebrata lanosa*, *Lomentaria articulata*, *Cladophora* sp., les algues encroûtantes *Hildenbrandia rubra* et *Lithophyllum incrustans*, la faune mobile *Patella* sp., *Littorina obtusata* ou *L.fabalis* et *Actinia equina*, les éponges coloniales, les balanes vivantes et les spirorbes, soit **au total 15 variables**.

Les communautés du transect soumis à un piétinement de 10 pas sont elles aussi comparées aux communautés du transect témoin. Les moyennes d'abondances significativement différentes d'une zone à l'autre concernent les variables suivantes : *Fucus serratus* strate II, *Ascophyllum nodosum* de strates III et II, *Caulacanthus ustulatus*, *Mastocarpus stellatus* dressé, *Vertebrata lanosa*, *Enteromorpha* sp., *Cladophora* sp., la faune mobile *Patella* sp., *Gibbula umbilicalis*, *Littorina obtusata* ou *L.fabalis* et *Actinia equina*, les éponges coloniales, les balanes mortes et les spirorbes, soit à nouveau **15 variables sur un total de 38**.

Le [tableau 5](#) enfin, reprend les trois listes de variables concernées par des moyennes significativement différentes entre i80&i0, i40&i0 et i10&i0 et met en évidence les résultats communs aux trois tests t de Student avec correction de Welch effectués.

En résumé : Ces premiers résultats montrent que *le nombre de variables concernées par des moyennes significativement différentes entre la zone piétinée et la zone témoin est plus élevé lorsque l'intensité de piétinement atteint les 80 pas*. Par ailleurs, les listes de variables ne sont pas les mêmes d'une intensité de piétinement à l'autre ; seules *sept d'entre elles* présentent systématiquement des moyennes significativement différentes entre les zones piétinées et la zone témoin, quel que soit le niveau de piétinement exercé : *Ascophyllum nodosum* de strate II, *Mastocarpus stellatus* sous sa forme dressée, *Cladophora* sp., *Littorina obtusata* ou *Littorina fabalis*, *Actinia equina*, les éponges et les spirorbes.

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Press »

Table 4

Student t test with Welch correction results between : (a) i80 & i0, (b) i40 & i0 and (c) i10 & i0, on 38 variables measured in densities (number of individuals per species) or cover rates (%).

Variables	(a) i80 steps and i0				(b) i40 and i0				(c) i10 and i0			
	p-value	t-Value	95% CI for mean difference	df	p-value	t-Value	95% CI for mean difference	df	p-value	t-Value	95% CI for mean difference	df
<i>Fucus serratus</i> stratum III	0.328	0.98	-0.02, 0.07	103	0.121	-1.56	-0.09, 0.01	121	0.198	-1.29	-0.08, 0.02	111
<i>Fucus serratus</i> stratum II	0.009*	2.66	0.02, 0.15	111	0.269	1.11	-0.03, 0.10	111	0.007*	2.73	0.02, 0.14	101
<i>Ascophyllum nodosum</i> stratum III	0.298	1.04	-0.05, 0.15	120	< 0.001*	4.02	0.08, 0.25	118	< 0.001*	7.74	0.21, 0.35	91
<i>Ascophyllum nodosum</i> stratum II	< 0.001*	-5.39	-0.24, -0.11	92	< 0.001*	-3.66	-0.13, -0.04	116	0.002*	-3.23	-0.12, -0.03	113
<i>Caulacanthus ustulatus</i>	0.194	-1.30	-0.06, 0.01	121	0.007*	2.75	0.01, 0.07	88	< 0.001*	4.74	0.04, 0.09	84
Erect <i>Mastocarpus stellatus</i>	< 0.001*	3.40	0.02, 0.07	102	0.002*	3.17	0.01, 0.06	102	< 0.001*	5.08	0.03, 0.08	82
<i>Vertebrata lanosa</i>	0.397	0.85	-0.02, 0.05	109	0.003*	3.03	0.02, 0.09	102	< 0.001*	4.54	0.04, 0.10	79
<i>Lomentaria articulata</i>	0.165	1.40	-0.00, 0.00	77	0.031*	2.21	-0.00, 0.01	54	0.186	1.33	-0.00, 0.00	70
<i>Chondrus crispus</i>	0.117	1.59	-0.00, 0.00	54	0.447	0.76	-0.00, 0.00	82	0.117	1.59	-0.00, 0.00	54
<i>Osmundea pinnatifida</i>	0.194	-1.31	-0.01, 0.00	90	0.322	1.00	-0.00, 0.00	54	0.322	1.00	-0.00, 0.00	54
<i>Ulva</i> sp.	< 0.001*	-4.12	-0.05, -0.02	75	0.211	-1.26	-0.01, 0.00	99	0.460	0.74	-0.00, 0.01	120
<i>Enteromorpha</i> sp.	0.040*	-2.07	-0.10, -0.00	121	0.397	0.85	-0.02, 0.05	114	0.006*	2.80	0.01, 0.08	80
<i>Cladophora</i> sp.	0.021*	-2.34	-0.09, -0.01	120	< 0.001*	4.33	0.03, 0.09	77	< 0.001*	6.57	0.06, 0.12	66
<i>Patella</i> sp.	0.081	-1.76	-0.06, 0.00	120	< 0.001*	4.78	0.03, 0.08	80	0.021*	2.32	0.00, 0.06	122
<i>Gibbula pennanti</i>	0.159	-1.42	-0.01, 0.00	69	0.106	-1.64	-0.00, 0.00	69	0.321	-1.00	-0.00, 0.00	69
<i>Gibbula umbilicalis</i>	0.011*	2.58	0.01, 0.05	123	0.188	1.32	-0.01, 0.03	113	0.003*	2.99	0.01, 0.05	109
<i>Osilinus lineatus</i>	0.002*	-3.18	-0.03, -0.01	97	0.895	-0.13	-0.01, 0.01	109	0.238	-1.18	-0.01, 0.00	119
<i>Littorina littorea</i>	0.321	-1	-0.00, 0.00	69	0.217	-1.24	-0.00, 0.00	69	0.087	-1.74	-0.00, 0.00	69
<i>Littorina obtusata</i> or <i>L.fabalis</i>	< 0.001*	5.57	0.03, 0.07	76	0.017*	2.42	0.00, 0.04	99	0.021*	2.36	0.00, 0.04	84
<i>Littorina saxatilis</i>	0.162	-1.41	-0.01, 0.00	69	0.321	-1.00	-0.00, 0.00	69	0.134	-1.52	-0.01, 0.00	69
<i>Nassarius reticulatus</i>					0.182	-1.35	-0.00, 0.00	69	0.056	-1.94	-0.00, 0.00	69
<i>Nucella lapillus</i>	0.042*	2.08	0.00, 0.02	54	0.202	-1.28	-0.00, 0.01	65	0.533	0.63	-0.01, 0.01	83
Chiton					0.111	-1.61	-0.01, 0.00	69	0.085	-1.75	-0.00, 0.00	69
Polychaeta									0.099	-1.67	-0.00, 0.00	69
<i>Actinia equina</i>	0.024*	2.27	0.00, 0.04	119	< 0.001*	4.50	0.02, 0.06	94	< 0.001*	4.66	0.02, 0.06	102
Mobile <i>Mytilus edulis</i>	0.061	1.89	-0.00, 0.02	120	0.622	-0.49	-0.02, 0.01	123	0.226	1.22	-0.00, 0.02	113
Fixed <i>Mytilus edulis</i>	0.698	0.38	-0.03, 0.04	109	0.153	-1.44	-0.05, 0.01	122	0.711	0.37	-0.02, 0.04	122
Crabs	0.612	0.51	-0.00, 0.01	108	0.457	0.75	-0.00, 0.01	76	0.263	1.13	-0.00, 0.01	61
<i>Hildenbrandia rubra</i>	0.001*	-3.26	-0.04, -0.01	92	0.019*	-2.38	-0.02, -0.00	122	0.306	-1.02	-0.01, 0.00	120
<i>Lithophyllum incrustans</i>	< 0.001*	-5.23	-0.15, -0.07	117	0.007*	2.75	0.01, 0.06	91	0.124	1.55	-0.01, 0.05	113
Encrusting <i>Mastocarpus stellatus</i>	< 0.001*	-3.74	-0.07, -0.02	113	0.221	-1.23	-0.03, 0.01	101	0.687	0.40	-0.01, 0.02	77
Sponges	< 0.001*	-4.06	-0.05, -0.012	75	< 0.001*	-3.97	-0.03, -0.01	82	< 0.001*	-4.60	-0.03, -0.01	97
Colonial bryozoans	0.045*	2.03	0.00, 0.04	91	0.298	1.05	-0.01, 0.03	101	0.315	1.01	-0.01, 0.03	88
Erect bryozoans	0.561	-0.58	-0.01, 0.00	123	0.474	0.72	-0.00, 0.00	61	0.479	0.71	-0.00, 0.00	61
Living barnacles	0.253	-1.15	-0.06, 0.02	107	< 0.001*	4.27	0.03, 0.08	93	0.454	0.75	-0.02, 0.04	111
Dead barnacles	< 0.001*	-3.68	-0.04, -0.01	105	0.097	-1.67	-0.02, 0.00	123	0.009*	-2.65	-0.03, 0.00	114
Spirorbidae	< 0.001*	5.61	0.24, 0.50	72	0.005*	-2.85	-0.37, 0.07	108	< 0.001*	-4.75	-0.49, -0.19	94
Bare rock	< 0.001*	-6.07	-0.22, -0.11	90	0.215	-1.25	-0.05, 0.01	123	0.155	-1.43	-0.06, 0.01	112

*Significance (p-value < 0.05).

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Press »

Table 5

Lists of variables (species, species groups and rate of bare rock) for which the average densities (number of individuals per species) or cover rates (%) are significantly different for (a) the three Student *t* test with Welch correction, (b) only between i80&i0, (c) only between i40&i0 and (d) only between i10&i0.

Variables

(a) Variables with means significantly different for the three *t*-test

(b) Variables with means significantly different for the first *t*-test between i80&i0

(c) Variables with means significantly different for the second *t*-test between i40&i0

(d) Variables with means significantly different for the third *t*-test between i10&i0

Ascophyllum nodosum stratum II
Erect *Mastocarpus stellatus*
Cladophora sp.
Littorina obtusata or *Littorina fabalis*
Actinia equina
Sponges
Spirorbidae

Fucus serratus stratum II
Ascophyllum nodosum stratum II
Erect *Mastocarpus stellatus*
Ulva sp.
Enteromorpha sp.
Cladophora sp.
Gibbula umbilicalis
Osilinus lineatus
Littorina obtusata or *Littorina fabalis*
Nucella lapillus
Actinia equina
Hildenbrandia rubra
Lithophyllum incrustans
Encrusting *Mastocarpus stellatus*
Sponges
Colonial bryozoans
Dead barnacles
Spirorbidae
Bare rock

Ascophyllum nodosum stratum III
Ascophyllum nodosum stratum II
Caulacanthus ustulatus
Erect *Mastocarpus stellatus*
Vertebrata lanosa
Lomentaria articulata
Cladophora sp.
Patella sp.
Littorina obtusata or *Littorina fabalis*
Actinia equina
Hildenbrandia rubra
Lithophyllum incrustans
Sponges
Living barnacles
Spirorbidae

Fucus serratus stratum II
Ascophyllum nodosum stratum III
Ascophyllum nodosum stratum II
Caulacanthus ustulatus
Erect *Mastocarpus stellatus*
Vertebrata lanosa
Enteromorpha sp.
Cladophora sp.
Patella sp.
Gibbula umbilicalis
Littorina obtusata or *Littorina fabalis*
Actinia equina
Sponges
Dead barnacles
Spirorbidae

A partir de cette observation, certaines questions peuvent être posées : *Quels facteurs peuvent expliquer qu'une variable ait une moyenne significativement différente pour une comparaison de moyennes donnée mais pas pour les suivantes? La structure de la communauté observée est-elle parfaitement identique d'un transect à l'autre au moment du démarrage de l'expérience ?*

Des variations de densités ou taux de recouvrement ne peuvent-elles pas être observées pour certaines espèces ou groupes d'espèces avant application des différentes intensités de piétinement? Dans le cas où la structure de communauté est homogène et identique d'une zone de transect à l'autre, la liste des sept variables précédemment observée regroupe t-elle à priori les espèces ou groupes d'espèces les plus sensibles à la pression de piétinement ?

2.1.2. Structure de communauté des 4 transects en mai 2009, octobre 2009, avril 2010 et octobre 2010

a) Mai 2009

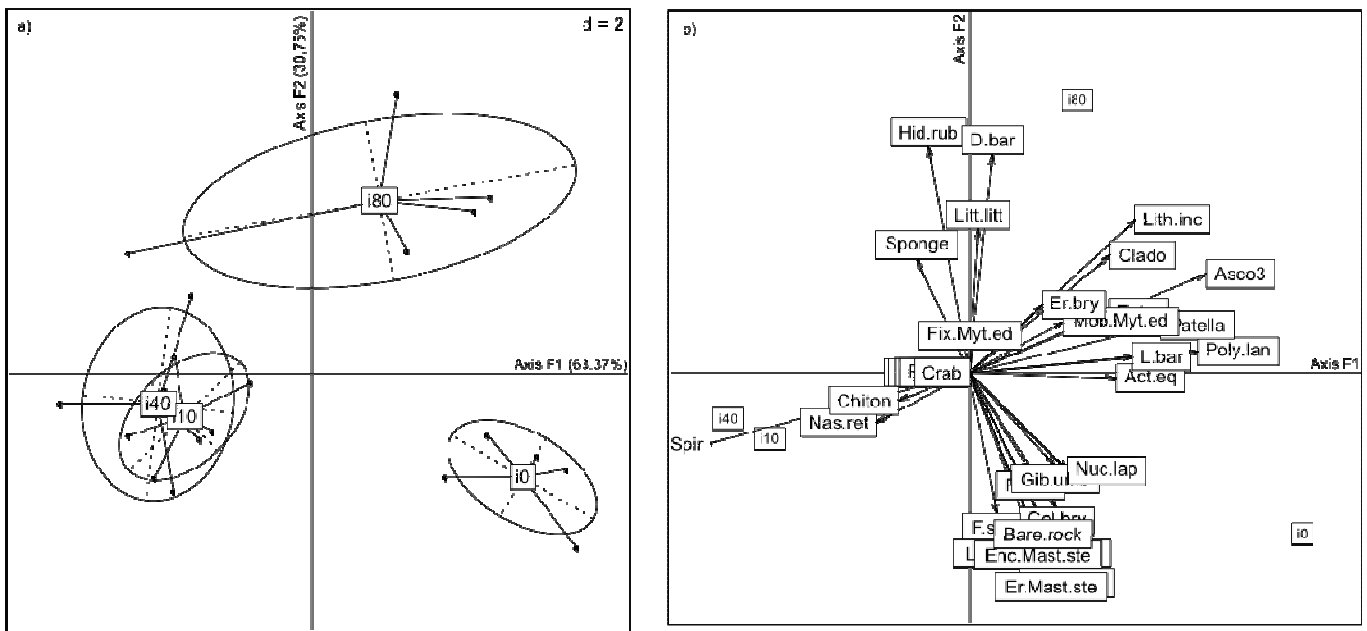


Fig.5. Between Principal Component Analysis Intergroup (Between PCA) from densities and cover rates of 38 variables (species, species groups and rate of bare rock) sampled on 20 plots in May 2009. The community structure between the four transects is compared before the start of trampling: i0: transect control, i10: transect under a pressure of 10 steps, i40: transect under a pressure of 40 steps and i80: transect under a pressure of 80 steps. On the figure 5a, ellipses highlight the transect groups defined by the Hellinger distance. The figure 5b shows the projection of 38 variables in the factorial plan.

Table 6

Numerical results of between Principal Component Analysis for three axes, from densities and cover rates of 38 variables sampled on 20 plots in May 2009. % var: percentage of variance

Axes	eigen values	% var
F1	4.779	63.37
F2	2.319	30.75
F3	0.444	5.81

L'hypothèse de départ penche vers l'existence d'une structure de communauté homogène et identique d'un transect à l'autre en raison de leur grande proximité géographique. Localisés sur la même zone rocheuse et au même niveau de l'estran, les transects sont en effet séparés les uns des autres de seulement quelques mètres.

Cette hypothèse peut être testée à travers une première ACP intergroupe (Fig.5a et 5b et tableau 6) qui utilise les données de densités et de taux de recouvrement collectées sur l'ensemble des quadrats permanents en mai 2009, soit sur 20 échantillons au total avant le démarrage du piétinement.

Les ellipses observées au niveau de la figure 5a représentent la dispersion des variables d'un transect soumis à une intensité de piétinement donnée. Les cinq points rattachés à chaque ellipse correspondent aux cinq quadrats permanents échantillonnés. La première ACP intergroupe montre que seules les ellipses i10 et i40 sont très proches l'une de l'autre et tendent à la superposition. Ainsi, l'axe F1 qui exprime 63,37% de la variation totale des échantillons, sépare nettement les transects i80 et i0 sur sa partie positive des transects i10 et i40 sur sa partie négative. L'axe F2, pour lequel une variance de 30,75% est observée, isole l'ellipse i80 des trois autres.

La figure 5b permet d'observer la projection des variables dans le plan factoriel des deux premiers axes et d'obtenir des informations sur les structures de communauté des quatre zones de transect. Regroupés sur la partie positive de l'axe F1, les échantillons du transect i80 tout d'abord, sont caractérisés par de forts recouvrements en *Lithophyllum incrustans*, balanes mortes, *Cladophora* sp., *Vertebrata lanosa*, *Ascophyllum nodosum* de strate III ou encore des densités élevées de *Patella* sp.. Seul un échantillon se trouve isolé des autres dans la partie négative de l'axe, caractérisé par des recouvrements élevés en *Hildenbrandia rubra* et en éponges.

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Press »

Les échantillons du transect témoin i0, également concentrés dans la partie positive de l'axe F1 mais du côté négatif de l'axe F2, se distinguent nettement des échantillons i80 par des recouvrements élevés en *Mastocarpus stellatus* sous sa forme encroûtante et dressée, en bryozoaires coloniaux, en roche nue et des densités élevées de *Gibbula umbilicalis* ou *Nucella lapillus*.

Les transects i10 et i40 enfin, présentent des échantillons caractérisés par la présence de chitons, de *Nassarius reticulatus* ou encore des densités élevées de spirorbes. Concentrées dans la partie négative de l'axe F1, les deux ellipses présentent des centres de gravité très proches.

A partir de la [figure 5b](#) et de notre connaissance de la configuration des transects sur la zone rocheuse, il est possible d'avancer que *l'axe F2 exprime de légères différences de niveau entre les transects de la zone rocheuse sélectionnée*. Les recouvrements en *Fucus serratus*, dominants dans la partie inférieure du médiolittoral, tirent en effet l'analyse sur la partie négative de l'axe F2, particulièrement au niveau du transect témoin i0. Parallèlement à cela, de plus fortes densités en *Ascophyllum nodosum*, caractéristiques du médiolittoral moyen, apparaissent dans la partie positive de l'axe F2 au niveau des échantillons du transect i80. Les échantillons des transects i0, i10 et i40 semblent donc davantage localisés dans la partie inférieure du médiolittoral tandis que ceux du transect i80 se situent dans la partie moyenne de ce même étage. Caractérisés par les recouvrements les plus élevés en *Fucus serratus*, en algues rouges ou encore en bryozoaires coloniaux, les échantillons du transect i0 semblent inféodés aux niveaux les plus bas de la zone rocheuse sélectionnée.

Ces différentes observations mettent en évidence l'existence d'une « *microvariabilité spatiale* » de la structure de communauté d'une zone de transect à l'autre, seules les zones i10 et i40 présentent une forte similarité entre elles.

Un autre résultat concerne la *variabilité de la structure de communauté au niveau d'un seul et même transect*, observable à partir de la taille et de la forme des ellipses sur la [figure 5a](#). Les 5 échantillons ou quadrats permanents d'un transect peuvent en effet présenter entre eux une structure de communauté relativement homogène, c'est le cas des transects i10 ou i0, dont les échantillons sont proches les uns des autres dans le plan factoriel comme en témoignent les petites tailles d'ellipses « i10 » et « i0 ». A l'inverse, les transects i80 et i40 sont caractérisés par des quadrats plus hétérogènes entre eux, avec parfois des dominances d'espèces ou groupes d'espèces très différentes d'un quadrat à l'autre. L'un des quadrats du transect i40 notamment, tend à se rapprocher davantage de la structure globale du transect i80 et passe sur la partie positive de l'axe F2, ce qui contribue à augmenter la taille de l'ellipse « i40 ». De même pour le transect i80, un échantillon en particulier participe à la forme très allongée de l'ellipse en passant sur la partie négative de l'axe F1.

En résumé : Ces premiers résultats observés au moment T0 de l'expérience montrent d'une part, l'existence d'une *microvariabilité spatiale de la structure de communauté d'une zone de transect à l'autre*, et d'autre part, *une variabilité de cette même structure entre les quadrats permanents d'une même zone de transect*.

Certaines questions peuvent être posées : la structure de la communauté va-t-elle subir des variations à mesure que le piétinement de type « press » est appliqué ? Ces variations seront-elles d'autant plus fortes ou rapides que la pression de piétinement appliquée est élevée ? La variabilité inter-quadrats observée pour chaque zone de transect va-t-elle augmenter ou à l'inverse diminuer au cours du temps ?

Les trois ACP intergroupes réalisées à trois moments différents de l'expérience (T+5mois, T+11mois et T+17mois) présentées ci-dessous, vont permettre d'observer les principales variations de la structure de communauté au niveau de chaque transect et au cours du temps.

b) Octobre 2009

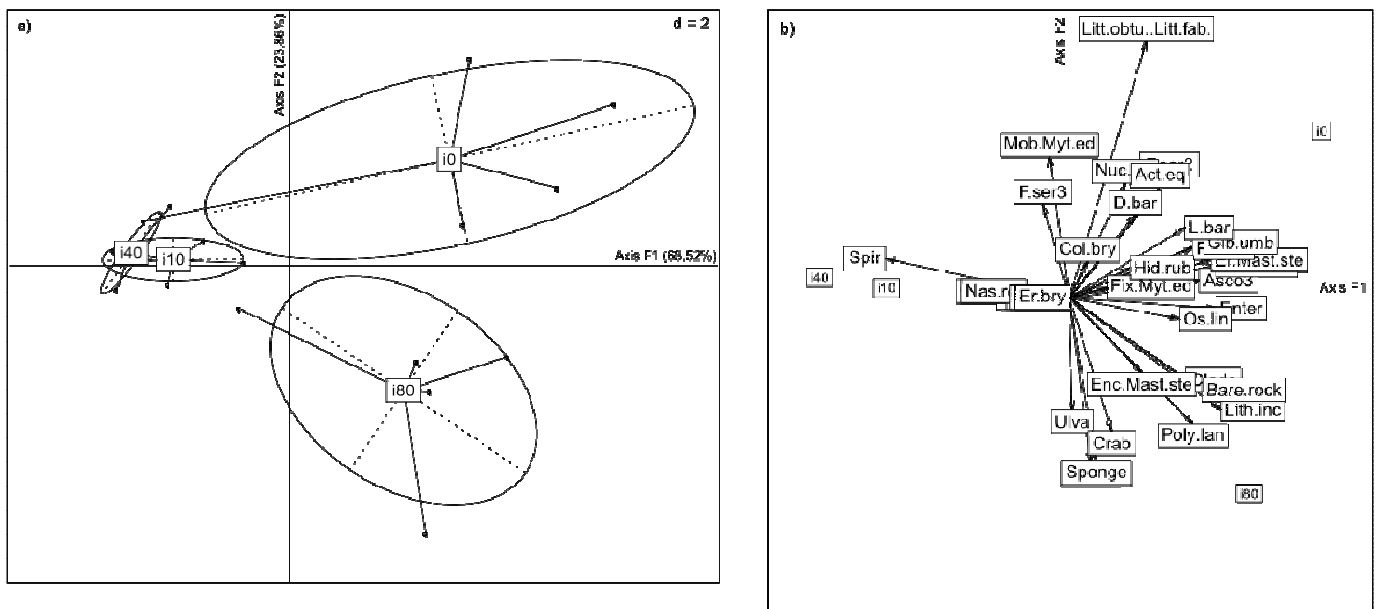


Fig.6. Between Principal Component Analysis Intergroup (Between PCA) from densities and cover rates of 38 variables (species, species groups and rate of bare rock) sampled on 20 plots in October 2009. The community structure between the four transects is compared after five months of trampling: i0: transect control, i10: transect under a pressure of 10 steps, i40: transect under a pressure of 40 steps and i80: transect under a pressure of 80 steps. On the figure 6a, ellipses highlight the transect groups defined by the Hellinger distance. The figure 6b shows the projection of 38 variables in the factorial plan.

Table 7

Numerical results of between Principal Component Analysis for three axes, from densities and cover rates of 38 variables sampled on 20 plots in October 2009. % var: percentage of variance

Axes	eigen values	% var
F1	5.717	68.52
F2	1.991	23.86
F3	0.635	76.16

La figure 6a correspond aux résultats de l'ACP intergroupe réalisée à partir des données de densités et taux de recouvrement collectés en octobre 2009, soit cinq mois après le démarrage du piétinement de type « press ». Les deux premiers axes de l'analyse expliquent respectivement 68,52% et 23,86% de la variation totale du nuage de points et présentent des valeurs propres égales à 5,72 et 1,99 (Tableau 7). Si les deux axes expriment à eux deux une variance totale quasi identique à celle observée en mai 2009, soit 92% environ, plusieurs différences peuvent être relevées par rapport aux précédents résultats, principalement au niveau du transect i80 qui a subi la plus forte pression de piétinement. L'axe F2 sépare toujours le transect i80 des transects i0, i10 et i40 mais cette tendance est moins marquée pour i10 et i40. Les centres de ces ellipses en effet, sont à présent beaucoup plus proches de 0 bien que toujours dans la partie positive de l'axe F2.

La projection des variables dans le plan factoriel des deux premiers axes (Fig.6b) témoigne également de modifications de la structure de communauté au niveau du transect i80: il est cette fois-ci caractérisé par un taux de roche nue élevé, la présence d'éponges, de *Mastocarpus stellatus* encroûtant ou encore de *Cladophora* sp.. De même, la strate II de la Fucale *Ascophyllum nodosum* est mieux représentée à ce niveau là que la strate III.

La variabilité « inter-quadrats » en termes de structure de communauté, est très élevée au niveau de la zone témoin en octobre 2009. La structure d'un des échantillons tend en effet à se rapprocher de celle des échantillons i40. Cette dernière zone à l'inverse, regroupe des quadrats très homogènes entre eux. Ces deux résultats sont à l'opposé des observations de mai 2009, ce qui n'est pas le cas des transects i80 et i10 pour lesquels les structures de communautés demeurent respectivement très hétérogène et très homogène, à l'image de mai 2009.

En résumé : Cinq mois après l'application d'un piétinement de type « press » selon trois intensités de piétinement différentes, la structure de la communauté montre certaines variations au niveau du transect i80. *Ascophyllum nodosum de strate II, mieux représenté que Ascophyllum de strate III à ce niveau là en octobre 2009*, semble permettre une meilleure visibilité des strates algales sous-jacentes – i.e. algues encroûtantes, algues dressées de strate II – ou encore de la faune coloniale, sur les quadrats permanents du transect i80. La strate III de cette même espèce apparaît désormais dans la partie positive de l'axe F2, au niveau des échantillons du transect i0. En revanche, la même hétérogénéité dans la structure de communauté est observée cinq mois après pour i80. De la même manière, le transect i10 conserve une certaine homogénéité inter-quadrats. Par rapport à mai 2009, *seules les ellipses correspondant aux transects i40 et i0 ont été modifiées*. La première de petite taille met en évidence une structure de communauté très homogène d'un quadrat à l'autre, et la seconde de taille élevée et de forme allongée, témoigne d'une forte hétérogénéité inter-quadrats.

c) *Avril 2010*

Onze mois après le démarrage de l'expérience, les centres des quatre ellipses poursuivent leur déplacement dans le plan factoriel (Fig.7a). L'axe F2 qui explique 28% de la variation totale des échantillons et présente une valeur propre égale à 1,78 (Tableau 8), ne sépare plus le transect i80 des transects i10 et i40.

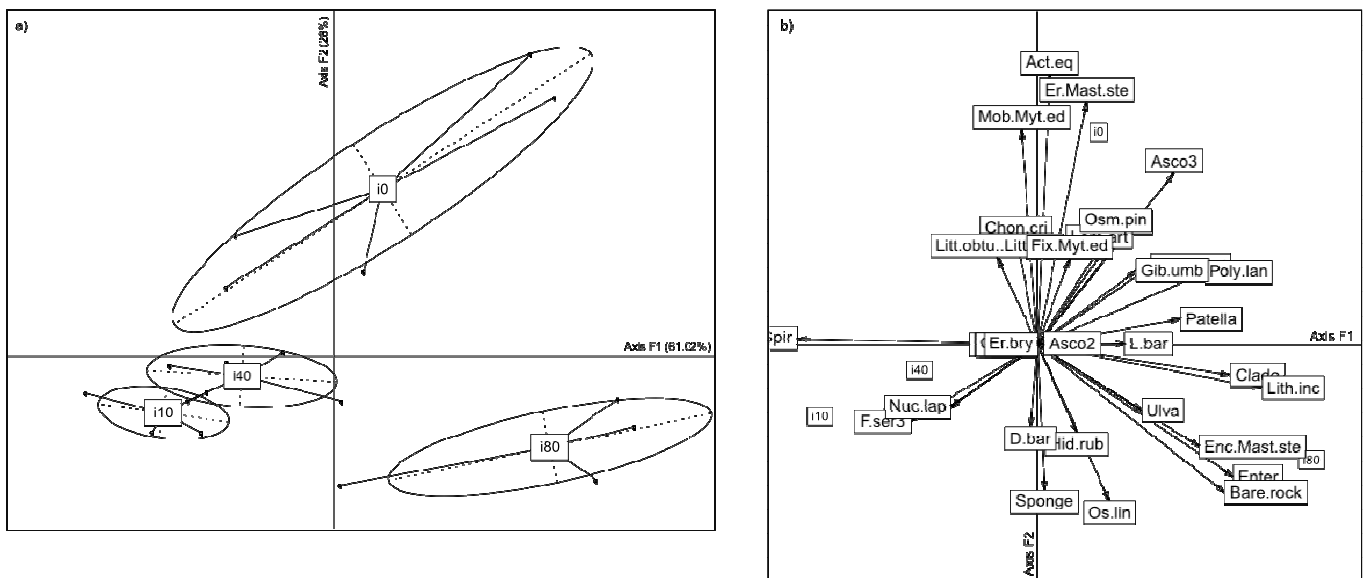


Fig.7. Between Principal Component Analysis Intergroup (Between PCA) from densities and cover rates of 38 variables (species, species groups and rate of bare rock) sampled on 20 plots in April 2010. The community structure between the four transects is compared after 11 months of trampling: i0: transect control, i10: transect under a pressure of 10 steps, i40: transect under a pressure of 40 steps and i80: transect under a pressure of 80 steps. On the figure 7a, ellipses highlight the transect groups defined by the Hellinger distance. The figure 7b shows the projection of 38 variables in the factorial plan.

Table 8

Numerical results of between Principal Component Analysis for three axes, from densities and cover rates of 38 variables sampled on 20 plots in April 2010. % var: percentage of variance

Axes	eigen values	% var
F1	3.882	61.02
F2	1.781	28.00
F3	0.699	10.98

Désormais tous se trouvent sur la partie négative de cet axe et s'opposent à la zone témoin i0 localisée sur la partie positive. En revanche l'axe F1 distingue toujours les zones les moins piétinées (i10 et i40) sur sa partie négative, de celle qui a subi la plus forte pression de piétinement (i80) sur sa partie positive.

La figure 7b montre une structure de communauté du transect i0 toujours caractérisée par de forts taux en *Ascophyllum nodosum* de strate III, en algues rouges dressées et encroûtantes (*Mastocarpus stellatus*, *Lomentaria articulata*, *Chondrus crispus*, *Caulacanthus ustulatus*) mais aussi par de fortes densités de faune mobile et fixée (*Gibbula umbilicalis*, *Littorina obtusata* ou *L.fabalis*, *Actinia equina*). A l'exception du déplacement des centres des ellipses « i10 » et « i40 » dans le plan factoriel, peu de changements au niveau de la structure de communauté de ces deux transects sont observés. Une nouvelle hétérogénéité inter-quadrats apparaît cependant au niveau du transect i40 avec un échantillon qui tend à se rapprocher des échantillons i80. En avril 2010, la structure de communauté du transect i80 qui a subi la plus forte pression de piétinement, est une nouvelle fois caractérisée par des taux élevés de roche nue et de forts recouvrements en *Mastocarpus stellatus* encroûtant ou encore *Cladophora* sp., mais également par des algues opportunistes de type *Enteromorpha* sp. et *Ulva* sp..

En résumé : Onze mois après le démarrage du piétinement de type « press », les structures de communautés observées au niveau de chaque zone de transect ont subi des modifications. Seul le transect i0 qui témoigne des variations naturelles, conserve globalement la même structure. *Les centres des ellipses « i10 » et « i40 » se sont déplacés et passent sur la partie négative de l'axe F2 à l'image de l'ellipse « i80 »*. Cette dernière regroupe désormais des échantillons caractérisés par des taux élevés en roche nue et de forts recouvrements en algues opportunistes de type *Ulva* sp. ou *Enteromorpha* sp..

d) Octobre 2010

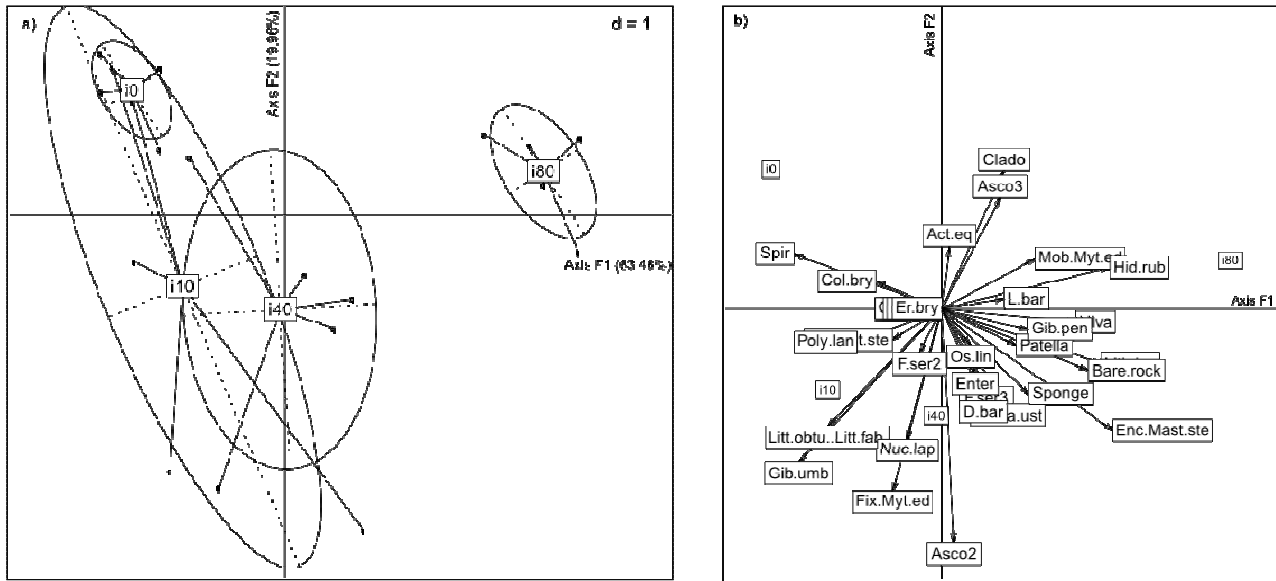


Fig.8. Between Principal Component Analysis Intergroup (Between PCA) from densities and cover rates of 38 variables (species, species groups and rate of bare rock) sampled on 20 plots in October 2010. The community structure between the four transects is compared after 17 months of trampling: i0: transect control, i10: transect under a pressure of 10 steps, i40: transect under a pressure of 40 steps and i80: transect under a pressure of 80 steps. On the figure 8a, ellipses highlight the transect groups defined by the Hellinger distance. The figure 8b shows the projection of 38 variables in the factorial plan.

Table 9

Numerical results of between Principal Component Analysis for three axes, from densities and cover rates of 38 variables sampled on 20 plots in October 2010. % var: percentage of variance

Axes	eigen values	% var
F1	3.916	63.46
F2	1.232	19.96
F3	1.023	16.58

La dernière ACP intergroupe (Fig.8a&b et tableau 9) réalisée à partir des relevés d’octobre 2010, soit après 18 mois de mesures d’abondances sur les différents transects, montre un ultime déplacement des structures de communautés de chaque transect dans le plan factoriel. L’axe F1 qui explique 63,46% de la variance totale (Fig.8a), oppose les transects i0, i10 et i40, situés sur sa partie négative, au transect i80 dans sa partie positive. Il faut cependant noter l’extrême variabilité des structures de communauté d’un quadrat à l’autre au niveau des transects i10 et i40 à ce moment là, avec notamment la présence de trois

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Press »

échantillons du transect i40 et d'un échantillon du transect i10 sur la partie positive de l'axe F1. Ces quatre échantillons sont caractérisés par des taux et recouvrements élevés de roche nue, balanes mortes, *Enteromorpha* sp. ou encore *Caulacanthus ustulatus* en ce qui concerne i40 et par un fort recouvrement en *Ascophyllum nodosum* de strate II pour i10 (Fig.8b).

Les transects i0 et i80 présentent l'un et l'autre des quadrats très homogènes entre eux du point de vue de leur structure de communauté, mais sont directement opposés l'un à l'autre dans le plan factoriel. Le transect i0 présente en effet une structure de communauté qui n'a subi que des variations naturelles durant tout le temps de l'expérience, le transect i80 a quant à lui été soumis à la pression de piétinement la plus élevée.

En résumé : Les quatre ACP intergroupes réalisées à quatre moments différents de l'expérience, mettent en évidence des *variations de communautés sur les trois transects piétinés, variations plus ou moins fortes selon l'intensité de pas exercée.*

Très homogène le long du transect en octobre 2010 alors qu'elle ne l'était pas en mai 2009, *la structure de communauté du transect i80*, soumise à la pression de piétinement la plus forte, a subi de fortes variations au cours du temps et semble s'être « *banalisée* » en fin d'expérience. En comparaison avec mai 2009, le transect i80 est également plus isolé des trois autres transects en octobre 2010.

Les *transects i10 et i40* présentent à l'inverse une *variabilité inter-quadrats très forte* en termes de structure de communauté mais les centres des ellipses qui les représentent restent proches l'un de l'autre dans le plan factoriel. L'extrême variabilité inter-quadrats observée au niveau du transect i10 en octobre 2010, semble témoigner d'un impact du piétinement qui se fait davantage ressentir en fin d'expérience.

La *structure de communauté du transect témoin* enfin, demeure bien *distincte des structures observées au niveau des transects piétinés* quel que soit la période d'observation. Dominée par une couverture dense d'*Ascophyllum nodosum* à tout moment de l'année, les variations qu'elle subit sont liées à des facteurs environnementaux.

Il est aussi possible de noter que *la distance* entre le centre de son ellipse et celui des trois autres ellipses correspondant aux trois transects piétinés, *augmente à mesure que la pression de piétinement appliquée est plus intense*. Ainsi une plus petite distance est observée entre le centre de l'ellipse « i0 » et celui de l'ellipse « i10 », la distance augmente ensuite entre « i0 » et « i40 » et s'accroît de nouveau entre « i0 » et « i80 » : $i0-i10 < i0-i40 < i0-i80$.

2.1.3. Variation de la structure de communauté au cours des 15 mois de relevés pour chaque zone de transect

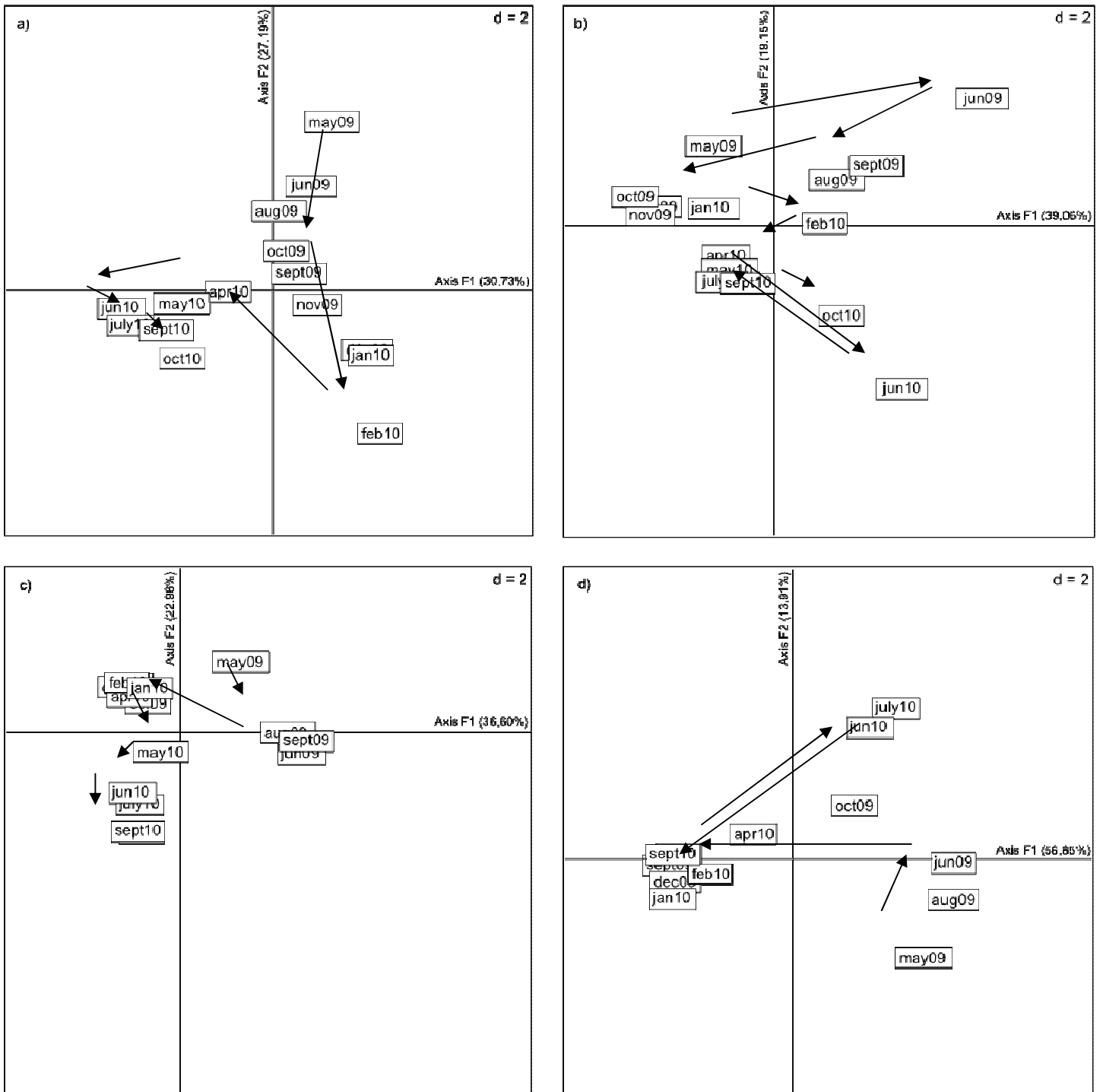


Fig.9. Four Between Principal Component Analysis Intergroup (Between PCA) from densities and cover rates of 38 variables (species, species groups and rate of bare rock) sampled on 20 plots and during 15 months. Each between PCA shows the displacement of the community structure in the factorial plan for a) transect i80 under a pressure of 80 steps, b) transect i40 under a pressure of 40 steps, c) transect i10 under a pressure of 10 steps and d) transect i0 with five control plots untrampled.

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Press »

Quatre ACP intergroupes supplémentaires (Fig.9a,b,c et d) vont permettre d'observer les variations de structures de communauté au cours des 15 mois de relevés, et ce, pour chaque zone de transect considérée.

La première ACP intergroupe basée sur les données du transect i80 (Fig.9a) montre un déplacement très net, progressif et cohérent de la structure de communauté dans le plan factoriel au cours du temps.

D'abord localisée à l'intersection des parties positives des axes F1 et F2, elle migre en effet vers puis sur la partie négative de l'axe F2 entre juin 2009 et février 2010, pour ensuite se positionner sur la partie négative de l'axe F1 jusqu'en octobre 2010. Les changements de structure les plus importants sont observés entre mai 2009 et février 2010. Néanmoins, la communauté subit de nouvelles variations entre chaque mois de relevé. Seuls les mois de décembre 2009 et janvier 2010 font figure d'exception, la structure de communauté étant globalement la même entre ces deux périodes.

La structure de communauté du transect i40 présente elle aussi un certain nombre de changements entre mai 2009 et octobre 2010. Passant successivement du côté négatif puis positif de l'axe F1 (39,06%) (Fig.9b), elle se localise en fin d'expérience à l'opposé de son positionnement initial. Cependant, en comparaison avec le transect i80 les variations de la structure de communauté *sont moins apparentes et moins nombreuses*. Certaines périodes à l'image des mois de novembre et décembre 2009 ou encore avril et mai 2010, montrent une structure de communauté qui reste stable.

La figure 9c montre des variations de la structure de communauté au niveau du transect i10 *moins nombreuses que celles observées pour i80 et i40*. Egalement localisée à l'intersection des parties positives des axes F1 et F2 dans le plan factoriel en mai 2009, cette structure de communauté subit un premier déplacement vers la partie négative de l'axe F2 dès le mois de juin 2009. Relativement stable jusqu'en septembre 2009, elle présente une nouvelle variation en octobre 2009, matérialisée dans le plan factoriel de l'ACP intergroupe par un déplacement de la structure sur la partie négative de l'axe F1. Il faut ensuite attendre le mois de mai 2010 pour voir une nouvelle série de petites variations apparaître, la structure de la communauté se déplaçant progressivement à l'intersection des parties négatives des axes F1 et F2.

La structure de communauté observée au niveau du transect témoin i0 qui n'a pas été soumise au piétinement, subit très clairement des *variations d'ordres naturel et saisonnier* sur toute la durée du suivi : les périodes printanières et estivales (mois de mai, juin, juillet et août) sont en effet très nettement séparées des périodes automnales et hivernales (mois de septembre à février) par l'axe F1 (56,85% de la variance totale).

En résumé : Les différents résultats liés aux ACP intergroupes sous-entendent *l'existence d'un impact progressif lié au piétinement* et mettent en évidence les variables qui contribuent le plus à isoler et différencier les quatre structures de communautés au cours du temps.

En revanche, ils ne permettent pas de déterminer avec précision quels sont les espèces ou groupes d'espèces les plus sensibles à cette perturbation ni quelles peuvent être les conséquences de leur altération. La suite des résultats va se pencher sur ces questions.

2.1.4. Recherche des variables les plus sensibles à l'impact du piétinement selon différentes intensités de piétinement

Ce troisième sous-point vise à identifier les variables les plus sensibles aux différentes pressions de piétinement à travers leurs variations de densités ou taux de recouvrement moyens au cours du temps, *soit sur les 18 mois de suivi* et pour chaque zone de transect considérée. Seules les variables les mieux représentées au cours de l'échantillonnage sont ici représentées sur les différentes courbes d'évolution. Ces variables sont également regroupées par catégories d'espèces, sept au total :

- Les algues brunes de type Fucales comprenant le *Fucus serratus* et l'*Ascophyllum nodosum* de strates II et III
- Les algues rouges de strate II : *Caulacanthus ustulatus*, *Mastocarpus stellatus* sous sa forme dressée et *Vertebrata lanosa*
- Les algues rouges de strate I : *Lithophyllum incrustans*, *Mastocarpus stellatus* sous sa forme encroûtante et *Hildenbrandia rubra*
- Les algues vertes de strate II : *Ulva* sp., *Enteromorpha* sp. et *Cladophora* sp.
- La faune coloniale et fixée : éponges, bryozoaires coloniaux, balanes mortes et vivantes (toutes espèces confondues) et le taux de roche nue
- La faune mobile : *Patella* sp., *Gibbula umbilicalis*, *Littorina obtusata* ou *L.fabalis* et *Actinia equina*
- Les moules de l'espèce *Mytilus edulis* dites « mobiles » et « fixées »

Ces résultats viennent compléter les observations issues des ACP intergroupes en se focalisant cette fois-ci sur *l'évolution de chaque variable au cours du temps* et non plus sur l'évolution de la structure de communauté dans sa globalité. L'avantage de ces courbes est aussi qu'elles permettent, pour chaque variable observée, la comparaison des profils de courbes obtenus sur les trois transects piétinés à celui réalisé pour le transect témoin et par conséquent, *une distinction plus précise des variations naturelles de celles qui résultent d'un impact du piétinement.*

a) *Fucus serratus* et *Ascophyllum nodosum*

Le démarrage de l'expérience (mai 2009) est caractérisé par une meilleure représentation des strates III par rapport aux strates II pour les deux espèces considérées et sur l'ensemble des transects (Fig.10 et 11). Cela témoigne d'une forte présence de thalles de plus

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Press »

de 30 cm sur et/ou autour des quadrats échantillonnés. *Ascophyllum nodosum* de strate III est par ailleurs dominant sur l'ensemble des transects avec des taux de recouvrement pouvant atteindre 76% contre 32% au maximum pour *Fucus serratus*.

Les strates II présentent en mai 2009 un recouvrement maximum de 9% pour *Fucus serratus* et de 4% pour *Ascophyllum nodosum*.

A l'instar de l'ACP intergroupe de mai 2009, les courbes montrent également des taux de recouvrement moyens en *Fucus serratus* plus élevés sur les transects i0, i10 et i40 (jusque 32% pour i40) qu'au niveau du transect i80 (6% pour *Fucus serratus* de strate III). Cela vient renforcer l'idée d'une légère différence de niveau entre les transects i0, i10 et i40 et le transect i80 sur la zone rocheuse considérée.

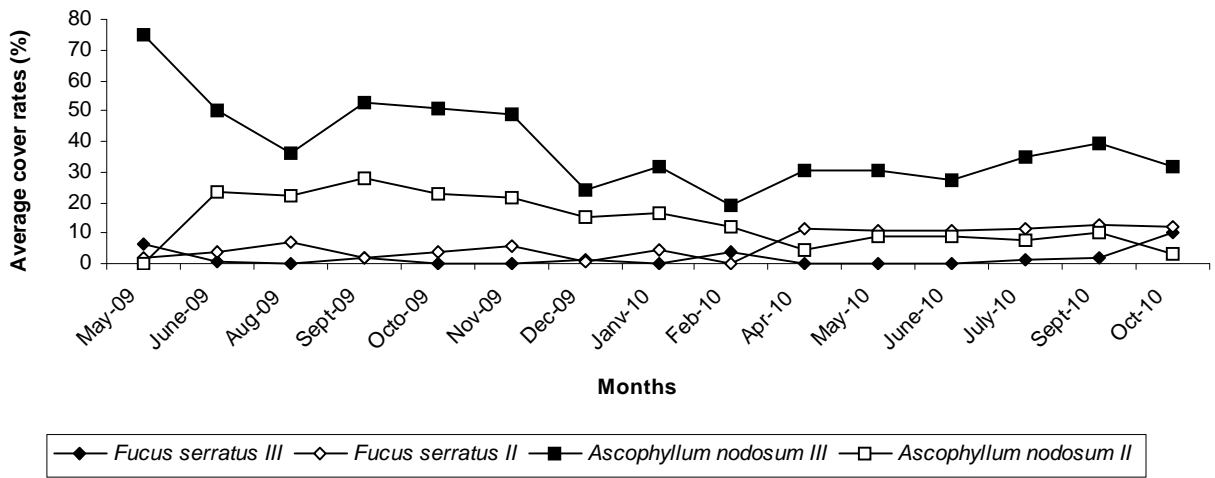
Par ailleurs, le taux de recouvrement moyen en *Ascophyllum nodosum* de strate III affiche une forte régression dès les premiers mois de piétinement sur le transect le plus piétiné (Fig.10a). Entre mai 2009 et décembre 2009, il passe en effet de 74% à 24%, atteint un minimum de 15% en février 2010 puis se stabilise aux alentours des 30% de recouvrement jusqu'à la fin de l'expérience. Parallèlement la strate II de cette même espèce augmente, passant d'un recouvrement nul à 28% de recouvrement en septembre 2009. Conséquence directe du **sectionnement et donc du raccourcissement** des longs thalles d'*Ascophyllum nodosum* de strate III sous l'effet du piétinement, cette augmentation d'individus de strate II est néanmoins de courte durée. Dès le mois d'octobre 2009 sur le transect i80, ils sont à leur tour impactés par la pression de piétinement et régressent jusqu'en octobre 2010 (3,4% de recouvrement).

Moins bien représentée sur ce transect, l'espèce *Fucus serratus* évolue malgré tout de manière très similaire. Les individus de strate III qui présentent un taux de recouvrement moyen de 6% en mai 2009 sont rapidement arrachés ou sectionnés au profit d'individus de strate II. Le recouvrement moyen de ces derniers augmente en revanche progressivement jusqu'à la fin de l'expérience, sans montrer de tendance à la diminution.

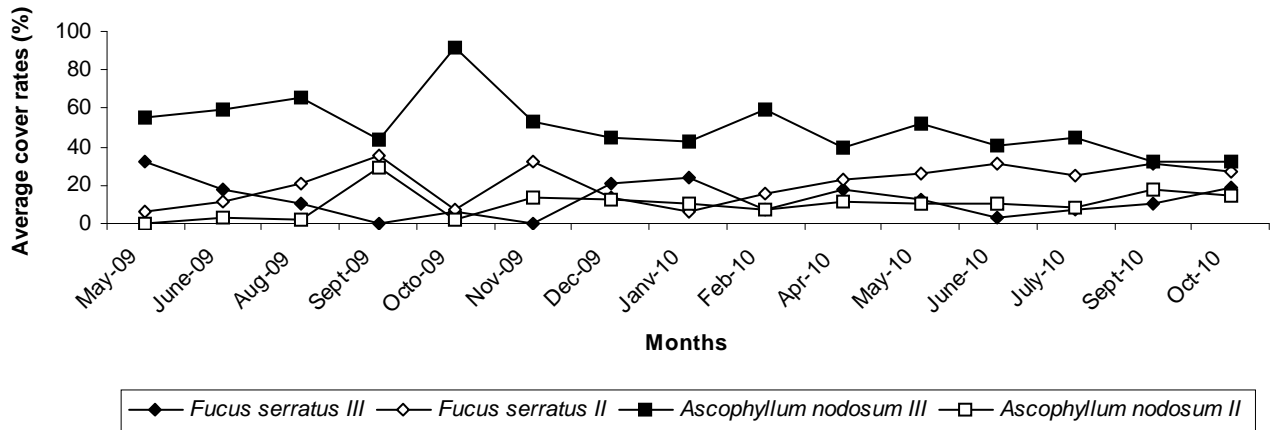
Cette tendance à la régression des strates III et à l'augmentation des strates II pour les deux espèces de Fucales est néanmoins ponctuée de **quelques variations ou « irrégularités »** – i.e. augmentations au cours des régressions de strates III ou régressions ou cours des augmentations de strates II –. Le déplacement par la marée des thalles de Fucales situés à proximité des quadrats échantillonnés mais dont les pieds se trouvent en dehors des quadrats, peut en effet constituer un « biais » dans la prise de mesure en taux de recouvrement. Les thalles sont en effet susceptibles de recouvrir les quadrats échantillonnés lors d'une marée basse donnée puis de se trouver complètement à l'extérieur à la marée suivante.

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Press »

a) 80 steps



b) 40 steps



c) 10 steps

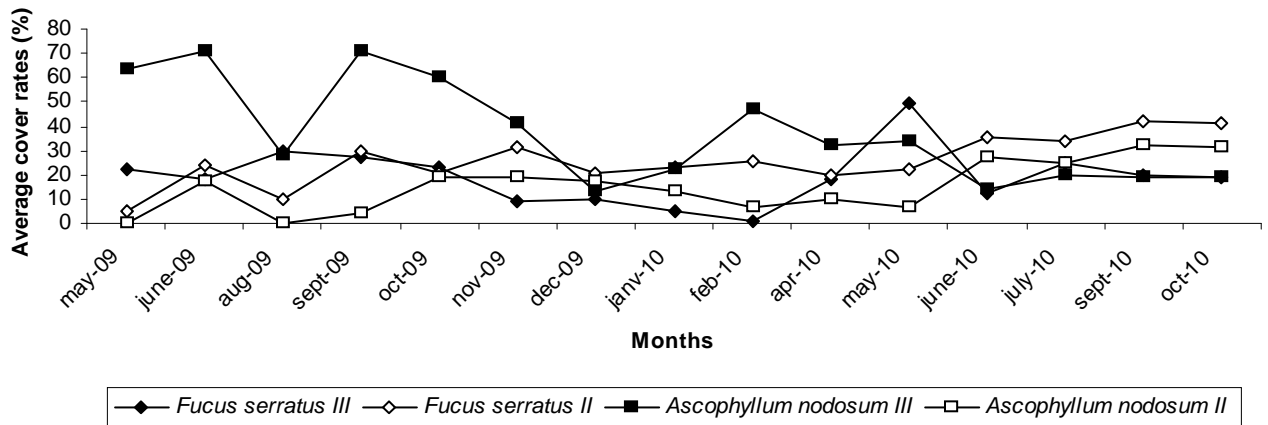


Fig.10. Average cover rates (%) of *Fucus serratus* and *Ascophyllum nodosum* with stratum III & II, during 18 months and under a “press” trampling of a) 80 steps, b) 40 steps and c) 10 steps.

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Press »

Il s'agit dans ce cas de *variations d'ordre naturel*, bien visibles d'ailleurs au niveau du transect témoin. Sur ce transect en effet (Fig.11), les taux de recouvrement moyens en *Ascophyllum nodosum* de strates II et III varient beaucoup d'un mois à l'autre. Notons néanmoins qu'ils se maintiennent autour d'une moyenne de 65% pour les individus de strate III et de 3% pour les individus de strate II. Sur ce transect témoin en revanche, les individus de strate II en *Fucus serratus* sont mieux représentés que les individus de strate III (5% de recouvrement moyen pour la strate III contre 23% en moyenne pour la strate II).

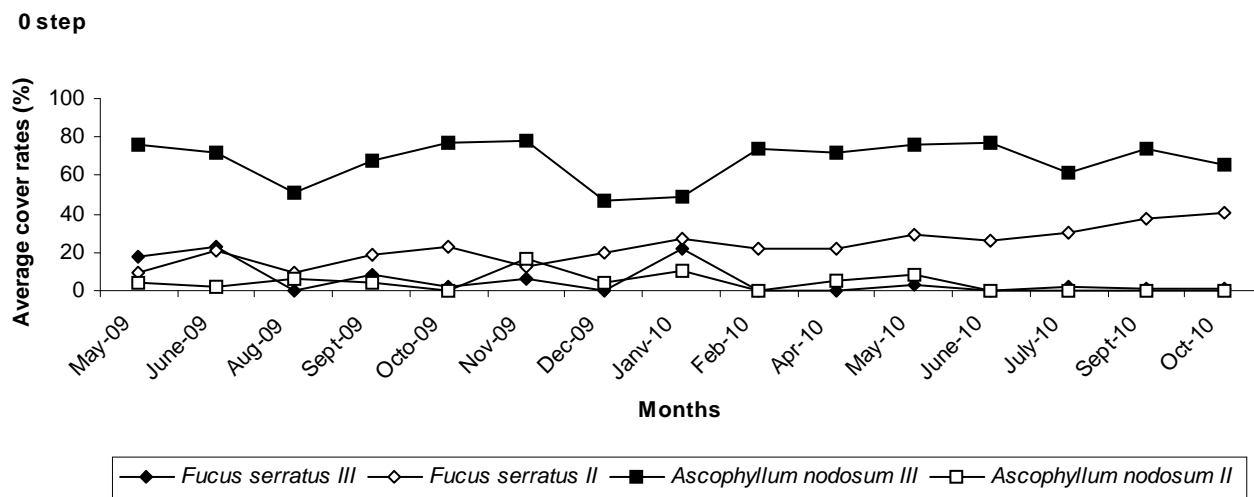


Fig.11. Average cover rates (%) of *Fucus serratus* and *Ascophyllum nodosum* with stratum III & II, during 18 months and under a “press” trampling for control with 0 step.

Alors que la tendance à l’augmentation de la strate II en *Fucus serratus* est également bien observée sur le transect i40 (passage de 6% en mai 2009 à 27% en octobre 2010, fig. 10b), la régression en individus de strate III est beaucoup moins nette, masquée par les variations naturelles évoquées précédemment. Rappelons aussi que ce transect est celui qui présente le plus d’individus en *Fucus serratus* dans ses réplicats mais aussi autour de ces réplicats par rapport aux trois autres transects. La régression de la strate III d’*Ascophyllum nodosum* au profit d’une augmentation de la strate II est en revanche bien observée avec des taux de recouvrements moyens qui passent de 55% à 32% pour la strate III et de 0% à 15% pour la strate II entre mai 2009 et octobre 2010.

Par rapport au transect i80 soumis à une plus forte intensité de piétinement, nous notons que les évolutions des taux de recouvrement pour cette dernière espèce démarrent **plus tardivement** : régression et augmentation d’*Ascophyllum nodosum* de strate III et II aux alentours du mois de **novembre 2009**. Toujours en comparaison avec le transect i80, nous remarquons que les strates II des deux espèces subissent une légère régression d’environ 3% uniquement à partir d’octobre 2010, soit à la fin de l’expérience.

Les évolutions de Fucales observées au niveau du transect le plus faiblement piétiné (Fig.10c) témoignent elles aussi d’une tendance à la régressions des strates III et à

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Press »

l'augmentation des strates II : passage de 63% à 18% pour *Ascophyllum nodosum* de strate III et de 0 % à 31% pour la strate II ; passage de 22% à 19% pour *Fucus serratus* de strate III et de 5% à 41% pour la strate II. Le démarrage de la régression en individus de strate III est difficile à repérer en raison des variations naturelles qui se surimposent, mais l'augmentation des strates II démarre globalement **en septembre 2009** pour les deux espèces, soit à peu près au moment où ces mêmes individus commencent à diminuer pour le transect i80. Par ailleurs, tout comme pour le transect i40, ils continuent leur augmentation jusqu'à la fin de l'expérience sans présenter de régression.

En résumé : *Qu'il soit appliqué selon une intensité de 80, 40 ou 10 pas, le piétinement de type « press » conduit irrémédiablement à la régression des individus de strate III et à l'augmentation des individus de strate II des espèces *Ascophyllum nodosum* et *Fucus serratus* présentes sur la zone rocheuse sélectionnée.*

Un décalage temporel est cependant observé dans ces évolutions d'un transect à l'autre et donc d'une intensité à l'autre. Il est bien visible notamment pour l'espèce *Ascophyllum nodosum* dont le taux de recouvrement moyen en strate III régresse rapidement sur i80 (dès juin 2009) et plus tardivement sur les deux autres transects (octobre 2009 pour i10 et novembre 2009 pour i40).

Par ailleurs, *seule l'intensité de 80 pas entraîne dans un second temps (en octobre 2009) une régression des strates II de *Fucus serratus* et *Ascophyllum nodosum** qui se poursuit ensuite jusqu'à la fin de l'expérience. Une légère diminution de ces individus est également observée au niveau du transect i40 en octobre 2010, mais l'expérience étant ensuite interrompue, il est difficile de savoir si elle résulte d'un impact du piétinement ou plutôt d'un « biais naturel ».

Les évolutions de recouvrement observées au niveau des différentes courbes nous conduisent en effet à penser que des *variations d'ordre naturel se surimposent à l'impact du piétinement*. L'une d'entre elle concerne les longs thalles de Fucales extérieurs aux quadrats échantillonnés qui n'occupent pas toujours la même position d'une marée basse à l'autre. S'ils peuvent recouvrir les quadrats suivis à un moment donné, ils sont aussi susceptibles de se trouver à l'extérieur de ces derniers à la marée suivante. Enfin nous pouvons noter que la « microvariabilité spatiale » naturelle observée d'un transect à l'autre au niveau des ACP se retrouve à travers les taux de recouvrement moyens mesurés en début d'expérience.

b) Algues rouges de strate II

Après nous être intéressés aux variations de recouvrements en Fucales sous l'effet d'un piétinement de type « press », attachons nous à l'évolution des algues rouges de strate II *Caulacanthus ustulatus*, *Mastocarpus stellatus* et *Vertebrata lanosa* (Fig.12 et 13). Les espèces *Lomentaria articulata*, *Chondrus crispus* et *Osmundea pinnatifida* n'apparaissent pas

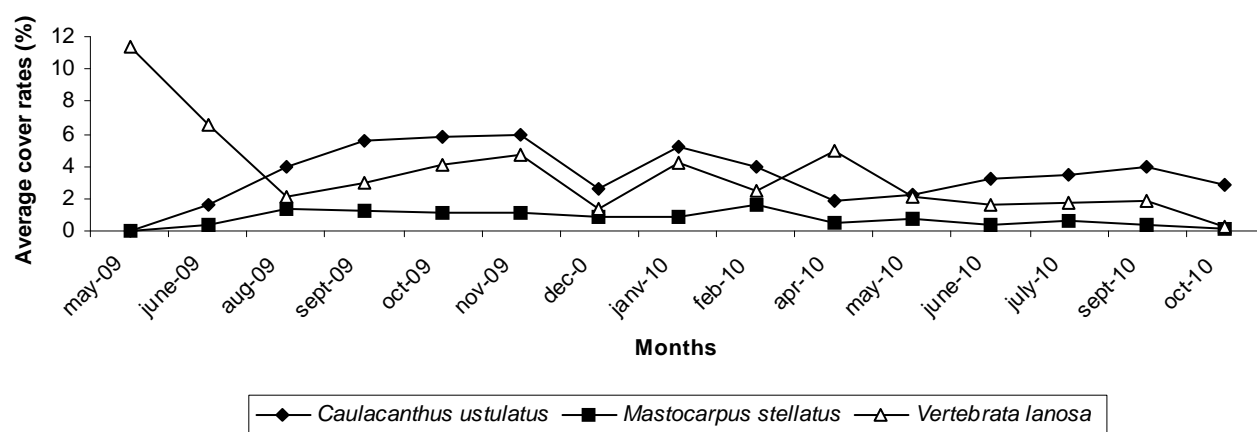
Partie II – Résultats : Piétinement de type « Press »

sur les différents histogrammes en raison de leur très faible représentativité au cours de l'expérience.

En mai 2009, l'espèce la mieux représentée sur chacun des transects est *Vertebrata lanosa*. Associée aux forts taux de recouvrement en *Ascophyllum nodosum*, son taux de recouvrement moyen peut atteindre une valeur de 18% au démarrage de l'expérience. A ce moment-là les espèces *Caulacanthus ustulatus* et *Mastocarpus stellatus* ne dépassent pas 5% de recouvrement en moyenne.

Un second constat concerne l'espèce *Caulacanthus ustulatus* qui semble se développer préférentiellement en saison estivale comme le montrent les augmentations de recouvrements constatées pour les 4 zones de transects au printemps-été 2009 puis 2010. Cette algue rouge relativement opportuniste, tend aussi à coloniser l'espace lorsque des zones de roche nue apparaissent.

a) 80 steps



b) 40 steps

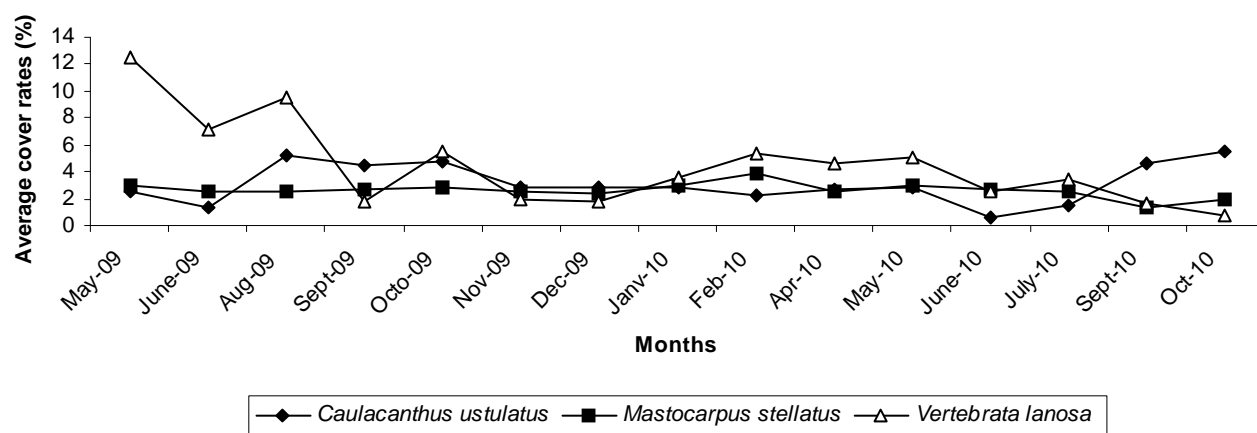
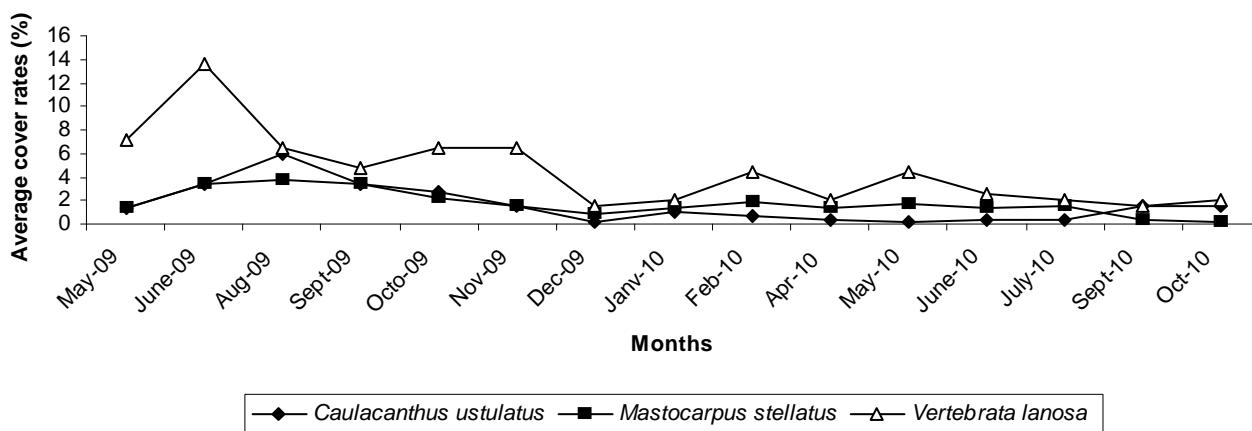


Fig.12. Average cover rates (%) of red algae with stratum II: *Caulacanthus ustulatus*, erect *Mastocarpus stellatus* and *Vertebrata lanosa*, during 18 months and under a "press" trampling of a) 80 steps and b) 40 steps.

a) 10 steps



b) 0 step

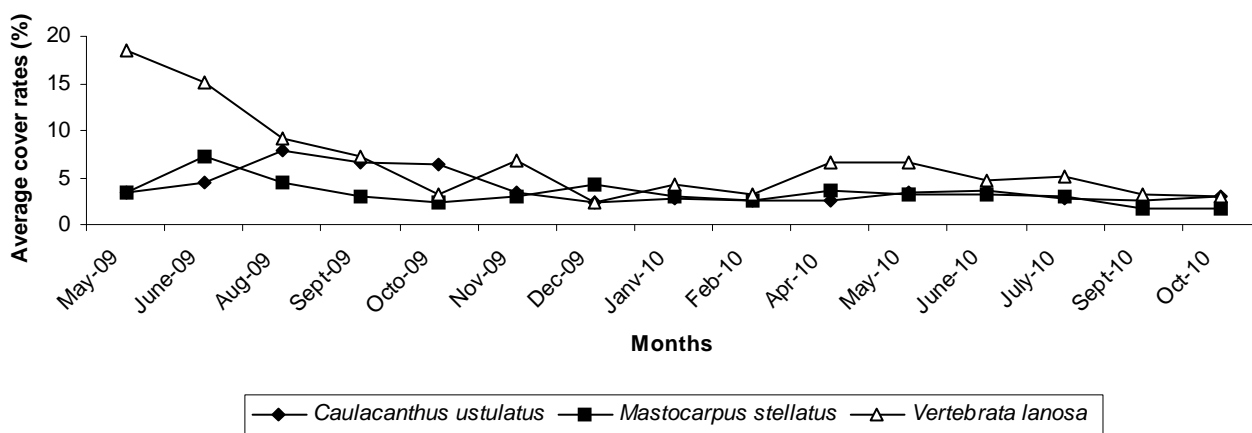


Fig.13. Average cover rates (%) of red algae with stratum II: *Caulacanthus ustulatus*, erect *Mastocarpus stellatus* and *Vertebrata lanosa*, during 18 months and under a “press” trampling of a) 10 steps and b) for control with 0 step.

Les taux de recouvrement moyens de l'espèce augmentent en effet considérablement sur les zones de transect i80 et i40, partant de zéro sur i80 et de 2,5% sur i40 pour atteindre 6% de recouvrement en novembre 2009 sur i80 et 5% en août jusqu'en octobre 2009 sur i40. Un piétinement intensif semble donc **accentuer et prolonger le développement** de *Caulacanthus ustulatus*.

Globalement, les taux de recouvrement moyens en *Mastocarpus stellatus* **restent stables** au cours des 18 mois de suivis, notamment sur i40 et le transect témoin où seules quelques petites variations sont observées. Sur i80 et i10 une petite augmentation du recouvrement est néanmoins observée dans les premiers mois de piétinement (de mai à août 2009 dans les deux cas), suivie d'une diminution jusqu'à la fin de l'expérience.

En résumé : *Les variations des taux de recouvrement moyens en algues rouges de strate II liées au piétinement concernent principalement les transects soumis aux intensités de pas les plus élevées.* Des passages répétés de 80 ou 40 pas accentuent notamment la régression naturelle de l'algue *Vertebrata lanosa*, qui, rappelons le, correspond à l'algue épiphyte de la Fucale *Ascophyllum nodosum*. L'augmentation du recouvrement en *Caulacanthus ustulatus* qui semble favorisée au printemps et en été (variations saisonnières sur tous les transects) est accentuée et prolongée jusqu'en automne sous ces intensités de piétinement élevées. Enfin, les premiers mois de piétinement provoquent l'augmentation du recouvrement en *Mastocarpus stellatus* sur i80 et i10, puis une diminution à mesure que le piétinement se poursuit.

c) Algues vertes de strate II

Concernant les algues vertes de strate II (Fig.14 et 15), un premier constat concerne bien sûr les variations saisonnières de l'algue verte opportuniste *Enteromorpha* sp. qui se développe préférentiellement à la **saison estivale**. Naturellement contrôlée par la température, l'ensoleillement ou encore l'apport de nutriments organiques, la croissance de l'espèce peut aussi être accentuée par **l'apparition de zones de roche nue** qu'elle colonisera très rapidement. Alors que le transect témoin qui ne subit pas de piétinement montre un pic de recouvrement en *Enteromorpha* sp. plus élevé en juin 2009 (12%) qu'en juin 2010 (4%), le transect le plus piétiné quant à lui présente une tendance inverse avec un pic de recouvrement de 10% en août 2009 contre un **recouvrement maximum de 25%** en juillet 2010. Deux pics d'*Enteromorpha* sp. équivalents (13% environ) apparaissent d'une année à l'autre sur le transect i40 ; quant aux variations de recouvrement de cette même espèce sur le transect i10, elles se rapprochent de celles observées au niveau du transect témoin avec un premier pic de recouvrement relativement élevé en juin 2009 (11%) et un second pic moins élevé en juin 2010 (6% de recouvrement).

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Press »

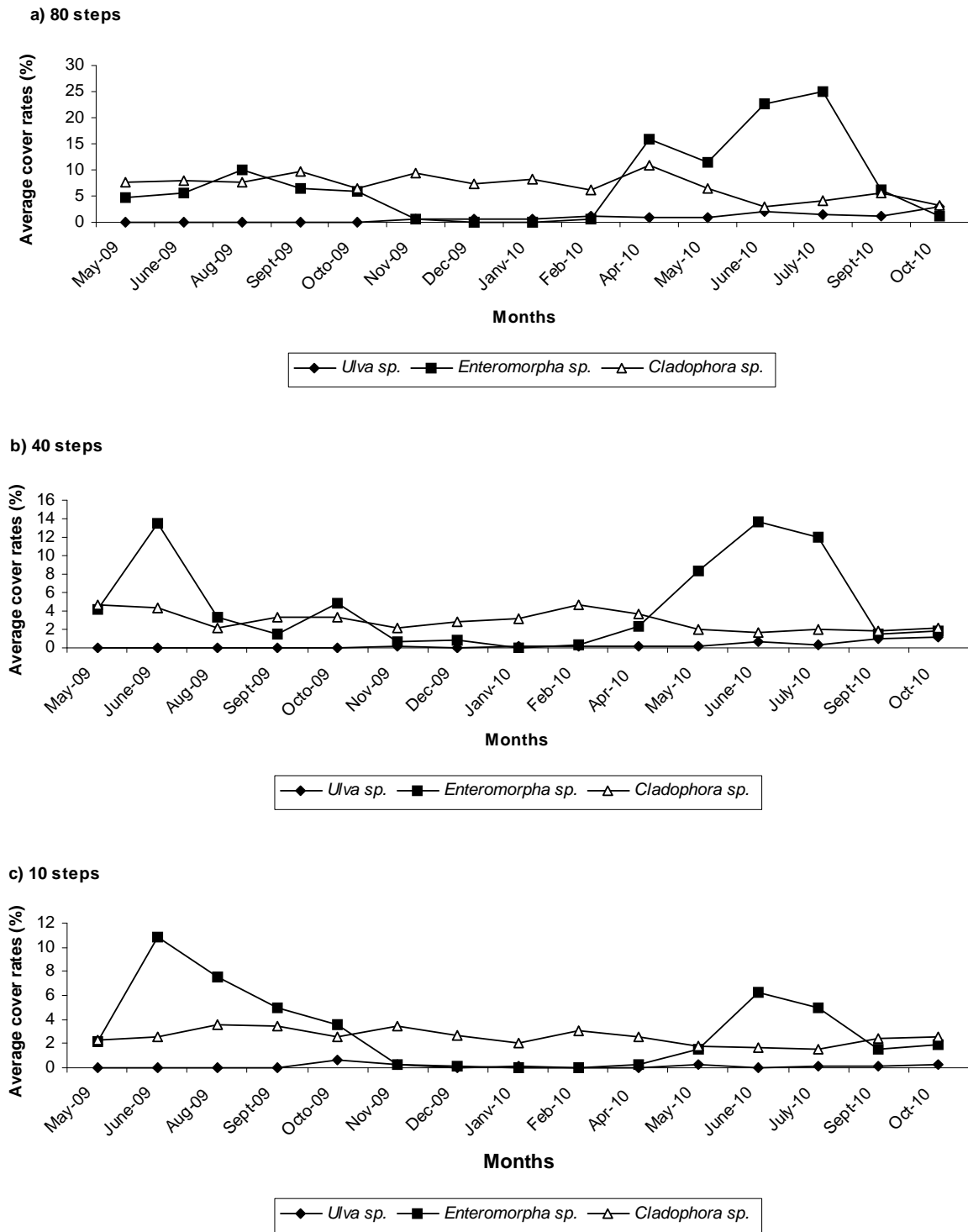


Fig.14. Average cover rates (%) of green algae with stratum II: *Ulva* sp., *Enteromorpha* sp. and *Cladophora* sp., during 18 months and under a “press” trampling of a) 80 steps, b) 40 steps and c) 10 steps.

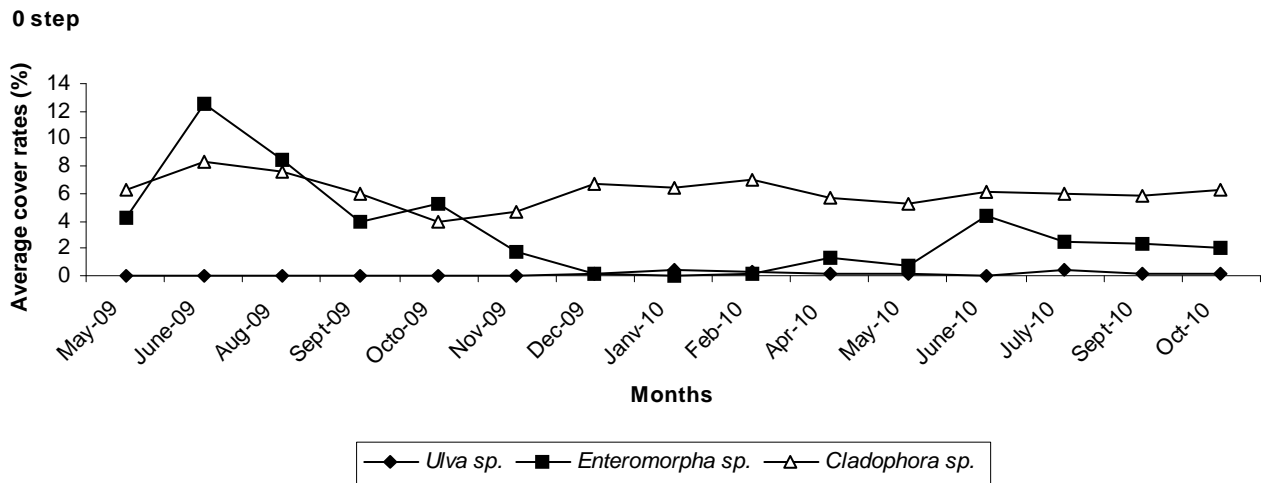


Fig.15. Average cover rates (%) of green algae with stratum II: *Ulva* sp., *Enteromorpha* sp. and *Cladophora* sp., during 18 months and for control with 0 step.

En résumé : Ces résultats permettent d'avancer que *plus l'intensité de piétinement exercée* sur une zone rocheuse *est forte*, plus la colonisation de l'espace par les algues vertes opportunistes de type *Enteromorpha* sp. est *favorisée*, et plus *l'augmentation naturelle de recouvrement* observée pour cette espèce au cours de la saison estivale *est accentuée*. L'espèce *Ulva* sp. qui appartient à la même catégorie d'algues vertes opportunistes présente en revanche des taux de recouvrement très faibles et qui varient peu au cours du temps. L'espèce *Cladophora* sp. qui n'est pas opportuniste présente un taux de recouvrement relativement stable au niveau du transect témoin. Elle semble en revanche réagir à l'impact du piétinement en montrant de *petites phases de recolonisation entre deux épisodes de piétinement*, particulièrement lorsque l'intervalle de temps entre ces épisodes est de deux mois : aucun piétinement n'a pu avoir lieu au mois de mars 2010 et nous constatons une forte augmentation du taux de recouvrement en *Cladophora* sp. entre février et avril 2010 notamment au niveau du transect i80. Ces augmentations sont toujours suivies de nouvelles régressions, résultant très probablement de l'impact du piétinement que l'espèce subit.

d) Algues rouges de strate I

Cette catégorie d'espèces est située sous les strates algales supérieures de Fucales puis d'algues rouges et vertes de strate II. Directement accolées à la roche, les espèces observées sont ici *Lithophyllum incrustans*, *Mastocarpus stellatus* sous sa forme encroûtante et *Hildenbrandia rubra*.

Tous les transects sont concernés par une diminution du taux de recouvrement en *Lithophyllum incrustans* au cours des 18 mois de suivis (Fig.16 et 17). Cette régression en

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Press »

partie d'origine *naturelle*, est à nouveau plus forte et plus rapide au niveau du transect le plus piétiné (Fig.16a). Un passage de 28 à 8% de recouvrement entre mai 2009 et août 2009 est constaté sur ce transect. Par ailleurs la régression de cette espèce semble réellement débuter en février 2010 sur le transect i10 (Fig.17a).

A partir de novembre 2009, *Lithophyllum incrustans* présente une phase de recolonisation sur i80 et i40. Une légère augmentation est également constatée sur i0 mais beaucoup moins forte que sur les deux transects précédents. Cette phase de recolonisation est très rapidement suivie d'une nouvelle régression à partir de janvier-février 2010 pour chacun des transects, régression d'autant plus forte et rapide que l'intensité de piétinement exercée est élevée. C'est aussi en novembre 2009 que le taux de recouvrement moyen en *Mastocarpus stellatus* encroûtant augmente sur les quatre transects considérés, augmentation suivie quelques mois plus tard, en février-mars 2010, d'une nouvelle régression.

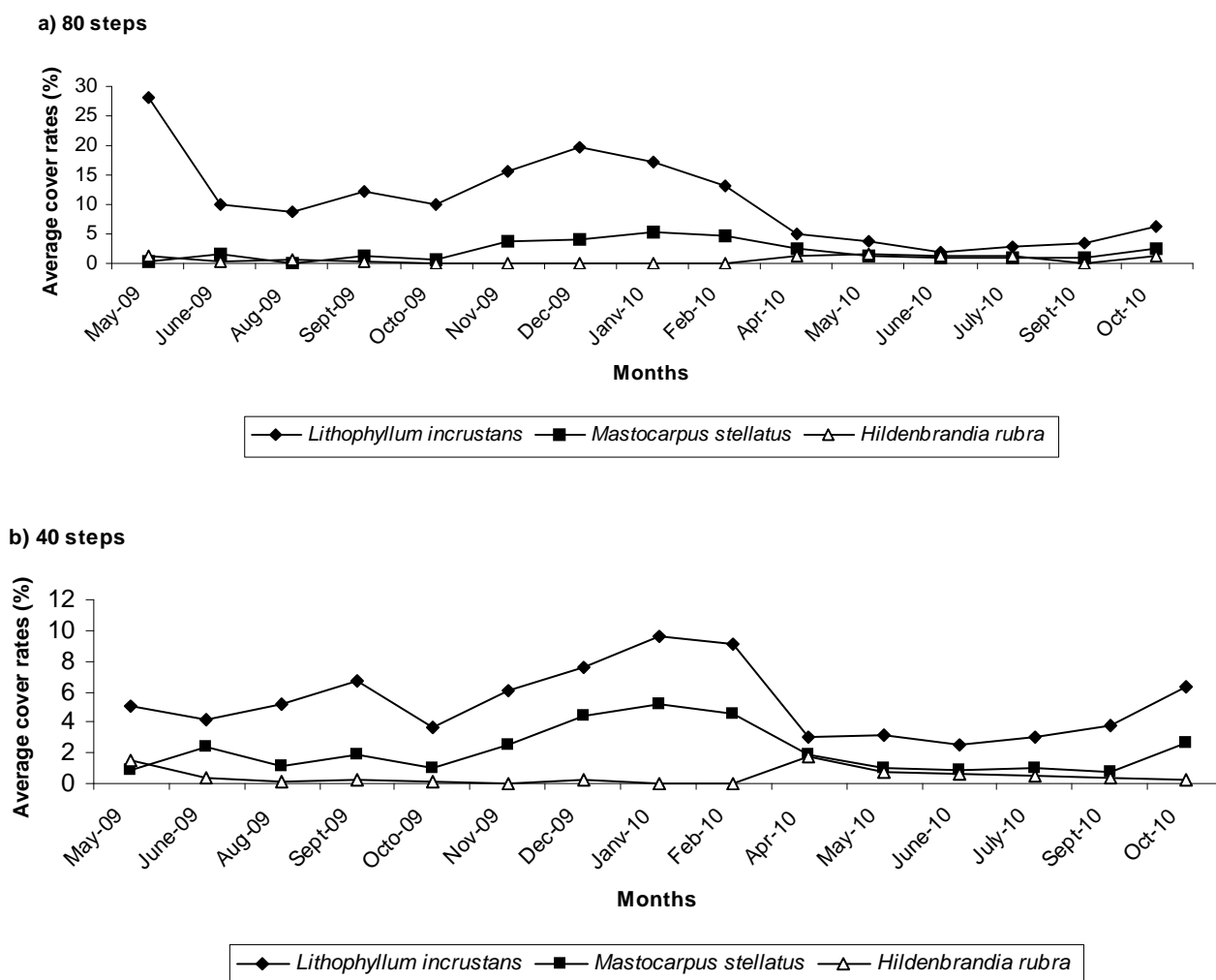
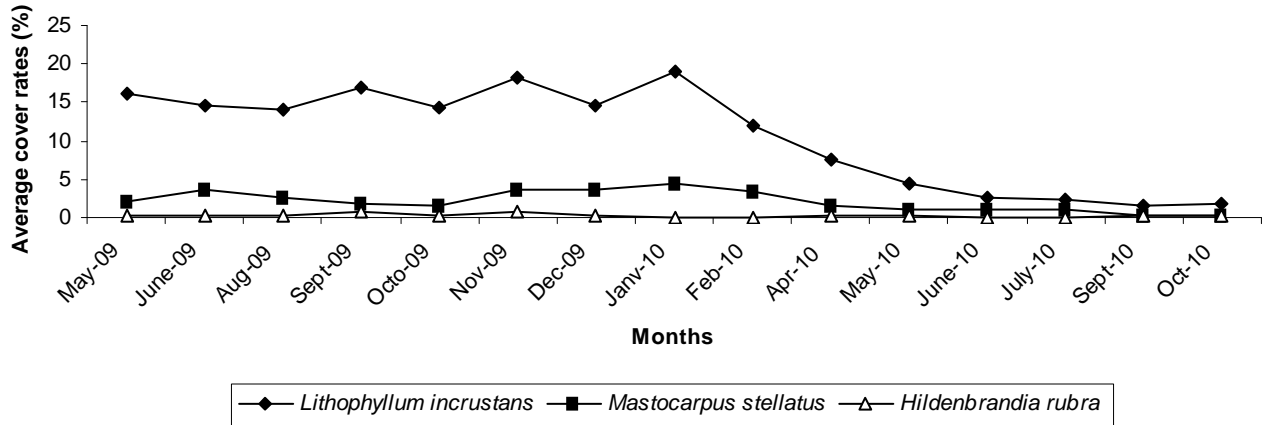


Fig.16. Average cover rates (%) of red algae with stratum I: *Lithophyllum incrustans*, encrusting *Mastocarpus stellatus* and *Hildenbrandia rubra*., during 18 months and under a “press” trampling of a) 80 steps and b) 40 steps.

a) 10 steps



b) 0 steps

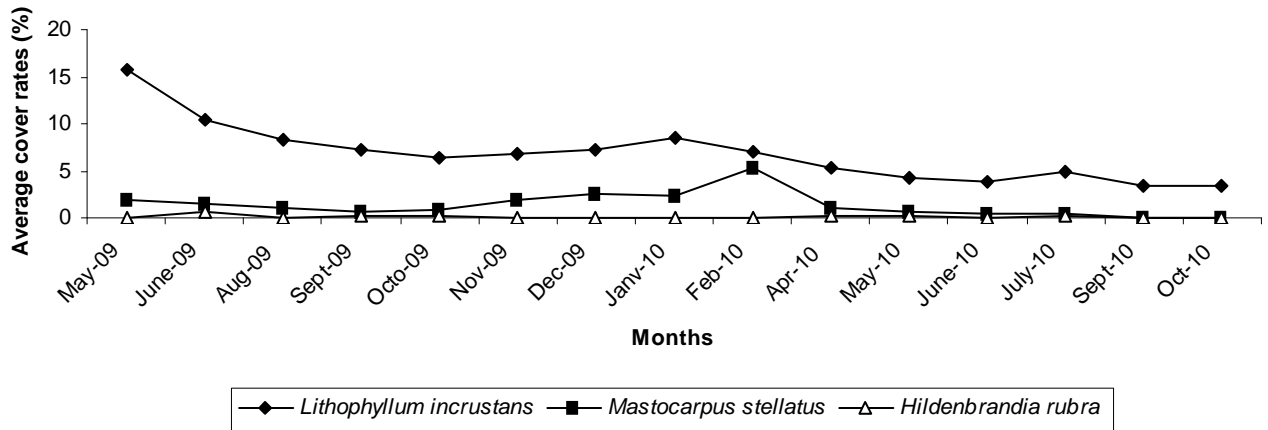


Fig.17. Average cover rates (%) of red algae with stratum I: *Lithophyllum incrustans*, encrusting *Mastocarpus stellatus* and *Hildenbrandia rubra*., during 18 months and under a “press” trampling of a) 10 steps and b) for control with 0 step.

Alors que sur i10 et i0 les recouvrements en *Lithophyllum incrustans* et en *Mastocarpus stellatus* régressent ensuite jusqu’à la fin de l’expérience, une nouvelle phase de recolonisation est constatée pour les deux espèces sur i80 et i40 : à partir de juillet 2010 pour *Lithophyllum incrustans* et en septembre 2010 pour *Mastocarpus stellatus*.

Ces deux transects (i80 et i40) montrent également une petite augmentation du taux de recouvrement moyen en *Hildenbrandia rubra* à partir de mars 2010, augmentation qui peut être mise en parallèle avec les régressions de *Lithophyllum incrustans* et *Mastocarpus stellatus* qui ont lieu au même moment. Dès que les recouvrements de ces deux espèces cessent de diminuer et augmentent de nouveau, le recouvrement en *Hildenbrandia rubra* cesse d’augmenter et diminue de nouveau.

En résumé : A la vue des résultats, il est de nouveau possible d'avancer que les régressions naturelles observées au niveau du transect témoin *sont renforcées sous l'impact du piétinement lorsque ce dernier est intensif*. Si les variations de recouvrement en algues encroûtantes observées sur le transect i10 suivent globalement celles du transect témoin, *des différences peuvent être relevées sur i40 et i80*.

Le *Lithophyllum incrustans* qui diminue fortement dans les premiers mois de piétinement, présente en effet une phase de recolonisation à partir de novembre 2009, soit six mois après le démarrage de l'expérience. Au même moment *Mastocarpus stellatus* montre lui aussi un taux de recouvrement qui augmente, mais cette augmentation est observée *sur l'ensemble des transects*. Alors que la colonisation de l'espace par les algues encroûtantes sur les transects i40 et i80 peut être mise en relation avec les régressions de Fucales qui libèrent de l'espace, l'augmentation du recouvrement en *Mastocarpus stellatus* sur le transect témoin et le transect i10 peut résulter de la diminution du *Lithophyllum incrustans* qui se poursuit. En posant cette hypothèse nous sous-entendons qu'une relation de *compétition pour l'espace* existe entre les deux espèces.

Alors qu'une nouvelle régression de ces deux espèces est ensuite observée à partir de février-mars 2010 sur les transects i40 et i80, conséquence probable de l'impact du piétinement qui se poursuit, une augmentation de l'algue *Hildenbrandia rubra* est constatée en parallèle. Elle cesse dès que les recouvrements en *Lithophyllum incrustans* et *Mastocarpus stellatus* augmentent de nouveau au cours d'une ultime phase de recolonisation. A nouveau la *question de compétition pour l'espace entre ces trois espèces* peut être évoquée.

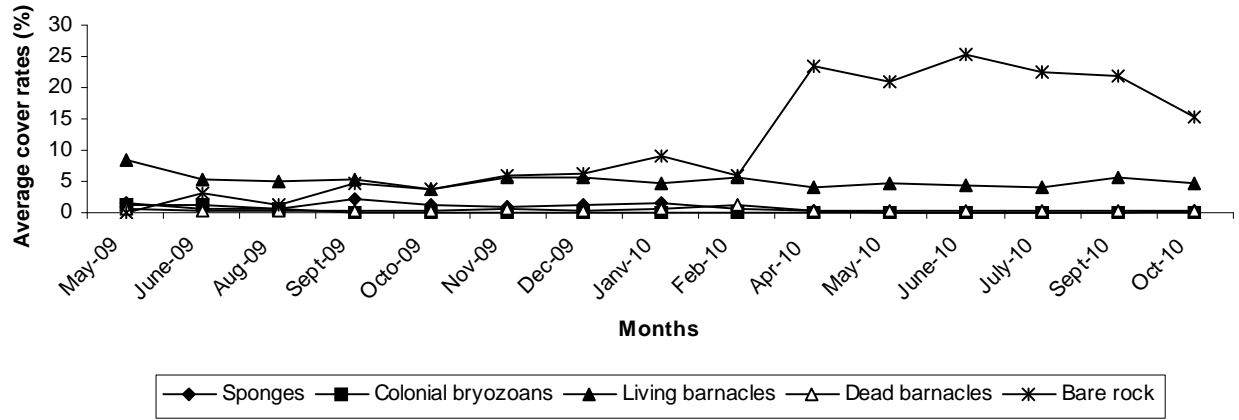
e) Faune coloniale et fixée et pourcentage de roche nue

La cinquième série de courbes d'évolution concerne les recouvrements en faune coloniale, en balanes mortes et vivantes et les variations des taux de roche nue (Fig.18 et 19).

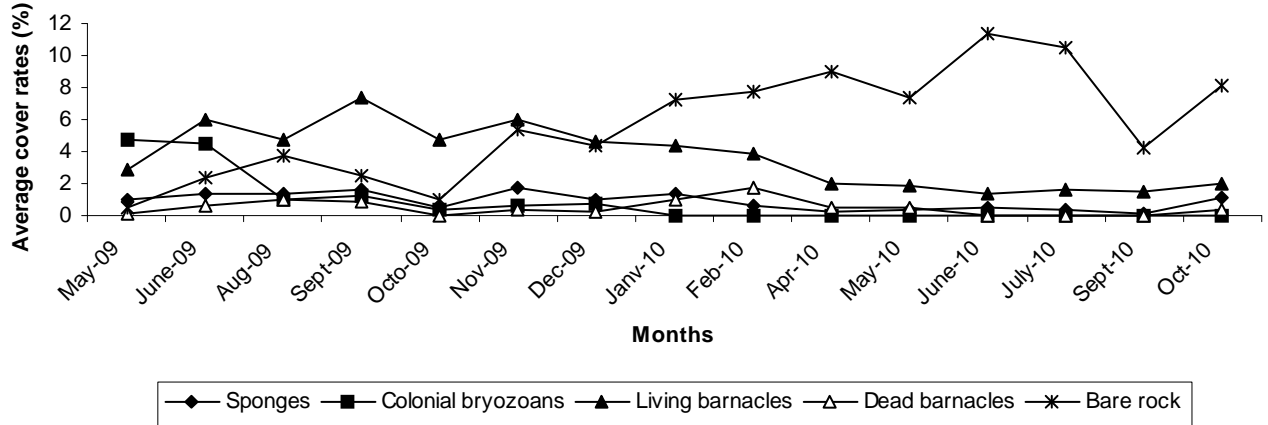
En mai 2009 les taux de recouvrement moyens en éponges et bryozoaires coloniaux sont relativement faibles sur l'ensemble des transects considérés, ne dépassant pas les 3% sur le transect i10 pour les éponges coloniales (Fig.19a), et 5% pour les bryozoaires coloniaux sur le transect i40 (Fig.18b). Le recouvrement moyen en balanes vivantes en revanche avoisine les 10% à l'exception du transect i40 pour lequel seulement 3% de recouvrement est observé (Fig.18b). La représentation des balanes mortes est minime à cette période (0,5% au maximum), de même que la part de roche nue qui ne dépasse pas les 3%.

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Press »

a) 80 steps



b) 40 steps



c) 10 steps

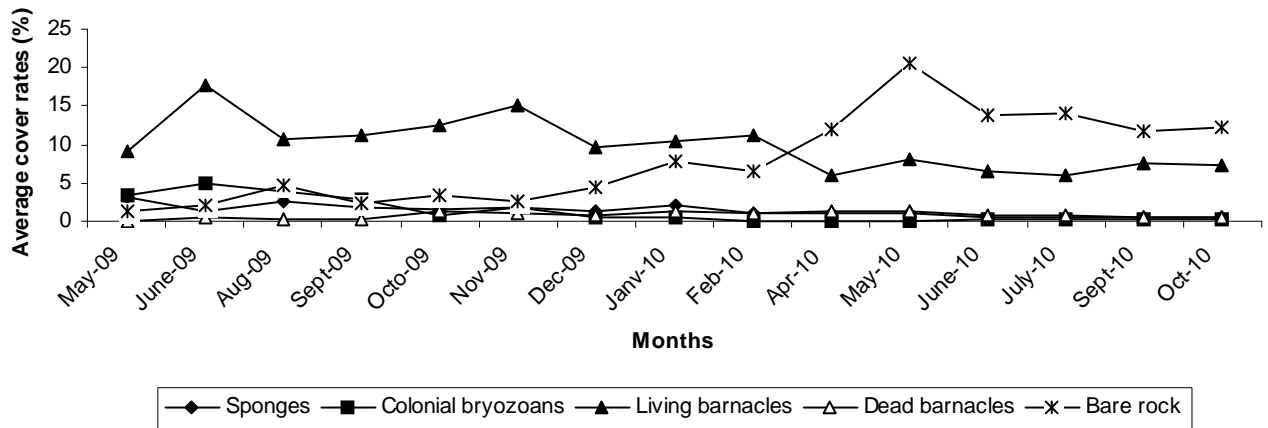


Fig.18. Average cover rates (%) of sponges, colonial bryozoans, living and dead barnacles, and bare rock, during 18 months and under a “press” trampling of a) 80 steps, b) 40 steps and c) 10 steps.

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Press »

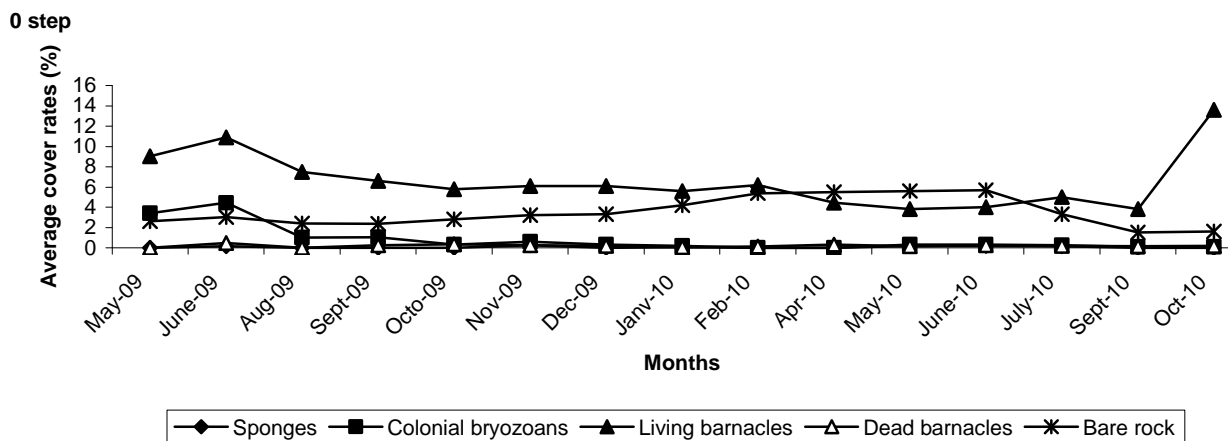


Fig.19. Average cover rates (%) of sponges, colonial bryozoans, living and dead barnacles, and bare rock, during 18 months for control transect with 0 step.

Une diminution progressive des recouvrements en éponges et bryozoaires coloniaux est observée sur les trois transects piétinés. Au bout de six mois de piétinement une disparition complète des bryozoaires coloniaux sur i80 et i40 est observée, il en est de même pour les éponges après un an de piétinement mais uniquement sur i80. Les balanes vivantes dont le recouvrement diminue de moitié en cinq mois de piétinement sur i80 (passage de 8 à 4%), présentent une régression plus tardive sur i40 (décembre 2009) et i10 (avril 2010). Leurs taux de recouvrement restent ensuite relativement stables.

Les taux de recouvrement en balanes mortes sont bien moins élevés que ceux en balanes vivantes en début d'expérience (0,5% sur i80 ou encore 0,2% sur i40) ; ils augmentent lorsque les recouvrements en balanes vivantes régressent puis diminuent à leur tour jusqu'à la fin de l'expérience sur chacun des transects piétinés. Notons cependant que le transect témoin présente lui aussi une régression du taux de recouvrement en balanes vivantes et en bryozoaires coloniaux.

Ces courbes d'évolution montrent également des *variations du taux de roche nue*. La mesure de ce paramètre est très intéressante pour comprendre les phénomènes d'apparition ou de recolonisation des espèces de macrofaune et macroalgues. Une forte augmentation du taux de roche nue est observée sur chacun des transects piétinés ; elle est d'ailleurs d'autant plus forte que l'intensité de piétinement exercée est élevée. Ainsi entre mai 2009 et juin 2010 ce taux passe de 0% à 25% sur la zone de transect i80, de 0,5% à 11% sur i40 et de 1% à 21% environ sur i10. Une augmentation *beaucoup plus faible et de plus courte durée* est également observée sur le transect témoin à partir d'octobre 2009 jusqu'à juin 2010 (passage de 2,6% à 5,7%).

A partir du mois de juin 2010 tous les transects présentent une diminution du taux de roche nue. Rappelons que les Entéromorphes affichent à ce moment-là un fort taux de

croissance (l'arrivée d'une nouvelle période estivale favorise leur développement) et qu'elles colonisent préférentiellement les zones de roche mises à nu. Il est donc possible que la régression du taux de roche nue constatée à partir de juin 2010 résulte *dans un premier temps et prioritairement d'une colonisation de l'espace par les algues opportunistes*, puis dans un second temps et pour les transects i40 et i80 uniquement, *d'une colonisation par les algues de strate I Lithophyllum incrustans, Hildenbrandia rubra et Mastocarpus stellatus* qui montraient une augmentation à cette même période pour ces deux transects.

Par ailleurs, cette tendance à l'augmentation sur l'ensemble des transects est parfois interrompue par quelques petites régressions ponctuelles, témoignant très certainement de *la colonisation de l'espace* qui se libère par certaines espèces algales, notamment les espèces opportunistes.

En résumé : Sur les zones piétinées, et quel que soit l'intensité de piétinement exercée (10, 40 ou 80 pas), *les taux de recouvrement en éponges et bryozoaires coloniaux*, seuls groupes représentés parmi la faune coloniale sur les quadrats permanents échantillonnés, *diminuent rapidement jusqu'à leur disparition sous l'intensité de piétinement la plus forte (i80)*. Il faut également noter l'existence d'une régression naturelle pour ces deux groupes, comme en témoignent les relevés effectués sur le transect témoin. Les taux de recouvrement en balanes vivantes diminuent eux aussi, très rapidement et fortement sur i80, et plus tardivement et progressivement sur i40 et i10. Quant aux balanes mortes initialement présentes dans de faibles proportions, elles augmentent dans un premier temps le plus souvent en parallèle des régressions de balanes vivantes, et diminuent dans un second temps avec la poursuite du piétinement.

La proportion de *roche nue ou « surface colonisable »*, *augmente de manière considérable sur les trois transects piétinés* durant la première année de suivi. Cette augmentation est *d'autant plus importante que l'intensité de piétinement exercée est élevée*. Cette proportion de surface colonisable qui augmente au cours du temps est aussi observée sur le transect témoin dans des proportions moindres et de façon plus ponctuelle. Nous pouvons donc avancer que le piétinement *favorise l'apparition de zones de roche nue* et qu'une interruption ponctuelle de l'augmentation du taux de roche nue s'explique le plus souvent par la colonisation de l'espace par une espèce d'algue ou de faune coloniale ou fixée.

f) *Faune mobile*

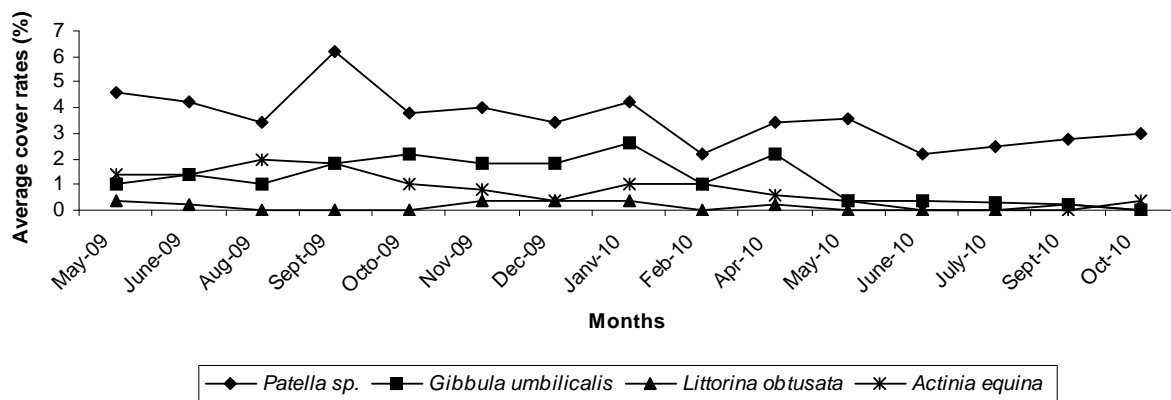
Concernant la faune mobile, les plus fortes variations de densités au cours du temps sont de nouveau observées sur le transect le plus piétiné i80 (Fig.20 et 21). Sur cette zone ce sont les quatre espèces les mieux représentées en début d'expérience qui vont subir les diminutions de densités les plus élevées. Ainsi les nombres d'individus moyens en *Patella* sp., *Gibbula umbilicalis*, *Littorina obtusata* ou *L.fabalis* et *Actinia equina* respectivement égaux à 4, 1, 0,4 et 1,4 en mai 2009 (Fig.20a), vont progressivement diminuer pour atteindre en octobre 2010

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Press »

les valeurs moyennes suivantes : 3, 0, 0 et 0,4, avec une absence totale d'individus pour *Gibbula umbilicalis* et *Littorina obtusata* ou *L.fabalis*.

Une diminution du nombre moyen d'individus par espèce est également observée pour *Gibbula umbilicalis*, *Littorina obtusata* ou *L.fabalis* et *Actinia equina* lorsque l'intensité de piétinement est égale à 40 pas (Fig.20b). Contrairement aux observations relevées sur le transect i80, les patelles échappent à l'impact du piétinement et les espèces *Gibbula umbilicalis* et *Littorina obtusata* ou *L.fabalis* sont toujours bien présentes sur les quadrats permanents en fin d'expérience.

a) 80 steps



b) 40 steps

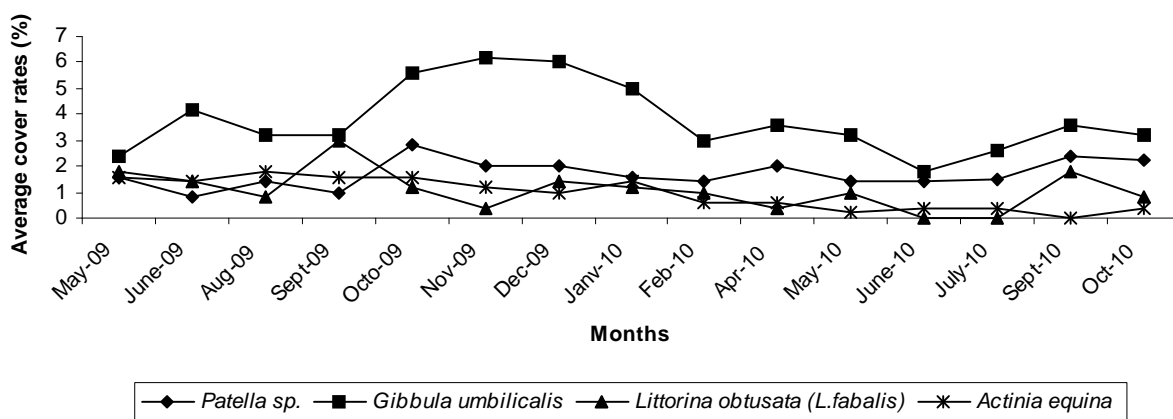
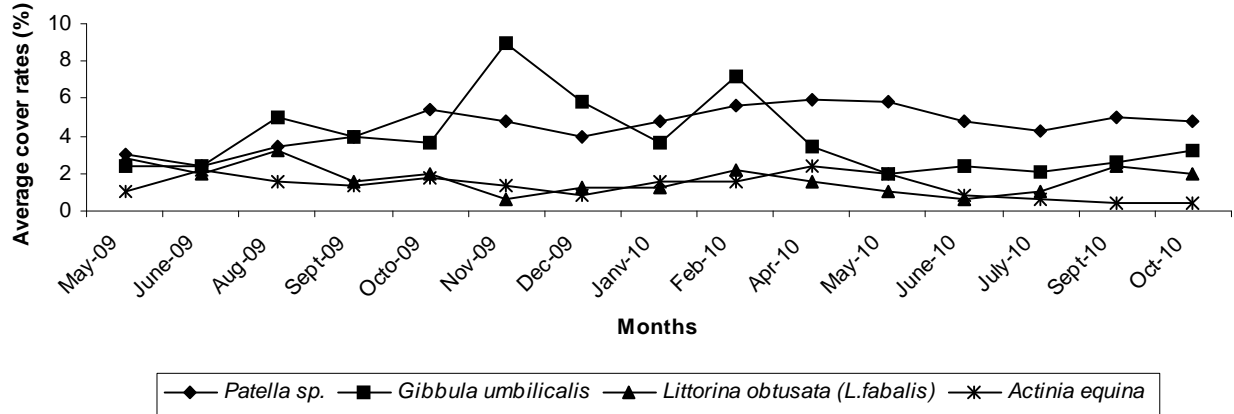


Fig.20. Average densities (number of individuals per species) of mobile fauna: *Patella* sp., *Gibbula umbilicalis*, *Littorina obtusata* or *L.fabalis* and *Actinia equina*, during 18 months and under a “press” trampling of a) 80 steps and b) 40 steps.

a) 10 steps



b) 0 step

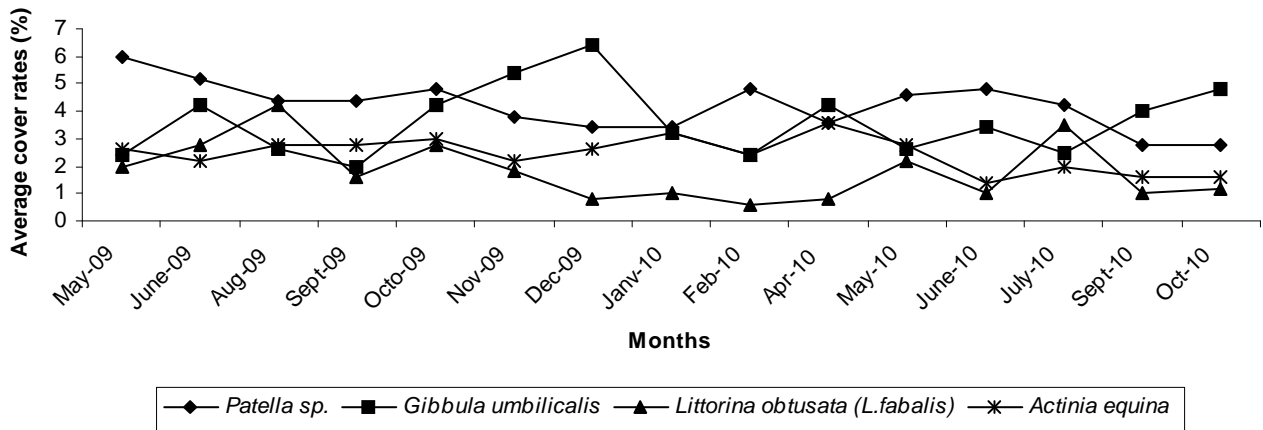


Fig.21. Average densities (number of individuals per species) of mobile fauna: *Patella* sp., *Gibbula umbilicalis*, *Littorina obtusata* or *L.fabalis* and *Actinia equina*, during 18 months and under a “press” trampling of a) 10 steps and b) for control with 0 step.

Le transect i10 quant à lui (Fig.21a), présente des variations de densités qui semblent davantage d’origine naturelle que provoquées par le piétinement : les diminutions de densités progressives observées sur les transects i80 et i40 font place à des augmentations et diminutions successives. A l’exception de l’espèce *Actinia equina* qui passe d’une densité égale à 1 en mai 2009 à une densité égale à 0,4 en octobre 2010, aucune disparition ni même régression de densité n’est observée en fin d’expérience pour les autres espèces.

Le transect témoin présente ces mêmes variations de densités très irrégulières, correspondant soit à des augmentations, soit à des diminutions selon les périodes d’observation et les espèces considérées. Sur cette zone qui n’est pas soumise au piétinement, les variations de densités ne peuvent être que d’origine naturelle et il est possible de les différencier de la tendance à la régression observée pour les espèces *Patella* sp., *Gibbula*

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Press »

umbilicalis, *Littorina obtusata* ou *L.fabalis* et *Actinia equina* sur les transects les plus piétinés i40 et i80.

En résumé : Les individus des espèces *Gibbula umbilicalis*, *Littorina obtusata* ou *L.fabalis* et *Actinia equina* bien représentés dans les quadrats permanents au moment de l'échantillonnage de mai 2009, *vont progressivement diminuer en densités sous des intensités de piétinement de 40 et 80 pas*. Les *patelles sont elles aussi sensibles au passage répété de pas lorsque celui-ci est intensif* – i.e. 80 pas durant deux à trois jours consécutifs chaque mois –. Ces résultats en revanche, n'apparaissent pas pour le transect i10 qui présente des variations de densités plus similaires à celles du transect i0 pour lequel tout changement ne peut être que d'ordre naturel.

g) *Mytilus edulis*

Le relevé supplémentaire mené sur l'espèce *Mytilus edulis* concernant la solidité de son attachement au substrat est également repris à travers une dernière série de courbes d'évolution. Les densités moyennes des moules *dites « mobiles »* c'est-à-dire qu'il est possible de basculer facilement de gauche à droite et dont l'adhérence au substrat est peu élevée, ou à l'inverse *« bien fixées »*, y sont distinguées pour chaque transect permanent (Fig.22 et 23). Par ailleurs, rappelons que sur le site de Sainte-Anne les moules ne sont pas organisées en moulières, nos observations concernent ici des individus de *Mytilus edulis isolés*.

Très peu représentées au démarrage de l'expérience, les moules dites « mobiles » présentent un nombre d'individus moyen maximal de 0,6 sur le transect i80, une densité moyenne minimale de 0,2 sur le transect témoin, et n'apparaissent pas sur les zones de piétinement i10 et i40. En revanche, les moules dites « fixées » dominent avec plus de 18 individus par espèce en moyenne pour le transect i40, 6 individus environ pour les transects i80 et i10 et une densité moyenne de 3,6 pour i0.

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Press »

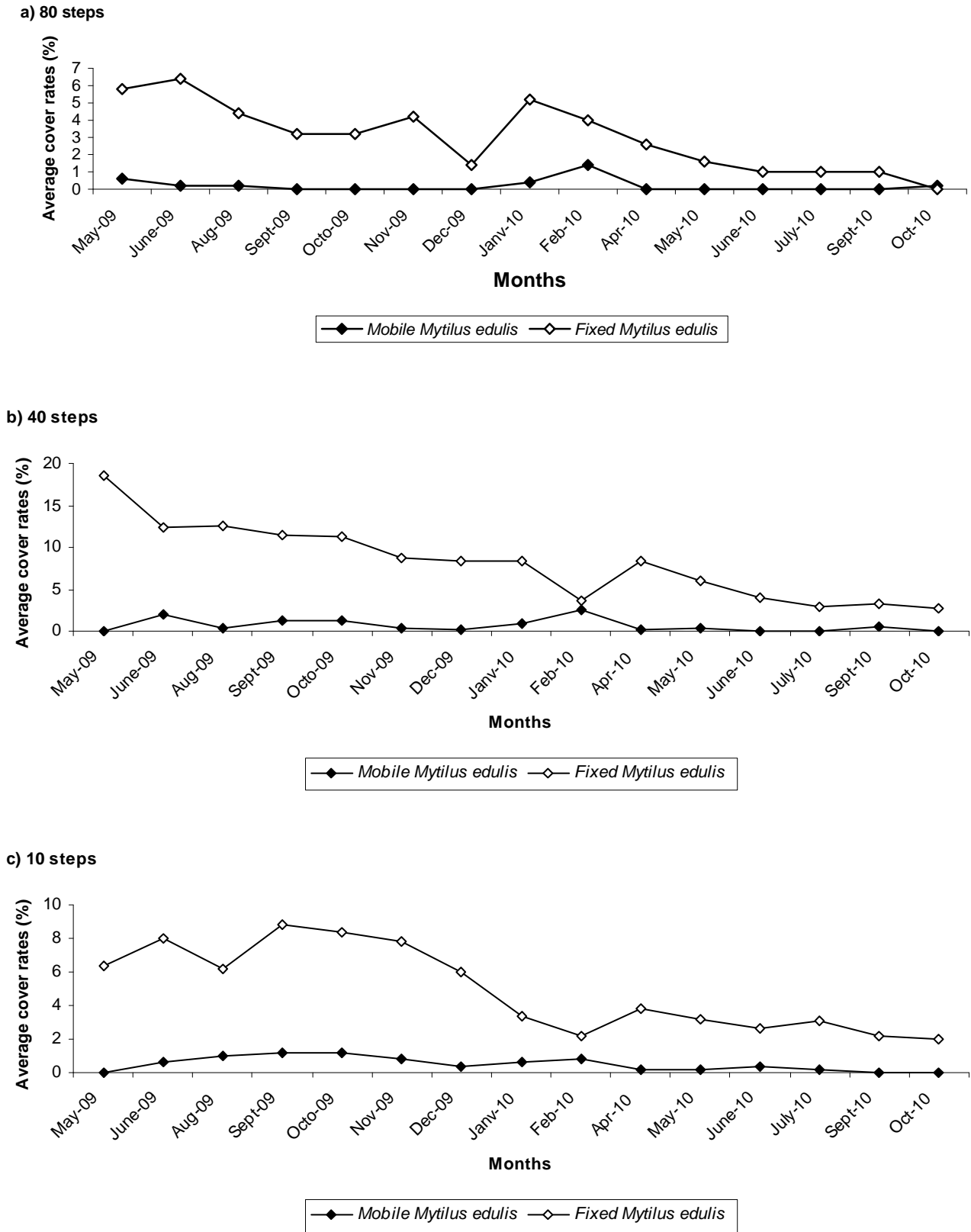


Fig.22. Average densities (number of individuals per species) of “mobile” and “fixed” *Mytilus edulis*, during 18 months and under a “press” trampling of a) 80 steps, b) 40 steps and c) 10 steps.

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Press »

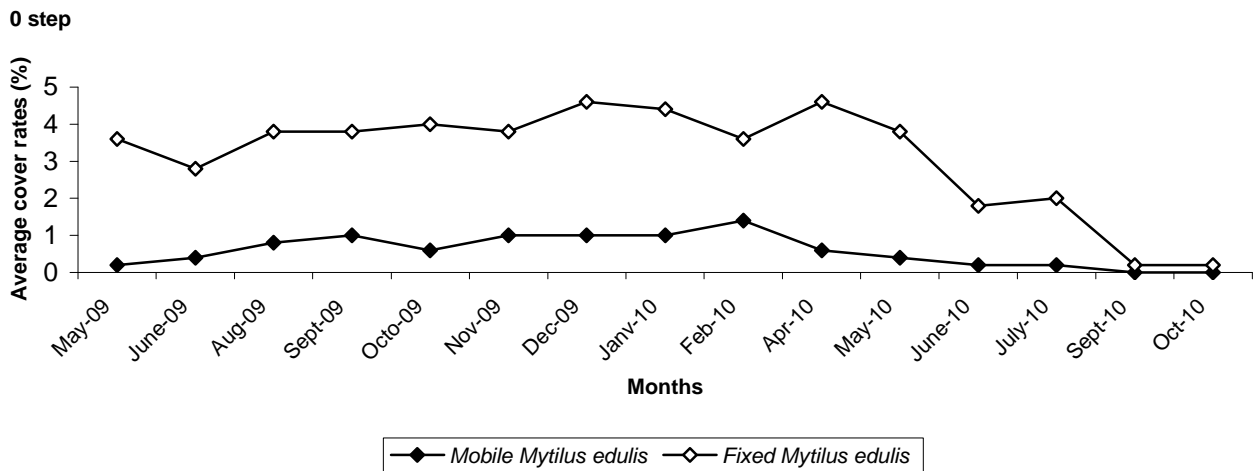


Fig.23. Average densities (number of individuals per species) of “mobile” and “fixed” *Mytilus edulis*, during 18 months and for control with 0 step.

Les trois transects piétinés montrent une régression progressive des densités de moules dites « fixées » au cours des 18 mois de suivi. Sur le transect i80, les moules dites « mobiles » diminuent également dans un premier temps jusqu’à disparition complète en août 2009. Elles réapparaissent ensuite ponctuellement dès lors que les densités en moules « fixées » diminuent, conséquence directe de la fragilisation progressive de leur adhérence au substrat sous l’effet du piétinement.

Les moules dites « mobiles » qui n’existaient pas sur les transects i10 et i40 en mai 2009 font une apparition au démarrage de l’expérience (conséquence des diminutions en moules « fixées »), puis évoluent de la même manière que sur le transect i80.

Il faut également noter que l’abondance de *Mytilus edulis* diminue progressivement sur la zone témoin malgré une absence de piétinement à ce niveau (Fig.23).

La fin de l’expérience en octobre 2010 et après 13 mois de piétinement est avant tout marquée par de fortes diminutions d’abondances des moules dites « fixées » : valeurs moyennes égales à 0 pour i80, 2,8 pour i40, 2 pour i10 mais également une diminution pour i0 avec seulement 0,2 individus. La disparition totale des moules dites « fixées » sur le transect i80 entraîne la réapparition des moules dites « mobiles » sur cette même zone (abondance moyenne de 0,2).

En résumé : Le piétinement entraîne également un *impact sur les individus de Mytilus edulis*. D'après les résultats et nos observations de terrain, nous pouvons avancer que les quelques moules dites « mobiles » présentes en début d'expérience sont rapidement arrachées, soit par écrasement et donc fragmentation des individus, soit par détachement direct et immédiat de la moule à son substrat. Il en est de même pour les moules dites « fixées » à la roche au démarrage de l'expérience, à la différence près que leur détachement sous l'impact du piétinement a lieu le plus *souvent de manière progressive*, par une fragilisation graduelle du byssus les faisant passer à un moment donné dans la catégorie des moules dites « mobiles », et rarement de manière immédiate.

2.1.5. Bilan des résultats obtenus à partir des données de densités et taux de recouvrement entre mai 2009 et octobre 2010

Les résultats obtenus à partir des données de densités et taux de recouvrement collectées sur les quatre zones de transect entre mai 2009 et octobre 2010 mettent en évidence *l'influence croisée de facteurs environnementaux* d'ordres abiotique (température, luminosité, apports de matière organique) ou biotique (compétition entre espèces pour la colonisation de l'espace ou les ressources trophiques), et *du piétinement* sur les variations de structure de la communauté et l'évolution des densités ou recouvrement de différentes espèces algales et animales au cours du temps.

Selon la pression de piétinement exercée et les espèces observées, les pertes ou augmentations de recouvrements et d'individus diffèrent. Ainsi, *certaines espèces ou groupes d'espèces ne vont répondre qu'aux intensités de pas les plus élevées* durant la période d'observation choisie pour cette expérience. Seule une intensité de 80 pas entraîne par exemple une régression des strates II en *Fucus serratus* et *Ascophyllum nodosum* après avoir entraîné une régression de leurs strates III. C'est aussi le cas des algues rouges de strate II *Vertebrata lanosa* et *Caulacanthus ustulatus* dont les variations naturelles (saisonniers notamment) sont favorisées et accentuées sous des intensités de piétinement élevées (i40 et i80).

D'autres espèces présentent des *variations de densités ou taux de recouvrement similaires* d'un transect à l'autre mais dans *des proportions moindres ou avec un décalage dans le temps selon l'intensité de piétinement exercée*. Ainsi l'apparition d'*Enteromorpha* sp. à certaines périodes du suivi ou encore l'augmentation du taux de roche nue qui constituent toutes deux des variations d'ordre naturel – i.e. variations retrouvées au niveau du transect témoin – sont d'une part favorisées par la pression de piétinement et d'autant plus fortes que l'intensité de cette perturbation est élevée.

Le décalage temporel observé d'un transect à l'autre concerne notamment les variations du taux de roche nue, celles de l'*Ascophyllum nodosum* de strates II et III ou encore

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Press »

l'évolution au cours du temps des balanes vivantes. Ces trois variables répondent en effet **plus rapidement** au passage répété de 80 pas. Ainsi lorsqu'une régression ou augmentation de densité ou recouvrement est observée au niveau du transect i80, les transects i10 et i40 n'en sont encore qu'au stade précédent.

L'ACP intergroupe qui utilise les données du transect i80 collectées sur la durée totale du suivi montre également que ce sont les **premiers mois de piétinement** qui contribuent aux **changements de structure les plus radicaux** à ce niveau-là.

Nos résultats sous-entendent également l'existence d'une **compétition pour l'espace** entre certaines espèces d'une même catégorie. C'est le cas notamment des algues encroûtantes avec une augmentation du recouvrement moyen en *Mastocarpus stellatus* sur les transects i10 et i0 lorsque l'abondance de *Lithophyllum incrustans* diminue, et l'apparition d'*Hildenbrandia rubra* sur les transects i40 et i80 lorsque les deux espèces précédentes régressent.

Les différences de densités ou recouvrement retrouvées d'un transect à l'autre en fin d'expérience sont toujours à mettre en rapport avec **les taux observés avant application du piétinement**. Pour certaines espèces ou groupes d'espèces en effet, si les taux de recouvrement ou nombres d'individus sont plus faibles sur le transect i80 que sur les autres transects piétinés en octobre 2010, ce n'est pas toujours parce que l'intensité de 80 pas est la plus forte et conduit par conséquent, aux pertes d'abondances les plus élevées. Cela peut également s'expliquer par des taux de recouvrement ou nombres d'individus moyens **bien plus faibles** sur le transect i80 que sur les autres transects *avant application du piétinement*. Ce cas de figure se retrouve notamment pour *Fucus serratus*, pour *Mastocarpus stellatus* sous sa forme dressée et pour les individus de *Mytilus edulis* dits « fixés » qui présentent des taux de recouvrement ou densités moyennes plus élevés au niveau du transect i40.

Les courbes d'évolution des **figures 10 à 23** qui concernent les transects piétinés i80, i40 et i10 permettent également l'observation de *courts épisodes de recolonisation* pour certaines espèces entre deux épisodes mensuels de piétinement. Cela concerne principalement : les algues encroûtantes *Lithophyllum incrustans*, *Mastocarpus stellatus* et *Hildenbrandia rubra*, les éponges, l'algue verte *Cladophora* sp. et les algues opportunistes *Enteromorpha* sp. et *Caulacanthus ustulatus*. Ces épisodes sont à mettre en relation avec une **augmentation de la surface colonisable** (taux de roche nue) qui résulte le plus souvent des **réductions de densités et recouvrements d'autres espèces** telles que les Fucales, les algues rouges de strate II ou encore les balanes, mais aussi avec les **variations saisonnières** qui influencent la croissance et le recrutement de certaines espèces, notamment des algues vertes opportunistes lors de la période estivale.

Ce premier point apporte un certain nombre d'informations quant aux variations de la structure de communauté et l'évolution des densités et taux de recouvrement sous différentes intensités de piétinement. Elles restent néanmoins insuffisantes pour déterminer les espèces

les plus sensibles au piétinement et nécessitent d'être complétées par l'analyse des pertes de biomasses.

2.2. Piétinement de type « press » : mesures de biomasses

Les mesures de biomasses sont effectuées en laboratoire dans un second temps et concernent : soit les dépôts collectés *avant piétinement* sur l'ensemble des quadrats piétinés, soit les fragments ou individus de faune et d'algues sectionnés ou détachés de leur support rocheux *après l'impact du passage*. Toutes les *valeurs de biomasse sont exprimées en grammes et en poids sec*. Par ailleurs, nous parlons « d'individus arrachés » lorsqu'un individu est détaché du support rocheux dans sa totalité, autrement dit, avec son crampon.

Parmi ces derniers se trouvent notamment des individus d'*Ascophyllum nodosum* et de *Fucus serratus*, deux espèces structurantes de la communauté observée. Après chaque épisode de piétinement, les individus de ces deux espèces arrachés sous l'impact des pas ont été dénombrés et les *densités cumulées totales* se rapportant à ces dénombrements calculées. Rappelons que pour le dénombrement des individus d'*Ascophyllum nodosum*, ce sont *les démarrages de stipes partant du « crampon collectif »* qui sont comptabilisés (Cf. **Matériel et Méthode**), un démarrage de stipe étant équivalent à *un pied d'un individu*.

Puisque les mesures de biomasses intègrent ces individus et donc leurs densités, nous avons décidé de leur consacrer un point dans cette partie.

Rappelons enfin que sur les 18 mois de suivi, 13 épisodes mensuels de piétinement ont eu lieu, les cinq mois manquants sont donc : juin 2009, juillet 2009, septembre 2009, mars 2010 et juillet 2010.

2.2.1. Comparaisons des biomasses moyennes totales obtenues sur chaque transect piétiné à partir des fragments ou individus de faune et d'algues collectés après chaque épisode de piétinement

Parmi les fragments d'algues et de faune collectés après chaque épisode de piétinement, il faut souligner l'absence de nombreuses espèces ou groupes d'espèces, pourtant initialement présents dans les quadrats échantillonnés ([Tableau 10](#)). Tous en effet, ne vont pas subir d'arrachement ou de fractionnement après les passages répétés de pas, y compris pour les intensités de piétinement les plus élevées.

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Press »

Table 10

Species or taxa concerned by measures of biomass (symbol +) and not concerned (symbol -).

Species or taxa	measured in biomass	Species or taxa	measured in biomass
<i>Fucus serratus</i>	+	<i>Patella</i> sp.	-
<i>Ascophyllum nodosum</i>	+	<i>Gibbula cineraria</i>	-
<i>Caulacanthus ustulatus</i>	+	<i>Gibbula pennanti</i>	-
Erect <i>Mastocarpus stellatus</i>	+	<i>Gibbula umbilicalis</i>	-
<i>Lomentaria articulata</i>	+	<i>Osilinus lineatus</i>	-
<i>Chondrus crispus</i>	-	<i>Littorina littorea</i>	-
<i>Osmundea pinnatifida</i>	+	<i>Littorina obtusata</i> (or <i>Littorina fabalis</i>)	-
<i>Polysiphonia lanosa</i>	+	<i>Littorina saxatilis</i>	-
<i>Ulva</i> sp.	+	<i>Nassarius incrassatus</i>	-
<i>Enteromorpha</i> sp.	+	<i>Nassarius reticulatus</i>	-
<i>Cladophora</i> sp.	+	<i>Nucella lapillus</i>	-
<i>Hildenbrandia rubra</i>	-	<i>Ocenebra erinacea</i>	-
<i>Lithophyllum incrustans</i>	-	<i>Actinia equina</i>	-
Encrusting <i>Mastocarpus stellatus</i>	-	Chiton	-
Sponges	-	Polychaeta	-
Colonial ascidians	-	Crabs	-
Colonial bryozoans	-	Mobile <i>Mytilus edulis</i>	+
Erect bryozoans	-	Fixed <i>Mytilus edulis</i>	+
Living barnacles	+	<i>Spirobranchus lamarcki</i>	-
Dead barnacles	+	Spirorbidae	-

Ainsi, la liste des espèces concernées par des mesures de biomasses en laboratoire est la suivante: *Fucus serratus*, *Ascophyllum nodosum*, *Caulacanthus ustulatus*, *Mastocarpus stellatus* sous sa forme dressée, *Vertebrata lanosa*, *Lomentaria articulata*, *Osmundea pinnatifida*, *Ulva* sp., *Enteromorpha* sp., *Cladophora* sp., *Mytilus edulis* et *Balanus perforatus*. En raison de la difficulté à les séparer au moment du tri, certains fragments d'Entéromorphes et de *Caulacanthus ustulatus* ont été laissés en mélange et constituent une dernière catégorie pour les mesures de biomasses : *Enteromorpha* sp. & *Caulacanthus ustulatus*. Au total, ce sont donc **13 espèces ou groupes d'espèces** qui font l'objet de mesures de biomasses.

Aucune espèce de faune mobile ou coloniale ni d'espèce d'algues encroûtantes n'est retrouvée parmi les fragments d'algues ou de faune collectés.

A travers un histogramme, la [figure 24](#) reprend les valeurs de biomasses moyennes totales mesurées pour chacune de ces espèces et au niveau de chaque transect piétiné i10, i40 et i80.

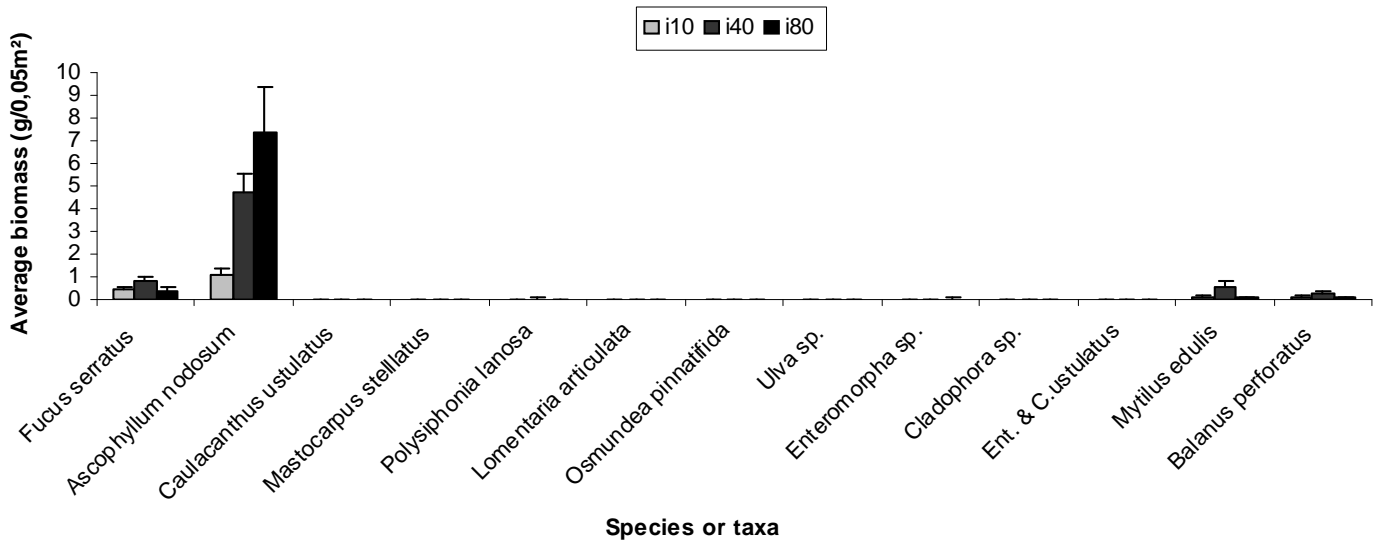


Fig.24. Average total biomass (in grams dry weight) measured for 13 species or taxa fragments collected after each trampling episode on the three transects trampled: i10, i40 and i80.

Afin de savoir si des différences significatives de biomasses sont observées d'un transect à l'autre, ces valeurs sont ensuite exploitées à travers trois tests de comparaison de moyennes correspondant à trois tests *t* avec correction de Welch : a) comparaison des transects i80 et i40, b) comparaison des transects i80 et i10, c) comparaison des transects i40 et i10. Les résultats de ces trois tests *t* sont regroupés dans le [tableau 11](#).

Le premier test *t* de Welch qui compare les biomasses moyennes du **transect i80 à celles du transect i40** révèle des différences significatives pour les espèces *Fucus serratus*, *Ascophyllum nodosum*, *Mastocarpus stellatus* sous sa forme dressée, *Cladophora sp.*, *Mytilus edulis* et *Balanus perforatus*, soit **six espèces** au total. En se reportant à la [figure 24](#), il est possible de constater que les biomasses moyennes totales en *Ascophyllum nodosum* et *Cladophora sp.* sont plus élevées au niveau du transect i80, alors que les fragments en *Fucus serratus*, *Mastocarpus stellatus*, *Mytilus edulis* et *Balanus perforatus* sont retrouvés en plus grande quantité après piétinement sur le transect i40. Bien que piétiné de manière plus intensive au cours du temps, le transect i80 ne présente donc que deux espèces soumises à un fractionnement ou arrachage plus élevé par rapport au transect i40.

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Press »

Table 11

Paired t-test results testing average algae and/or fauna biomass torn (in dry weight) between: (a) transect under a pressure of 80 steps and transect under a pressure of 40 steps, (b) transect under a pressure of 80 steps and transect under a pressure of

Variables	(a) 80 and 40 steps				(b) 80 and 10 steps				(c) 40 and 10 steps			
	<i>p</i> -value	<i>t</i> -Value	95% CI for mean difference	df	<i>p</i> -value	<i>t</i> -Value	95% CI for mean difference	df	<i>p</i> -value	<i>t</i> -Value	95% CI for mean difference	df
<i>Fucus serratus</i>	0.015*	2.43	0.08, 0.79	287	0.609	0.51	-0.22, 0.38	275	0.027*	-2.22	-0.67, -0.04	265
<i>Ascophyllum nodosum</i>	0.012*	-2.54	-6.62, -0.84	242	< 0.001*	-5.99	-10.07, -5.07	154	< 0.001*	-4.74	-5.45, -2.24	169
<i>Caulacanthus ustulatus</i>	0.387	-0.87	-0.00, 0.00	200	0.037*	-2.11	-0.00, -0	147	0.012*	-2.53	-0.00, -0.00	157
<i>Mastocarpus stellatus</i>	0.043*	2.04	0.00, 0.02	152	0.907	-0.12	-0.00, 0.00	275	0.042*	-2.05	-0.02, -0.00	160
<i>Polysiphonia lanosa</i>	0.238	1.18	-0.01, 0.04	170	0.883	-0.15	-0.02, 0.02	229	0.251	-1.15	-0.05, 0.01	234
<i>Lomentaria articulata</i>	0.319	1.00	-0.00, 0.00	144					0.319	-1.00	-0.00, 0.00	144
<i>Osmundea pinnatifida</i>	0.607	-0.51	-0.00, 0.00	197	0.319	-1.00	-0.00, 0.00	144	0.319	-1.00	-0.00, 0.00	144
<i>Ulva</i> sp.	0.532	-0.63	-0.01, 0.00	245	0.013*	-2.50	-0.01, -0.00	144	0.007*	-2.74	-0.00, -0.00	144
<i>Enteromorpha</i> sp.	0.096	-1.67	-0.04, 0.00	178	0.013*	-2.52	-0.05, 0.00	152	0.044*	-2.02	-0.01, -0.00	211
<i>Enteromorpha</i> sp.& <i>Caulacanthus ustulatus</i>	0.437	-0.78	-0.02, 0.01	148	0.333	-0.97	-0.02, 0.01	144	0.148	-1.45	-0.00, 0.00	158
<i>Cladophora</i> sp.	0.010*	-2.60	-0.02, -0.00	152	0.009*	-2.64	-0.02, -0.00	157	0.811	-0.24	-0.00, 0.00	288
<i>Mytilus edulis</i>	0.043*	2.04	0.01, 0.70	169	0.744	0.33	-0.13, 0.18	292	0.064	-1.86	-0.68, 0.02	179
<i>Balanus perforatus</i>	0.042*	2.04	0.01, 0.39	153	0.142	1.47	-0.02, 0.13	227	0.160	-1.41	-0.35, 0.06	179

*Significance (P < 0.05)

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Press »

Les mêmes différences significatives se retrouvent pour *Ascophyllum nodosum* et *Cladophora* sp. à l'issue du second test *t* de Student basé sur une **comparaison des transects i80 et i10** (Tableau 11). Egalement collectés en plus grande quantité sur le transect i80 (Fig.24), ces fragments ne sont pas les seuls à présenter des biomasses significativement différentes de celles du transect i10 : les espèces *Ulva* sp., *Enteromorpha* sp. et *Caulacanthus ustulatus* sont également concernées et leurs biomasses moyennes totales plus élevées sur le transect i80 (Fig.24). Au total, ce sont **cinq espèces** qui présentent des biomasses moyennes significativement différentes entre ces deux transects.

Le troisième test *t* qui s'intéresse aux **transects i40 et i10** enfin, met en évidence des différences significatives de biomasses moyennes pour : *Fucus serratus*, *Ascophyllum nodosum*, *Caulacanthus ustulatus*, *Mastocarpus stellatus*, *Ulva* sp. et *Enteromorpha* sp., soit **six espèces** au total (Tableau 11c). Comme observé lors de la précédente comparaison de moyennes entre i80 et i10, les biomasses moyennes totales les plus élevées sont obtenues au niveau du transect le plus piétiné, soit i40 pour ce dernier test (Fig.24).

En résumé : Les résultats des trois tests *t* avec correction de Welch permettent de dresser la liste des **neuf espèces** concernées au moins une fois par des différences significatives de biomasses moyennes entre deux transects : *Fucus serratus*, *Ascophyllum nodosum*, *Caulacanthus ustulatus*, *Mastocarpus stellatus*, les algues opportunistes *Ulva* sp. et *Enteromorpha* sp., *Cladophora* sp., *Mytilus edulis* et l'espèce *Balanus perforatus*.

Les espèces *Vertebrata lanosa*, *Lomentaria articulata*, *Osmundea pinnatifida* et le groupe constitué d'*Enteromorpha* sp. & *Caulacanthus ustulatus* en mélange, présentent des biomasses moyennes totales trop peu élevées ou trop similaires d'un transect à l'autre pour faire l'objet de différences significatives à partir de ces tests *t* (Fig.24 et Tableau 11).

Si chaque intensité de pas est en mesure d'entraîner des pertes de biomasses parmi la faune et la flore considérée dans cette étude, la figure 24 montre néanmoins que ce sont **les intensités de pas les plus élevées i40 ou i80 qui entraînent l'arrachage ou la fragmentation du plus grand nombre d'individus végétaux ou animaux**. En revanche, les biomasses moyennes totales en *Fucus serratus*, *Mastocarpus stellatus*, *Mytilus edulis* et *Balanus perforatus* sont toujours plus élevées au niveau du transect i40 alors qu'il ne s'agit pas du transect le plus piétiné.

2.2.2. Evolution des pertes de biomasses sur une sélection d'espèces

Les courbes d'accumulation de biomasses moyennes (Fig.25 à 29) obtenues mois après mois pour un niveau d'intensité donné, vont permettre d'examiner plus finement les pertes de biomasses enregistrées pour les **neuf espèces ou taxons** précédemment concernés par des différences significatives de biomasses d'un transect à l'autre.

a) Biomasses moyennes cumulées pour *Ascophyllum nodosum* et *Fucus serratus*

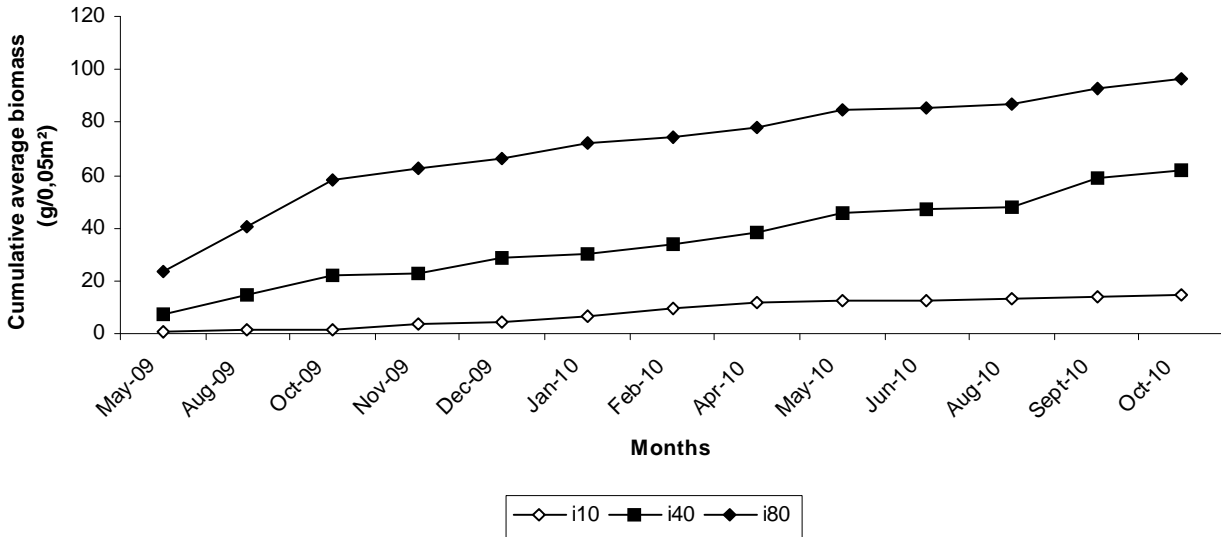
Parmi les neuf espèces ou taxons testés, *Ascophyllum nodosum* et *Fucus serratus* correspondent aux couvertures algales qui enregistrent les plus forts taux de recouvrement au démarrage de l'expérience (Fig.10 et 11). Il s'agit également des espèces pour lesquelles les pertes de biomasses les plus élevées sont enregistrées (Fig.25a et b).

Après application de 80 pas 2 à 3 fois par mois durant 13 mois, *Ascophyllum nodosum* enregistre une perte de biomasse moyenne totale cumulée de 96,2g en octobre 2010. Les valeurs obtenues pour des intensités de piétinement égales à 40 et 10 pas sont plus faibles et atteignent respectivement 61,5g et 14,7g. Globalement représenté dans de mêmes proportions sur chacun des transects au démarrage de l'expérience, *Ascophyllum nodosum* subit donc une perte de biomasse d'autant plus élevée que l'intensité de pas exercée est élevée.

A l'issue de l'expérience, les taux de biomasses cumulés pour *Fucus serratus* sont moindres : 4,7g au total sur le transect i80, 10,6g pour i40 et 5,7g sur le transect i10. Cette espèce, bien mieux représentée sur les transects i40 et i10 en mai 2009, subit également des pertes de biomasses plus élevées sur ces zones de piétinement. Il faut cependant noter que le taux de biomasse cumulé total obtenu sur i80 se rapproche fortement de celui du transect i10.

Une rapide référence aux taux de recouvrements moyens mesurés pour cette espèce sur les différents transects avant piétinement témoigne de ***l'existence d'une relation entre cette mesure et les pertes de biomasse enregistrées en fin d'expérience : mieux l'espèce est représentée au démarrage de l'expérience, plus sa perte de biomasse moyenne totale est élevée à l'issue du piétinement.*** L'effet « intensité » de piétinement paraît ensuite se surajouter au facteur « recouvrement moyen », réduisant ainsi les écarts de biomasses obtenus entre deux transects qui ne présentent pas les mêmes taux de recouvrement en mai 2009, c'est le cas des transects i10 et i80.

a) *Ascophyllum nodosum*



b) *Fucus serratus*

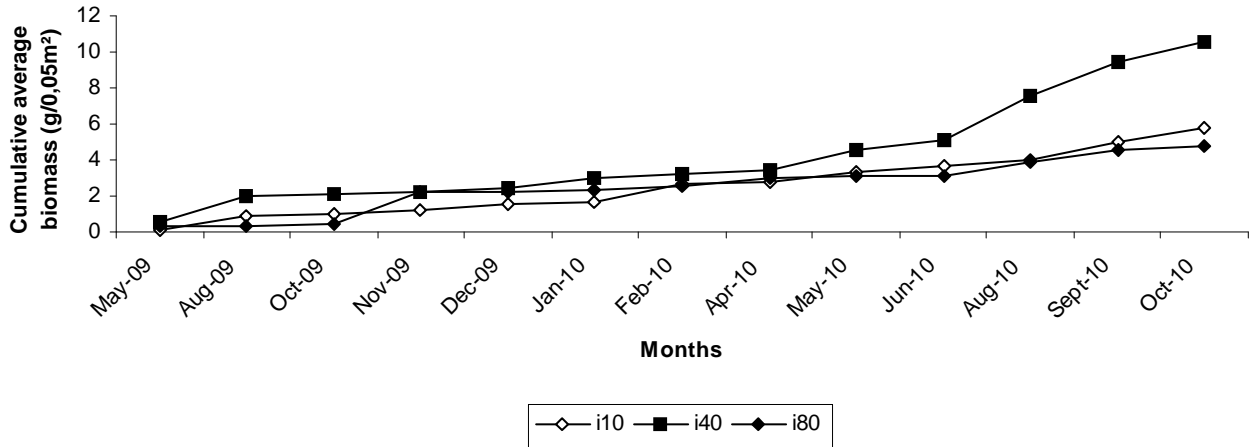
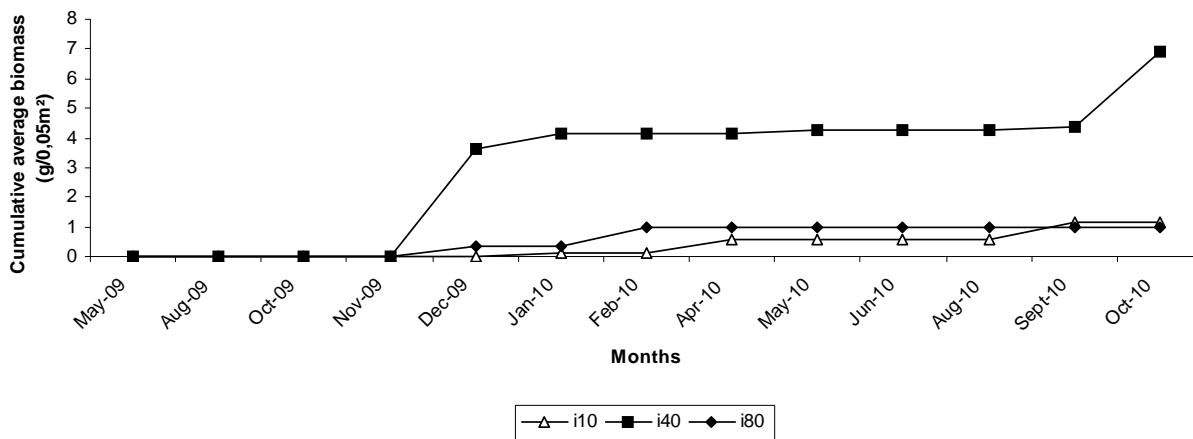


Fig.25. Cumulative average biomass measured monthly from fragments of a) *Ascophyllum nodosum* and b) *Fucus serratus* collected after each trampling episode on the three transects trampled: i10, i40 and i80.

b) Biomasses moyennes cumulées pour la faune fixée : *Mytilus edulis* et *Balanus perforatus*

a) *Mytilus edulis*



b) *Balanus perforatus*

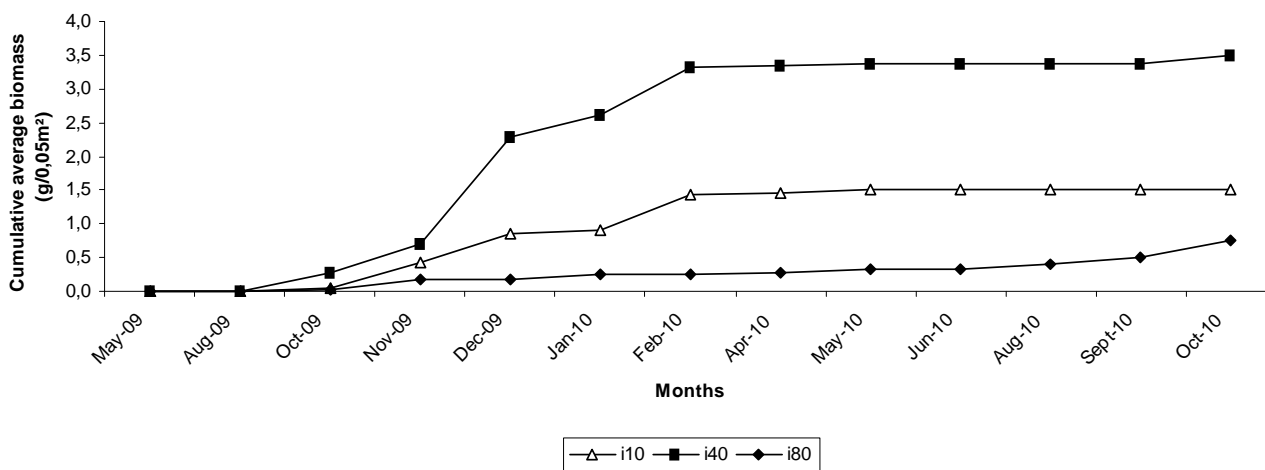


Fig.26. Cumulative average biomass measured monthly from fragments of a) *Mytilus edulis* and b) *Balanus perforatus* collected after each trampling episode on the three transects trampled: i10, i40 and i80.

Mytilus edulis et l'espèce *Balanus perforatus* qui est la seule espèce de balanes dont la coque peut se briser ou se décoller du substrat sous l'effet du piétinement, sont également sujettes à des pertes de biomasses élevées comme le montrent les courbes d'accumulation de biomasses moyennes (Fig.26a et b). Ainsi *Mytilus edulis* présente des biomasses moyennes totales cumulées égales à 1,16g sur i10, 6,92 g sur i40 et 0,98 g sur le transect i80 ; quant aux balanes, la fin de l'expérience est marquée par des valeurs qui atteignent 1,51g sur le transect i10, 3,50 g pour i40 et 0,76g sur i80.

De la même manière que pour *Fucus serratus*, *Mytilus edulis* est mieux représentée sur les transects i10 et i40 en mai 2009 (Fig.22b et 23a). L'effet « nombre d'individus moyen»

enregistré sur chaque transect avant piétinement semble donc également jouer un rôle sur les pertes de biomasses enregistrées en fin d'expérience, plus élevées pour i10 et i40 que sur i80.

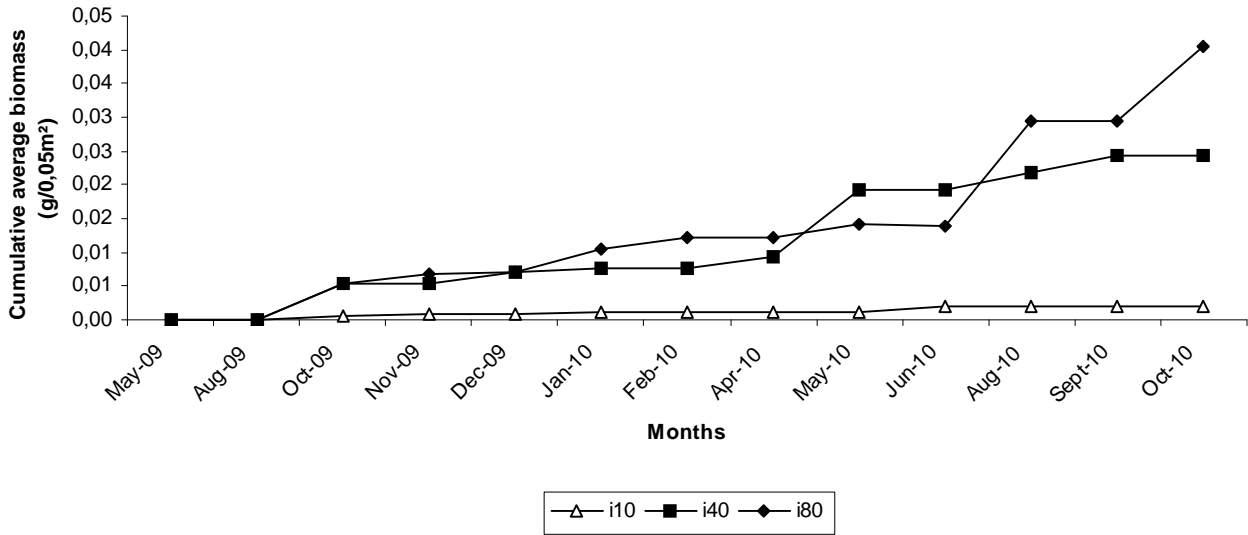
Cette hypothèse n'est pas valable pour les balanes qui sont bien plus présentes en mai 2009 sur le transect i80 (Fig.18a) mais qui enregistrent pourtant à ce niveau la plus petite perte de biomasse (0,76g). La mesure du taux de recouvrement en balanes sur chaque quadrat prenant en compte toutes les espèces de balanes sans distinction, il est possible que *Balanus perforatus* soit moins bien représentée sur ce transect.

c) Biomasses moyennes cumulées pour les algues rouges et vertes de strate II

Les courbes d'accumulation suivantes concernent les algues rouges (Fig.27a et b) et vertes (Fig.28a et b et Fig.29) de strate II. A l'exception de *Mastocarpus stellatus* plus sensible aux pertes de biomasses sur le transect i40, les biomasses moyennes totales cumulées les plus élevées sont observées sur le transect i80. Une nouvelle référence aux valeurs d'abondances confirme la tendance déjà observée pour *Fucus serratus* et *Mytilus edulis*, et montre que *Mastocarpus stellatus* présente lui aussi un taux de recouvrement plus élevé sur i40 en mai 2009 (Fig.12b). En revanche, les espèces les plus sensibles à l'arrachage ou au fractionnement sous l'impact des pas ne sont pas les mêmes d'un transect à l'autre :

- **Sur i80**, les biomasses moyennes totales cumulées les plus élevées sont enregistrées pour *Enteromorpha* sp. (0,45g) puis pour *Cladophora* sp. (0,16g) et enfin, dans l'ordre décroissant, pour *Ulva* sp. (0,07g), *Caulacanthus ustulatus* (0,04g) et *Mastocarpus stellatus* (0,02g) ;
- **Au niveau du transect i40** l'ordre est différent avec *Mastocarpus stellatus* en première position (0,20g), puis *Enteromorpha* sp. (0,16g), *Ulva* sp. (0,06g), *Caulacanthus ustulatus* (0,02g) et *Cladophora* sp. (0,01g);
- **Le transect i10** enfin, présente des pertes de biomasses élevées en *Enteromorpha* sp. (0,06g), puis en *Cladophora* sp. (0,02g), *Mastocarpus stellatus* (0,02g), *Caulacanthus ustulatus* (0,002g) et *Ulva* sp. (0,0006g).

a) *Caulacanthus ustulatus*



b) *Mastocarpus stellatus*

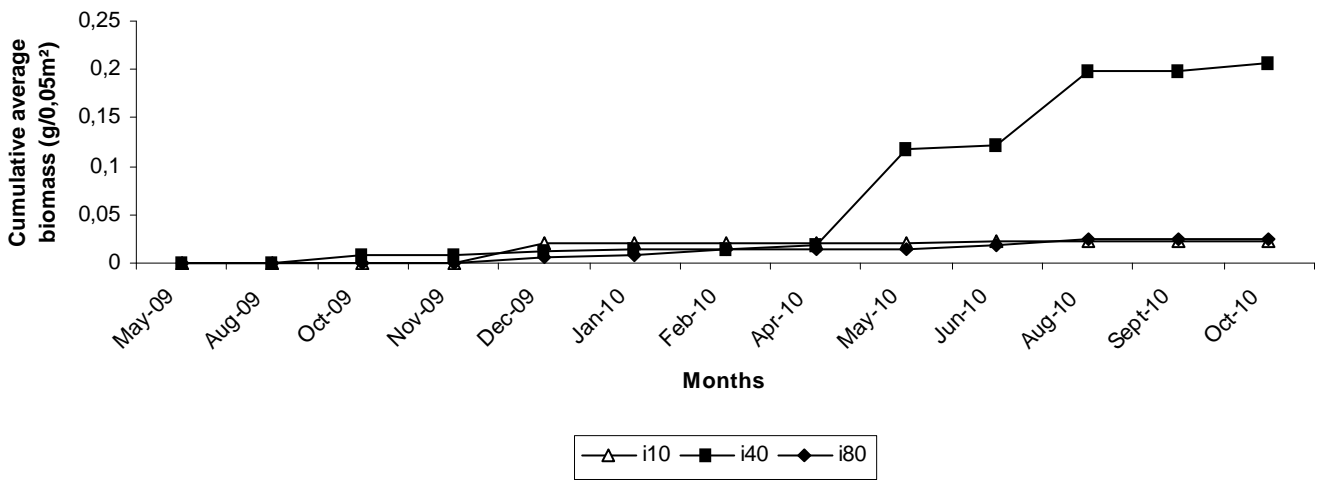
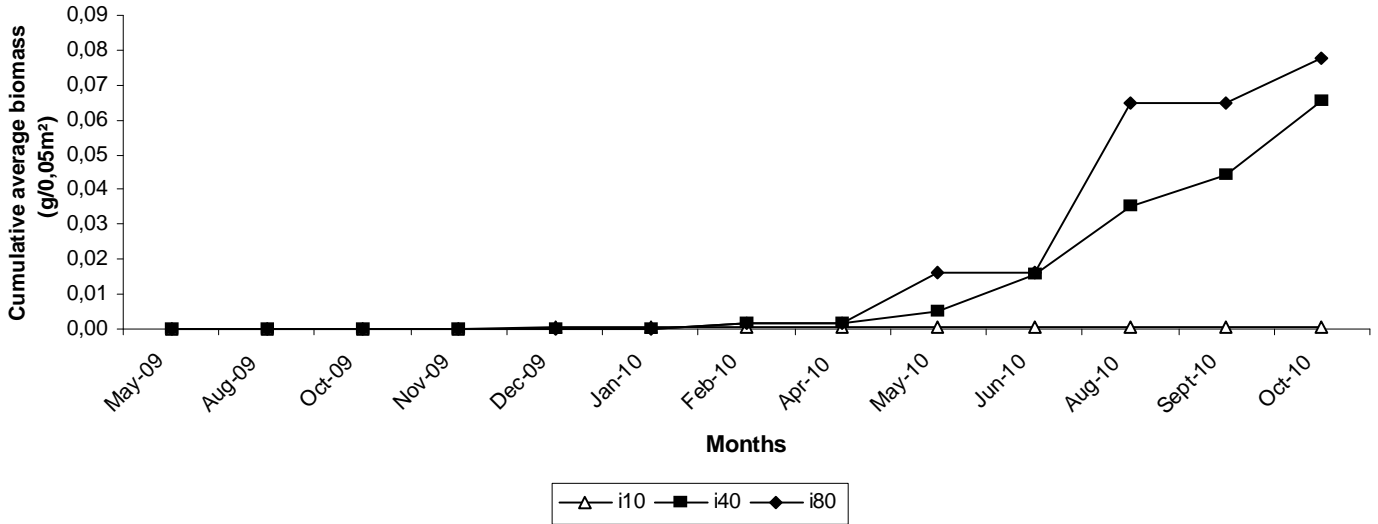


Fig.27. Cumulative average biomass curves measured monthly from fragments of a) *Caulacanthus ustulatus* and b) *Mastocarpus stellatus* collected after each trampling episode on the three transects trampled: i10, i40 and i80.

a) *Ulva sp.*



b) *Enteromorpha sp.*

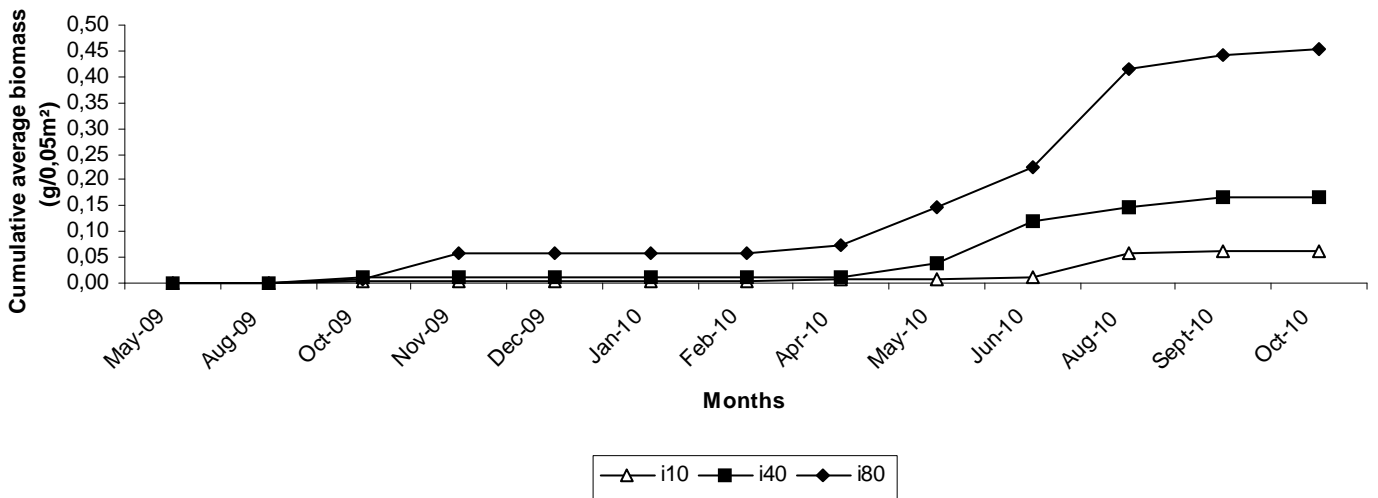


Fig.28. Cumulative average biomass measured monthly from fragments of a) *Ulva sp.* and b) *Enteromorpha sp.* collected after each trampling episode on the three transects trampled: i10, i40 and i80.

c) *Cladophora sp.*

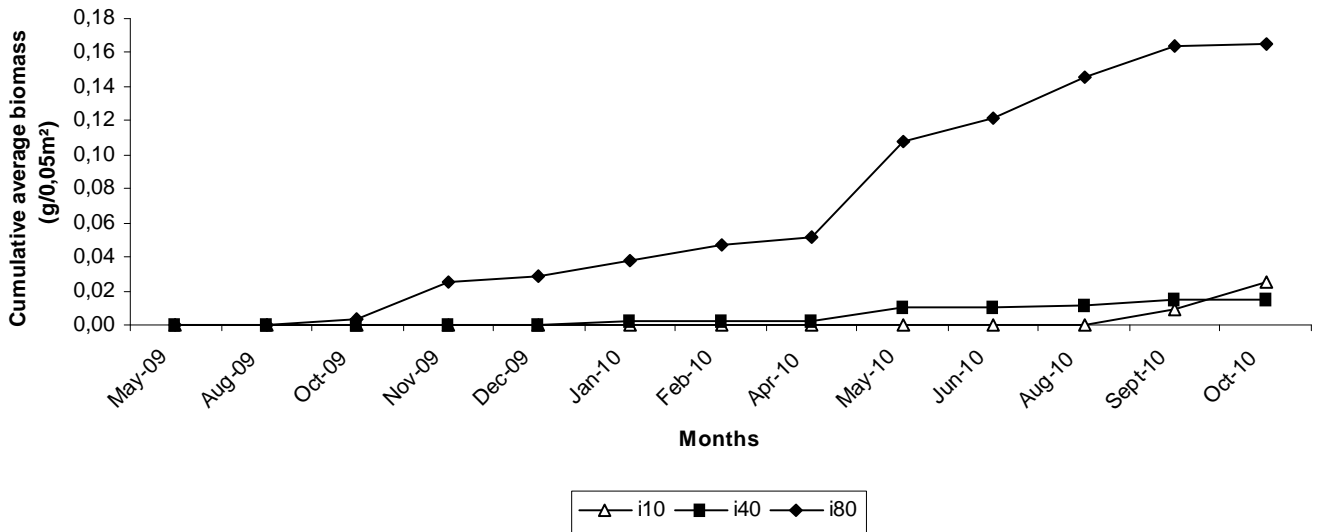


Fig.29. Cumulative average biomass measured monthly from *Cladophora sp.* fragments collected after each trampling episode and on the three transects trampled: i10, i40 and i80.

En résumé : Si l'algue opportuniste *Enteromorpha sp.* se retrouve très souvent parmi les algues vertes et rouges de strate II qui subissent le plus fort taux d'arrachement dû au piétinement et *Caulacanthus ustulatus* systématiquement en avant-dernière position, *aucune autre tendance n'est observée.*

2.2.3. Individus d'*Ascophyllum nodosum* et de *Fucus serratus* arrachés sous l'impact des pas : deux espèces structurantes de la communauté

La collecte de fragments ou d'individus qui suit chaque épisode de piétinement sur l'ensemble des quadrats piétinés s'accompagne systématiquement d'un dénombrement des individus ou *pieds* d'*Ascophyllum nodosum* et de *Fucus serratus* arrachés sous l'impact des pas. Les densités totales d'individus de chaque espèce obtenues mois après mois à partir des cinq quadrats permanents de chaque zone de transect, sont reportées sur les courbes de densités cumulées des figures 30 et 31.

Ascophyllum nodosum

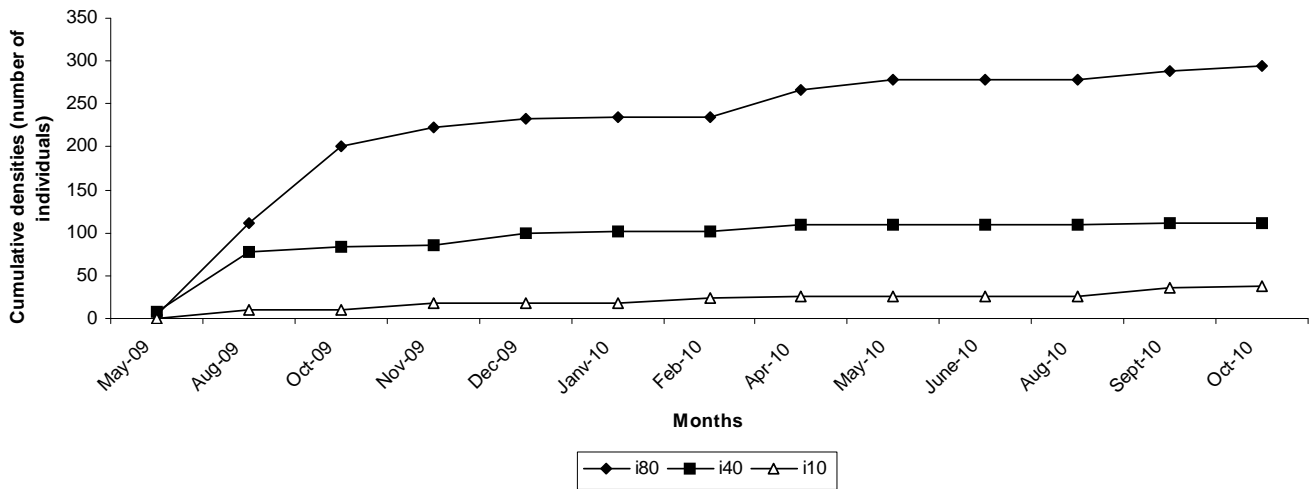


Fig.30. Cumulative densities measured monthly from *Ascophyllum nodosum* individuals collected after each trampling episode during the year 2009-2010 and on the three transects trampled: i10, i40 and i80.

La figure 30 montre que quatre à six mois de piétinement de type « press » suffisent à arracher la majorité des individus d'*Ascophyllum nodosum* dont les pieds sont implantés à l'intérieur des quadrats piétinés. Le nombre de mois à partir duquel un premier palier est atteint varie donc peu d'un transect à l'autre : janvier 2010 pour i80 et i40, soit après six mois de piétinement et novembre 2009 pour i10, soit après quatre mois de piétinement. Selon le niveau d'intensité exercé en revanche, la valeur de densité cumulée correspondant à l'atteinte de ce premier palier est très différente : il faut attendre l'arrachement de 235 pieds d'*Ascophyllum nodosum* pour le voir apparaître au niveau du transect i80 ; sur i40 ce premier palier apparaît à partir de 101 pieds d'*Ascophyllum nodosum* décrochés, et une intensité de 10 pas exercée deux à trois fois par mois durant 4 mois provoque l'apparition d'un premier palier à partir de 18 individus arrachés. Rappelons également que le transect i80 est celui qui possède le plus d'*Ascophyllum nodosum* au démarrage de l'expérience en raison de sa position sur la zone rocheuse considérée.

Un second palier est ensuite atteint en mai 2010 sur i80 et en avril 2010 pour i40 et i10, pour des valeurs de densités cumulées totales respectivement égales à 278 individus, 110 individus et 26 individus. Il faut ensuite attendre le mois de septembre 2010 pour voir apparaître un troisième palier sur l'ensemble des zones piétinées (i80, i40 et i10), nettement moins marqué que les précédents sur i80 et i40.

A l'issue de l'expérience, un total de **295 pieds** et donc d'individus « entiers » d'*Ascophyllum nodosum*, ont été décrochés de leur support rocheux **pour i80**. Au niveau du

transect **i40**, **111 individus** de cette même espèce ont été collectés, et pour **i10** enfin, il faut compter un total de seulement **37 individus soit huit fois moins** qu'au niveau d'i80 !

Un ou plusieurs paliers sont également observés au niveau des trois courbes de la [figure 31](#) représentant les densités cumulées d'individus de *Fucus serratus*. Leurs périodes d'apparitions et leurs nombres ne sont pas forcément les mêmes que ceux observés pour *Ascophyllum nodosum* ([Fig.30](#)) :

- Un seul palier pour i80 de novembre 2009 à février 2010 environ ;
- Trois paliers pour i40 : de août 2009 à novembre 2009 ; de janvier 2010 à février 2010 et de mai 2010 à juin 2010 ;
- Un seul palier pour i10 : de février 2010 à avril 2010.

Fucus serratus

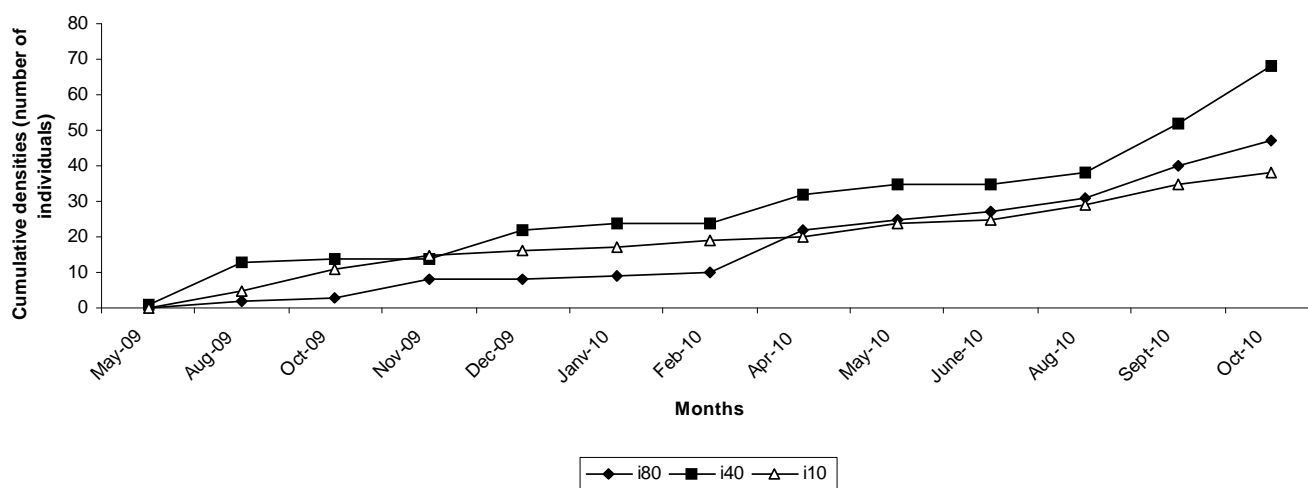


Fig.31. Cumulative densities measured monthly from *Fucus serratus* individuals collected after each trampling episode during the year 2009-2010 and on the three transects trampled: i10, i40 and i80.

Au niveau du transect i40, il faut aussi noter que le passage d'un palier à un autre se fait relativement rapidement dans le temps. Cela témoigne d'un arrachage « quasi systématique » en pieds de *Fucus serratus* sous la pression de piétinement. En comparaison, les pieds d'*Ascophyllum nodosum* semblent plus résistants à cette pression, les paliers observés au niveau des trois courbes de la [figure 30](#) se maintiennent en effet sur de plus longues périodes, témoignant d'un arrachage moins fréquent.

Une autre observation concerne l'absence de palier en fin d'expérience pour les densités cumulées de *Fucus serratus*. Contrairement aux pieds d'*Ascophyllum nodosum* qui semblaient avoir été presque tous arrachés de leur support rocheux en octobre 2010, notamment pour les transects i40 et i10 ([Fig.30](#)), les densités totales cumulées en *Fucus serratus* passent encore

de : 31 individus arrachés en août 2010 à **47 individus arrachés en octobre 2010 pour i80** ; **38 à 68 individus** arrachés pour ces mêmes périodes **sur i40** ; **29 à 38 individus** arrachés sur **i10** toujours entre août et octobre 2010 (Fig.31).

En résumé : Ce sont les quatre premiers mois de piétinement (mai, août, octobre et novembre 2009) qui entraînent le décrochage des plus grandes quantités d'individus d'*Ascophyllum nodosum*. Les densités cumulées obtenues à partir de décembre 2009 sont ensuite moins élevées et *l'apparition de paliers* à partir de cette période *témoigne d'épisodes de piétinement durant lesquels aucun individu n'est arraché de son substrat*, quel que soit le niveau de piétinement exercé.

La fucale *Fucus serratus* ne réagit pas de la même manière au piétinement et montre une *moins grande résistance à la pression de piétinement* comme en témoigne le très faible nombre de paliers observés sur les trois courbes de densités cumulées. En revanche il faut noter que les valeurs de densités totales cumulées observées pour cette espèce sont loin d'atteindre celles obtenues pour *l'Ascophyllum nodosum*. Des différences morphologiques peuvent être à l'origine de ces différences ou encore des densités en pieds de *Fucus serratus* moins élevées que celles en pieds d'*Ascophyllum nodosum* avant le démarrage de l'expérience.

2.2.4. Biomasses des dépôts collectés avant application du piétinement

La collecte des dépôts d'algues et de faune sur l'ensemble des quadrats avant chaque épisode de piétinement permet d'éviter une surestimation des fragments issus de l'arrachement ou du sectionnement des individus après piétinement. Néanmoins, les retirer peut également signifier enlever une « couche potentiellement protectrice » des individus sous-jacents. En effet, il est possible d'imaginer qu'une densité élevée de dépôts sur et parmi les macroalgues et la macrofaune associée, permet « d'amortir » l'impact du piétinement sur ces dernières.

La **figure 32** permet d'observer les valeurs des biomasses moyennes totales des dépôts par espèces ou groupes d'espèces. Calculées sur la base des dépôts collectés durant toute la durée de l'expérience sur la totalité des quadrats permanents – i.e. toutes zones de transects confondues – ces valeurs sont plus élevées pour la catégorie des algues brunes, puis viennent les algues vertes, les algues rouges et enfin les zostères, l'espèce *Mytilus edulis* et la balane *Balanus perforatus*.

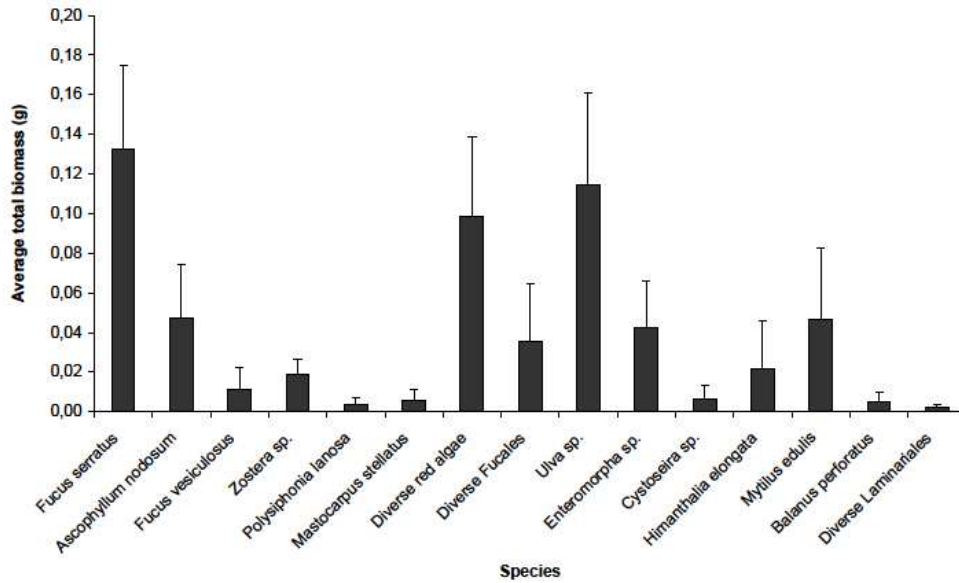


Fig.32. Average total biomass of deposits collected by species or species groups during the 13 months of trampling.

Quelle que soit l'espèce ou le groupe d'espèces observé, ces valeurs restent néanmoins peu élevées en comparaison avec les valeurs de biomasses moyennes obtenues à partir des fragments collectés après piétinement : 0,13g au maximum pour les dépôts de *Fucus serratus*, 0,11 g pour *Ulva sp.* ou encore 0,09g pour les divers dépôts d'algues rouges en mélange.

Compte tenu des faibles valeurs de biomasses moyennes totales obtenues sur l'ensemble des zones piétinées, il est possible d'estimer que la collecte de dépôt entraîne un faible biais vis-à-vis de l'impact réel du piétinement. Il semble donc judicieux, dans le cadre de telles expériences, d'avoir favorisé la non-confusion entre les fragments collectés après piétinement et les dépôts observés avant piétinement, en collectant ces derniers sur chaque zone piétinée avant application des pas.

2.2.5. Bilan des résultats concernant les pertes de biomasses

Les résultats qui concernent les pertes de biomasses montrent tout d'abord qu'aucun fragment de faune mobile ou coloniale n'a été retrouvé après passage des pas.

Parmi les Fucales, la faune fixée et les algues rouges et vertes de strate II, les pertes de biomasses permettent également de rendre compte d'un impact du piétinement au cours du temps, variable selon l'intensité de pas exercée et selon les espèces ou taxons observés.

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Press »

Les Fucales *Fucus serratus* et *Ascophyllum nodosum* correspondent aux espèces pour lesquelles **les plus fortes pertes de biomasses sont enregistrées**. Leur dominance sur la zone rocheuse considérée au démarrage de l'expérience, leurs strates élevées mais aussi leur tendance à recouvrir entièrement les quadrats permanents, sont autant de raisons pouvant expliquer ces taux élevés de biomasses.

Inclus dans ces mesures de biomasses, les individus d'*Ascophyllum nodosum* et de *Fucus serratus* arrachés sous l'impact des pas ont aussi été dénombrés après chaque épisode de piétinement. Les courbes de densités cumulées totales ainsi obtenues après 13 mois de piétinement à partir de ces individus, ont mis en évidence **un détachement plus fréquent des crampons de *Fucus serratus* en comparaison avec ceux d'*Ascophyllum nodosum***. La morphologie d'*Ascophyllum nodosum* qui comprend notamment un crampon fortement attaché au substrat rocheux duquel partent ensuite plusieurs individus, laisse à penser que cette espèce se détache en effet moins facilement que *Fucus serratus* sous l'impact des pas. En revanche, lorsqu'un crampon d'*Ascophyllum nodosum* est arraché, il entraîne avec lui de nombreux individus, **parfois plus d'une dizaine**. Les précédents résultats l'ont d'ailleurs confirmé, les densités totales d'individus arrachés les plus élevées restent celles de l'*Ascophyllum nodosum*.

Après les Fucales, **ce sont ensuite les espèces de faune fixée *Mytilus edulis* et *Balanus perforatus***, bien présentes sur les zones de piétinement en mai 2009 et particulièrement au niveau du transect i40, qui enregistrent de fortes pertes de biomasses.

Les espèces d'algues rouges et vertes de strate II affichent en revanche des biomasses moyennes cumulées **bien moins élevées que les précédentes catégories d'espèces** observées. Toutes, à l'exception de *Mastocarpus stellatus* sous sa forme dressée pour lequel les plus fortes pertes de biomasse sont enregistrées au niveau du transect i40, présentent une plus grande sensibilité à l'arrachement ou au fractionnement sous une intensité de 80 pas. Ces résultats viennent conforter la tendance décrite au moment de l'observation des données d'abondances, selon laquelle **une intensité de 80 pas est nécessaire pour observer un réel impact du piétinement sur les algues rouges et vertes de strate II**.

Deux facteurs semblent donc pouvoir expliquer les différences de pertes de biomasses enregistrées d'un transect à l'autre ou d'une espèce à l'autre au sein d'un même transect :

- **L'effet « taux de recouvrement initial moyen ou densité initiale moyenne »** : plus le taux de recouvrement moyen ou la densité moyenne enregistrée pour l'une des 9 espèces observées est élevée au démarrage de l'expérience et plus la perte de biomasse associée à cette espèce est importante. Cette hypothèse va être davantage explorée à travers la seconde approche expérimentale qui consiste en l'application d'un piétinement de type « pulse ».

- **L'effet « intensité de pas exercée »** qui se surajoute au premier facteur : plus l'intensité de pas exercée sur une espèce donnée est élevée, et plus le taux de biomasse obtenu à partir des fragments arrachés est susceptible d'être élevé.

En raison de ces deux facteurs, deux zones de piétinement qui ne sont pas piétinées selon la même intensité peuvent malgré tout présenter une perte de biomasse très similaire pour une espèce donnée, dès lors que sur la zone la plus faiblement piétinée l'espèce présente le plus fort taux de recouvrement ou la plus forte densité avant piétinement et inversement.

2.3. Bilan des résultats obtenus entre mai 2009 et octobre 2010 sous un piétinement de type « press »

Les [tableaux 12 et 13](#) font le bilan des résultats obtenus à partir des données de densités, taux de recouvrement et biomasses mesurées pour l'ensemble des espèces et groupes d'espèces observés sur les trois transects piétinés i10, i40 et i80. Ils reprennent d'une part les gains ou pertes en taux de recouvrement moyens ([Tableau 12](#)) et en densités moyennes ([Tableau 13](#)) observés entre mai 2009 et octobre 2010, et d'autre part, les valeurs de biomasses moyennes totales cumulées mesurées après 13 mois de piétinement à partir des fragments ou individus arrachés sous l'impact des pas ([Tableaux 12 et 13](#)).

2.4. Suivi de la recolonisation un an après arrêt du piétinement de type « press »

Cette première approche expérimentale inclut également un relevé des densités et taux de recouvrement des variables *un an après environ l'arrêt du piétinement de type « press »*, soit en septembre 2011. Toutes les zones de transects sont concernées par cette dernière observation, y compris la zone témoin. En revanche, seules les variables qui ont répondu le plus à la pression de piétinement sont ici considérées soit : les taux de recouvrement en *Fucus serratus* et *Ascophyllum nodosum* de strates II et III ([Fig.33 et 34](#)), en algues rouges de strate II comprenant *Caulacanthus ustulatus*, *Mastocarpus stellatus* et *Vertebrata lanosa* ([Fig.35 et 36](#)), en algues vertes dressées de strate II soit en *Ulva* sp., *Enteromorpha* sp. et *Cladophora* sp. ([Fig.37 et 38](#)), en algues rouges encroûtantes *Hildenbrandia rubra*, *Lithophyllum incrustans* et *Mastocarpus stellatus* ([Fig.39 et 40](#)), en éponges, bryozoaires coloniaux, balanes mortes et vivantes ainsi que le taux de roche nue ([Fig.41 et 42](#)), mais également le nombre d'individus par espèce concernant *Mytilus edulis* dites « mobiles » ou « fixées » ([Fig.43 et 44](#)) et la faune mobile *Patella* sp., *Gibbula umbilicalis*, *Littorina obtusata* ou *fabalis* et *Actinia equina* ([Fig.45 et 46](#)).

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Press »

Table 12

a) Gains or losses of cover rates (%) measured between May 2009 and October 2010 for 23 variables under three trampling intensities (i80, i40 and i10), b) Total cumulative average biomass (in grams dry weight) measured after 13 months of trampling for each of these variables.

Variables	a) Gains or losses of cover rates between May 2009 and October 2010			b) Total cumulative average biomass		
	i80	i40	i10	i80	i40	i10
<i>Fucus serratus</i> stratum III	3.94	- 13.32	- 3.22			
<i>Fucus serratus</i> stratum II	10.08	21.34	36.35	4.74	10.61	5.77
<i>Ascophyllum nodosum</i> stratum III	- 42.74	- 23.19	- 44.93			
<i>Ascophyllum nodosum</i> stratum II	3.40	14.90	31.40	96.21	61.52	14.72
<i>Caulacanthus ustulatus</i>	2.90	2.95	0.13	0.04	0.02	0.002
Erect <i>Mastocarpus stellatus</i>	0.10	- 1.03	- 1.13	0.02	0.20	0.022
<i>Lomentaria articulata</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Chondrus crispus</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Osmundea pinnatifida</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Polysiphonia lanosa</i>	- 11.19	- 11.68	- 5.07	0.25	0.49	0.23
<i>Ulva</i> sp.	2.90	1.10	0.30	0.08	0.06	0.00
<i>Enteromorpha</i> sp.	- 3.57	- 2.32	- 0.28	0.45	0.17	0.06
<i>Cladophora</i> sp.	- 4.42	- 2.50	0.30	0.16	0.01	0.02
<i>Hildenbrandia rubra</i>	- 0.03	- 1.30	0.04	0.00	0.00	0.00
<i>Lithophyllum incrustans</i>	- 21.62	1.21	- 14.28	0.00	0.00	0.00
Encrusting <i>Mastocarpus stellatus</i>	2.44	1.80	- 1.60	0.00	0.00	0.00
Sponge	- 1.06	0.05	- 2.58	0.00	0.00	0.00
Colonial ascidians	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Colonial bryozoans	- 1.38	- 4.70	- 3.16	0.00	0.00	0.00
Erect bryozoans	- 0.32	- 0.16	- 0.16	0.00	0.00	0.00
Living barnacles	- 3.91	- 0.88	- 1.72			
Dead barnacles	- 0.28	0.24	0.60	0.76	3.50	1.52
Bare rock	15.20	7.61	11.13	0.00	0.00	0.00

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Press »

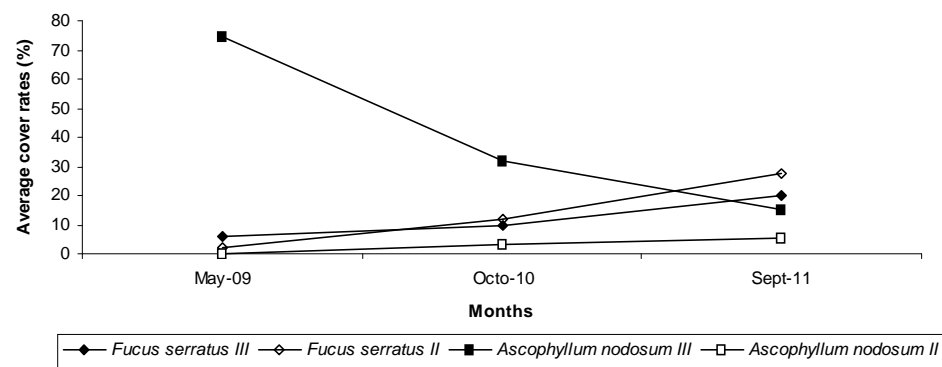
Table 13

a) Gains or losses of densities (number of individuals per specie) measured between May 2009 and October 2010 for 18 variables under three trampling intensities (i80, i40 and i10), b) Total cumulative average biomass (in grams dry weight) measured after 13 months of trampling for each of these variables.

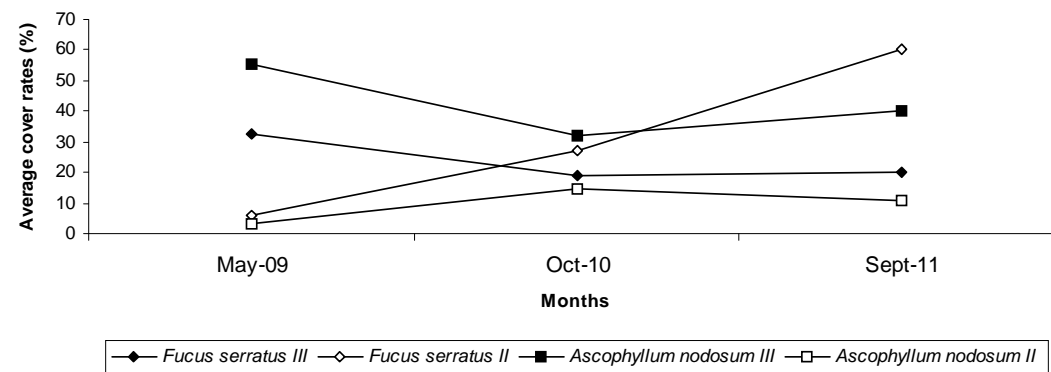
Variables	a) Variation in densities between May 2009 and October 2010			b) Total cumulative average biomass		
	i80	i40	i10	i80	i40	i10
<i>Patella</i> sp.	- 1.6	0.60	1.80	0.00	0.00	0.00
<i>Gibbula cineraria</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Gibbula pennanti</i>	0.20	0.40	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Gibbula umbilicalis</i>	- 1.00	0.80	0.80	0.00	0.00	0.00
<i>Osilinus lineatus</i>	0.20	0.00	0.60	0.00	0.00	0.00
<i>Littorina littorea</i>	- 0.40	0.00	- 0.20	0.00	0.00	0.00
<i>Littorina obtusata</i> (or <i>Littorina fabalis</i>)	- 0.40	- 1.00	- 0.80	0.00	0.00	0.00
<i>Littorina saxatilis</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Nassarius reticulatus</i>	0.00	- 0.20	- 0.20	0.00	0.00	0.00
<i>Nucella lapillus</i>	0.00	- 0.20	0.20	0.00	0.00	0.00
<i>Actinia equina</i>	- 1.00	- 1.20	- 0.60	0.00	0.00	0.00
Chiton	0.00	- 0.20	0.00	0.00	0.00	0.00
Polychaeta	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Crabs	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Mobile <i>Mytilus edulis</i>	- 0.40	0.00	0.00	1.16	6.92	0.98
Fixed <i>Mytilus edulis</i>	- 5.80	- 15.80	- 4.40			
<i>Spirobranchus lamarckii</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Spirorbidae	- 100.00	- 212.00	346.60	0.00	0.00	0.00

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Press »

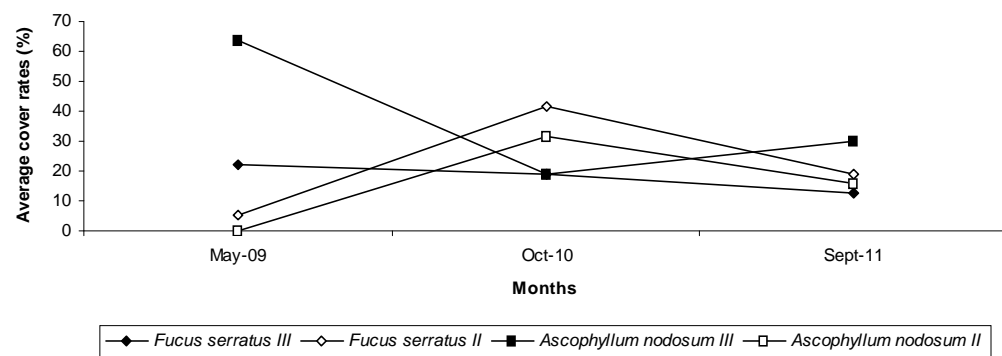
a) 80 steps



b) 40 steps



c) 10 steps



d) 0 steps

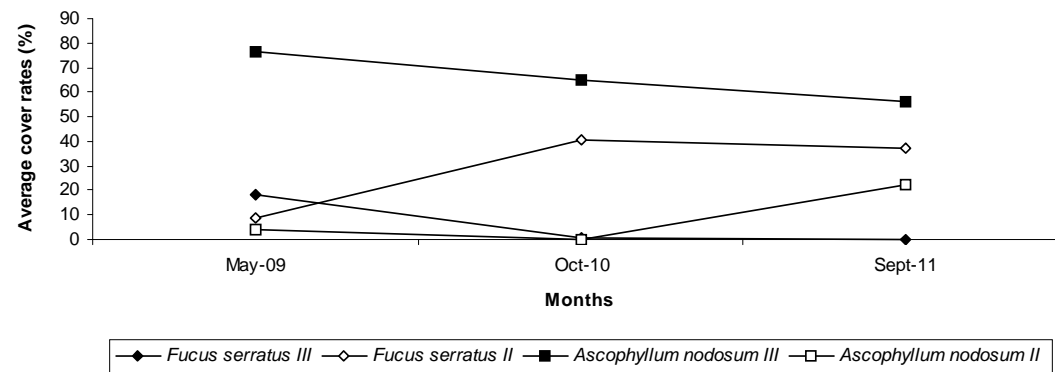


Fig.33. Average cover rates (%) of *Fucus serratus* and *Ascophyllum nodosum* in a strata III & II for a) transect under a pressure of 80 steps, b) transect under a pressure of 40 steps, c) transect under a pressure of 10 steps and d) transect untrampled, and for three periods: before the start of trampling (May 2009); 17 months post-impact (October 2010); 11 months after the end of trampling (September 2011).

2.4.1. Fucales

Concernant le groupe des Fucales (Fig.33), si de longs thalles d'*Ascophyllum nodosum* ou de *Fucus serratus* recouvrent à nouveau toutes les zones piétinées – i.e. i10, i40 et i80 –, le constat est le suivant, une fois ces thalles repoussés à l'extérieur des quadrats permanents : peu de Fucales trouvent leur origine à l'intérieur de ces zones et lorsque c'est le cas, les individus présents sont de petite taille et ne dépassent pas la strate II. Un an après l'arrêt du piétinement, le nombre de pieds par espèce est donc *très peu élevé* dans les quadrats piétinés, particulièrement au niveau des zones qui ont subi une intensité de 40 ou 80 pas deux à trois fois par mois durant 13 mois.

Par ailleurs, quelle que soit la zone de transect piétinée, la tendance demeure similaire à celle observée un an plus tôt en octobre 2010 : *les strates II, pour les deux espèces de Fucales observées, présentent des taux de recouvrement moyens plus élevés en septembre 2011 qu'en mai 2009*. La figure 33a qui reprend les taux de recouvrement moyens mesurés sur i80 en mai 2009, octobre 2010 et septembre 2011 montre notamment des taux moyens en *Fucus serratus* et *Ascophyllum nodosum* de strate II respectivement égaux à : 27 et 5% en septembre 2011 contre 2 et 0% en mai 2009.

Autre tendance observée pour i10, i40 et i80, *les taux de recouvrement moyens en Ascophyllum nodosum de strate III observés en septembre 2011 sont toujours moins élevés que ceux observés en mai 2009*. Rappelons que sur ces trois zones de transects les pieds à l'origine des individus de strate III se trouvent à l'extérieur des quadrats permanents. Cette tendance n'est en revanche pas valable pour l'espèce *Fucus serratus* dont les taux sont plus variables d'une période à l'autre.

En comparaison, les quadrats permanents de la zone témoin i0 (Fig.33d) concentrent en septembre 2011 un grand nombre de pieds d'*Ascophyllum nodosum* et de *Fucus serratus*, encore à l'origine de taux de recouvrement moyens élevés en *Ascophyllum nodosum* de strates III (56%) et II (22%) ou encore en *Fucus serratus* de strate II (37%).

2.4.2. Algues rouges de strate II

Les algues rouges de strate II (Fig.34) *Caulacanthus ustulatus*, *Mastocarpus stellatus* et *Vertebrata lanosa* correspondent de nouveau en septembre 2011, aux trois espèces les mieux représentées de cette catégorie. A l'exception des taux de recouvrement moyens en *Caulacanthus ustulatus* qui se maintiennent sur i10 et i40, toutes présentent des *augmentations de recouvrement* par rapport aux dernières observations d'octobre 2010.

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Press »

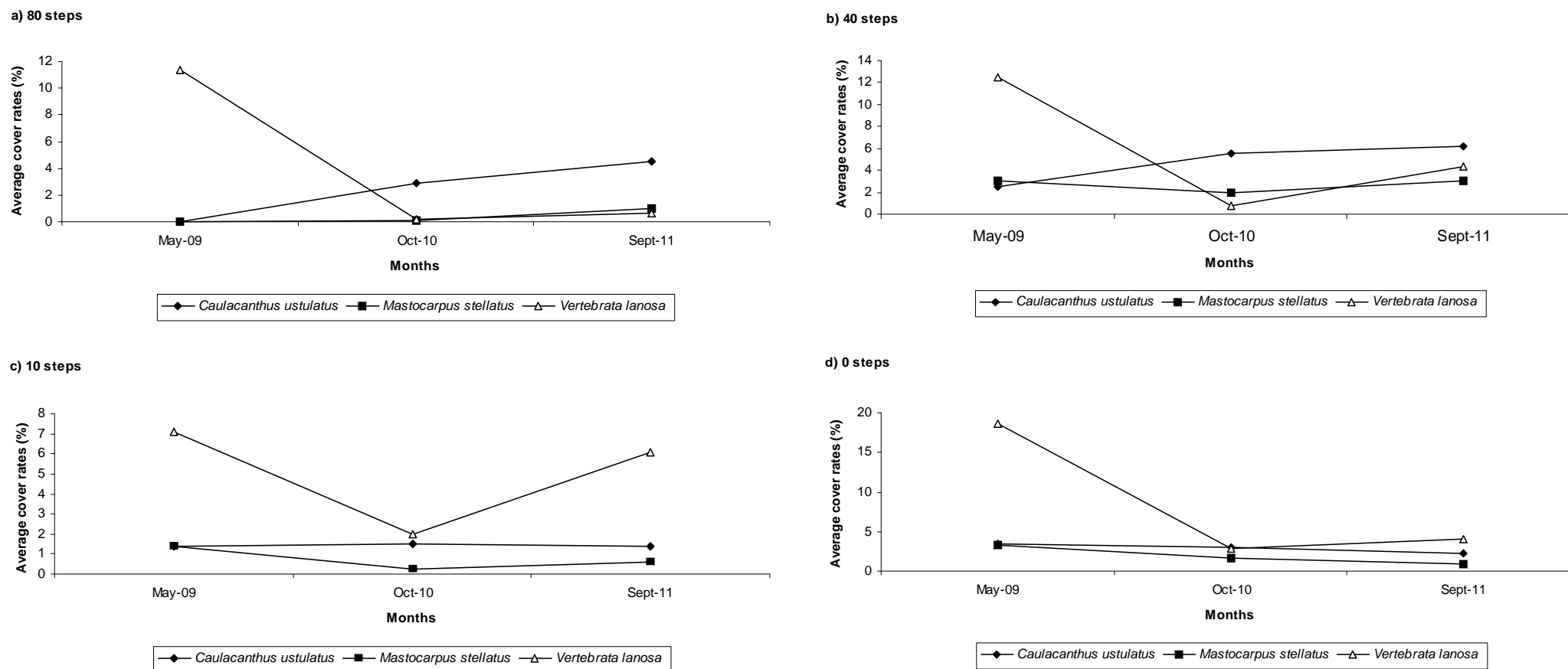


Fig.34. Average cover rates (%) of red algae with stratum II: *Caulacanthus ustulatus*, *Mastocarpus stellatus* and *Vertebrata lanosa* for a) transect under a pressure of 80 steps, b) transect under a pressure of 40 steps, c) transect under a pressure of 10 steps and d) transect untrampled, and for three periods: before the start of trampling (may 2009); 17 months post-impact (october 2010); 11 months after the end of trampling (september 2011).

Sur la zone de transect i10 qui a subi la plus faible pression de piétinement, les trois espèces sont d'ailleurs revenues à des taux moyens globalement identiques à ceux observés au démarrage de l'expérience : 1,4% pour *Caulacanthus ustulatus*, 0,6% pour *Mastocarpus stellatus* et 6% pour *Vertebrata lanosa*. Il en est de même pour le *Mastocarpus stellatus* pour i40 et i80. En revanche sur ces deux zones, les taux de recouvrement en *Vertebrata lanosa* sont toujours bien plus faibles qu'au démarrage de l'expérience, tendance qui s'inverse pour *Caulacanthus ustulatus* avec des taux plus élevés. Si les taux de recouvrement moyens de ces trois espèces sont plus faibles en septembre 2011 qu'en mai 2009 sur le transect témoin i0, ils diffèrent très peu de ceux observés en octobre 2010. A nouveau **la question de la saisonnalité** peut être évoquée pour expliquer ces variations.

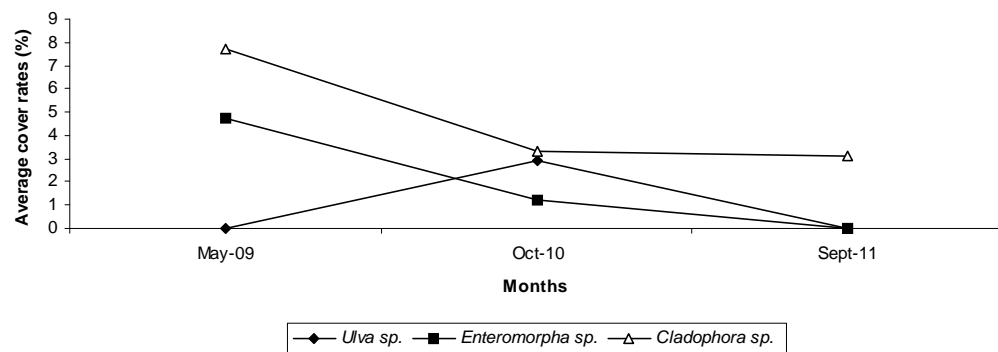
2.4.3. Algues vertes de strate II

Un an après l'arrêt du piétinement, les taux de recouvrement moyens en *Ulva* sp. et *Enteromorpha* sp., **algues vertes de strate II**, ont fortement diminué voire sont devenus nuls sur les quatre zones de transects entre octobre 2010 et septembre 2011 (Fig.35). Opportunistes et se développant préférentiellement à la belle saison, la croissance des *Ulva* sp. et *Enteromorpha* sp. est également favorisée par la présence de zones de roche nue qu'elles vont rapidement coloniser. S'il est donc logique que ces espèces ne présentent pas en septembre 2011 des taux de recouvrement aussi élevés qu'en mai 2009, il faut néanmoins souligner qu'elles étaient observées en plus fortes quantités un an auparavant, soit en octobre 2010, quelle que soit la zone de transect observée, y compris sur la zone témoin. Un taux de roche nue plus élevé au niveau des zones piétinées en octobre 2010 mais également une **variation inter-annuelle** concernant les quantités d'algues vertes opportunistes ou encore leurs périodes d'apparition et de développement, peuvent expliquer ces différences entre octobre 2010 et septembre 2011.

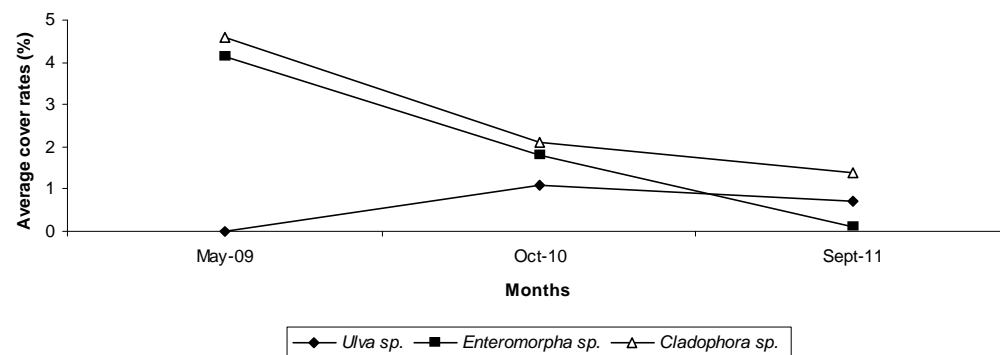
Les taux de recouvrement moyens en *Cladophora* sp. observés en septembre 2011 sont loin d'avoir retrouvé leurs valeurs initiales, particulièrement sur i80 et i40 où l'espèce était bien présente en début d'expérience. Il faut également noter une diminution de son recouvrement entre octobre 2010 et septembre 2011 sur les transects i10 et i40, passant de 2,5% à 0,6% sur i10 et de 2,1% à 1,4% sur i40. Le transect témoin indique effectivement que le taux de recouvrement moyen de cette espèce avoisine les 6% tout au long de l'expérience, y compris en septembre 2011.

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Press »

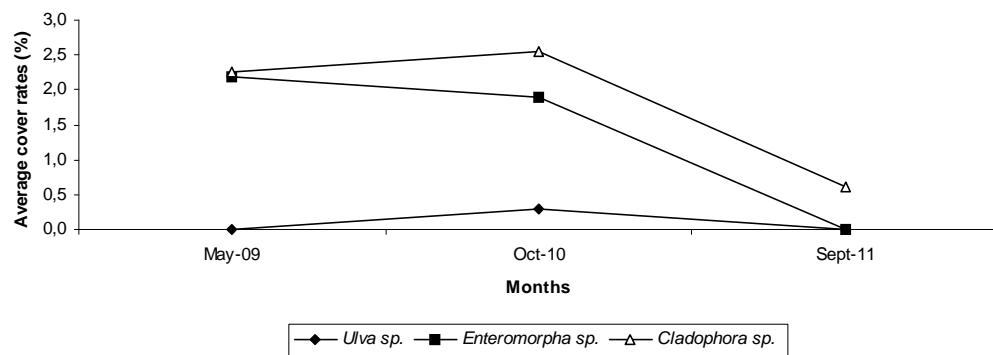
a) 80 steps



b) 40 steps



c) 10 steps



d) 0 steps

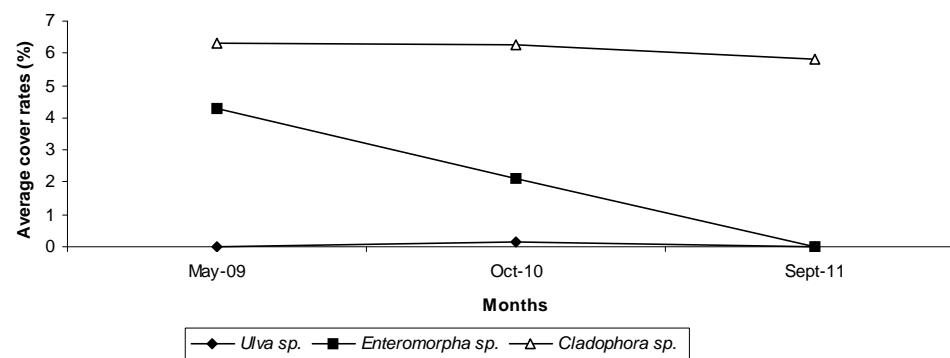


Fig.35. Average cover rates (%) of green algae with stratum II: *Ulva sp.*, *Enteromorpha sp.* and *Cladophora sp.* for a) transect under a pressure of 80 steps, b) transect under a pressure of 40 steps, c) transect under a pressure of 10 steps and d) transect untrampled, and for three periods: before the start of trampling (may 2009); 17 months post-impact (october 2010); 11 months after the end of trampling (september 2011).

2.4.4. Algues rouges de strate I

Très présente au démarrage de l'expérience sur chacune des zones de transect, puis diminuant fortement jusqu'en octobre 2010, l'espèce *Lithophyllum incrustans* présente un taux de recouvrement moyen qui a de nouveau augmenté en septembre 2011 sur toutes les zones de transect (Fig.36). Atteignant globalement la même valeur qu'en mai 2009 sur le transect i40 (6%), elle est encore loin de ses taux d'origine sur les transects i10 et i80, respectivement égaux à 4% et 7% en septembre 2011, contre 16% et 28% en mai 2009.

Dans la même catégorie d'algues encroûtantes de strate I, le taux de recouvrement moyen en *Mastocarpus stellatus* qui avait surtout augmenté sous l'effet du piétinement au niveau des transects i40 et i80, présente sur ces mêmes zones des taux moins élevés en septembre 2011, se rapprochant globalement des taux observés au démarrage de l'expérience, soit respectivement : 1,5% sur i40 et 1% sur i80.

2.4.5. Faune coloniale, balanes et roche nue

La figure 37 affiche des résultats très intéressants concernant les évolutions de recouvrements en **faune coloniale, balanes et le taux de roche nue**. Un an après l'arrêt du piétinement, les taux de recouvrement en éponges et bryozoaires coloniaux ont augmenté sur chacune des zones de transect piétinées, particulièrement au niveau du transect i10 sur lequel ces deux groupes avaient fortement diminué. Cependant, à l'exception des éponges au niveau du transect i40 qui présentent un taux de recouvrement plus élevé que celui observé en mai 2009, aucun taux de recouvrement observé au démarrage de l'expérience n'est encore atteint en septembre 2011 pour ces deux groupes.

Les variations les plus fortes concernent finalement les taux de recouvrement en balanes vivantes et en roche nue, particulièrement au niveau du transect i80 qui a subi la plus forte pression de piétinement. L'abondance des balanes toutes espèces confondues, a en effet considérablement augmenté sur cette zone passant d'un recouvrement de 4% en octobre 2010 à un recouvrement de 15% en septembre 2011 et dépassant également le taux de 8% observé en mai 2009. La tendance est la même sur les deux autres zones de transects mais dans des proportions moindres, passant en moyenne de 2% à 3% environ sur le transect i40 et de 7% à 10% environ au niveau du transect i10. Les taux de balanes mortes en revanche restent stables ou diminuent selon les zones. Une comparaison avec le transect témoin i0 permet de constater que ce **fort recrutement en balanes ne s'étend pas à toute la zone rocheuse sélectionnée** pour le suivi. Sur ce transect en effet, la tendance est toute autre et montre à l'inverse une diminution du recouvrement en balanes vivantes, passant d'un taux moyen égal à 13,6% en octobre 2010 à un taux moyen de 4,4% en septembre 2011. Parallèlement à ces observations, une diminution du taux de roche nue est constatée sur les transects i40 et i80 avec des taux qui passent de 15% à 13% sur i80 et de 8% à 5% environ sur i40.

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Press »

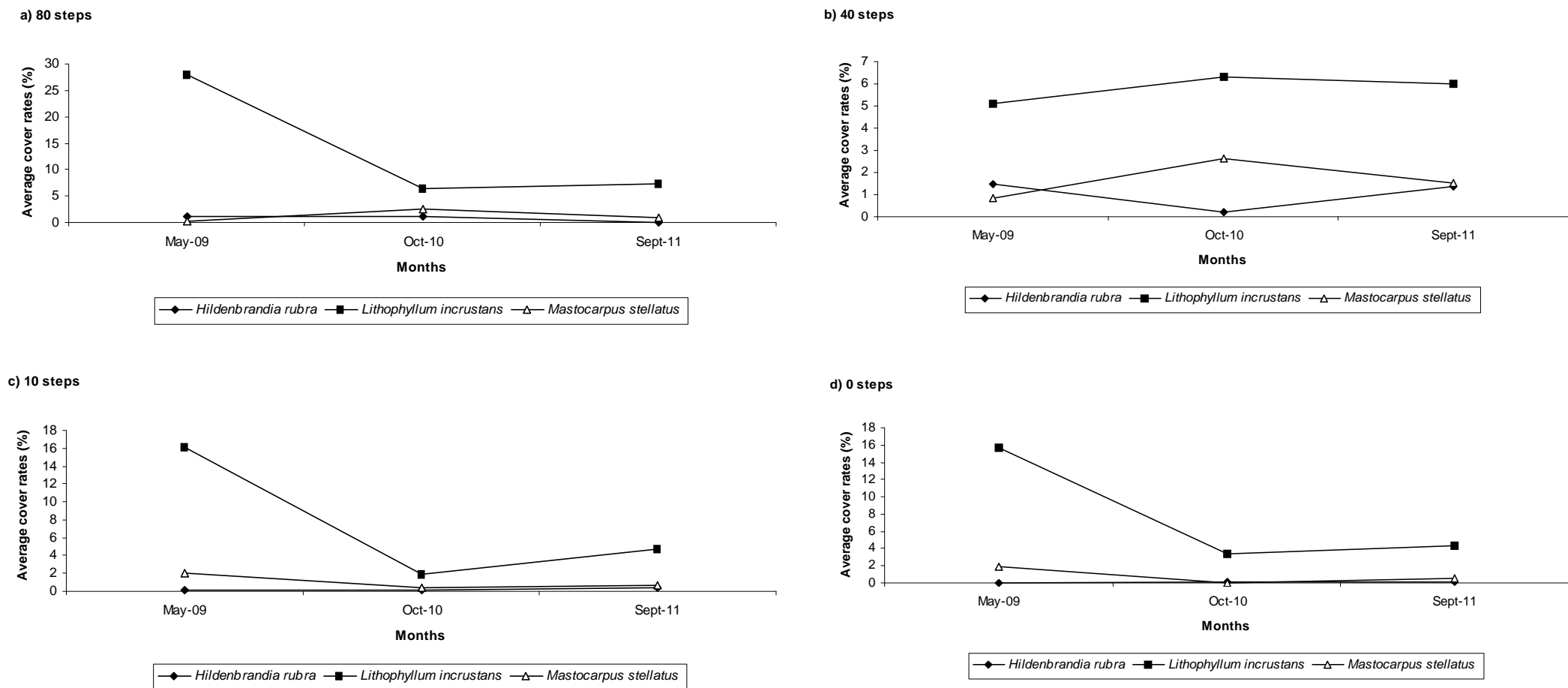
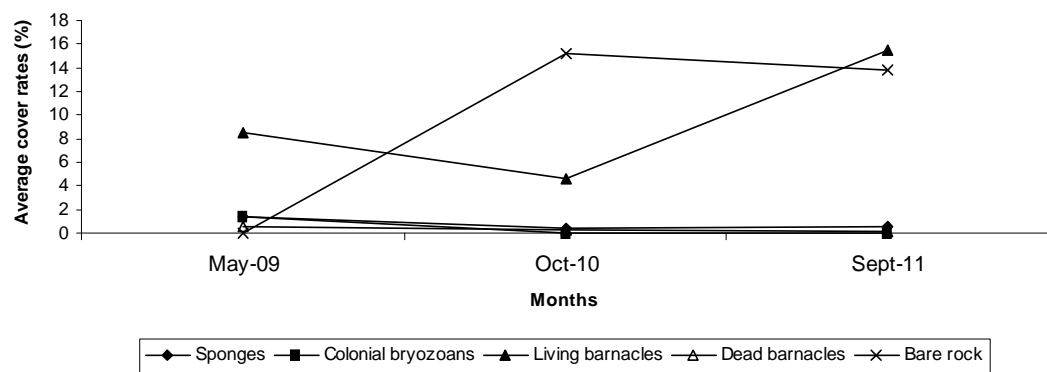


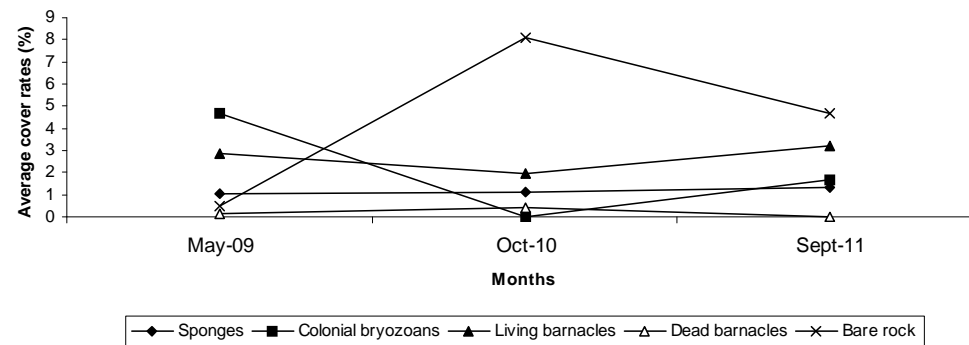
Fig.36. Average cover rates (%) of red encrusting algae with stratum I: *Hildenbrandia rubra*, *Lithophyllum incrustans* and *Mastocarpus stellatus* for a) transect under a pressure of 80 steps, b) transect under a pressure of 40 steps, c) transect under a pressure of 10 steps and d) transect untrampled, and for three periods: before the start of trampling (may 2009); 17 months post-impact (october 2010); 11 months after the end of trampling (september 2011).

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Press »

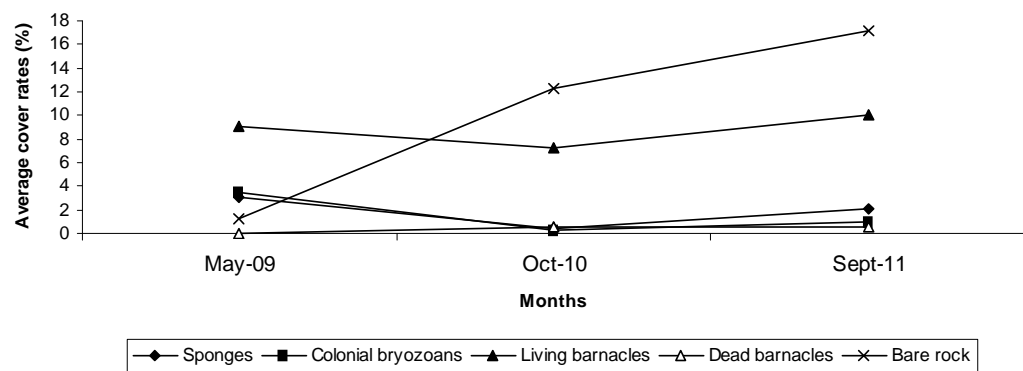
a) 80 steps



b) 40 steps



c) 10 steps



d) 0 steps

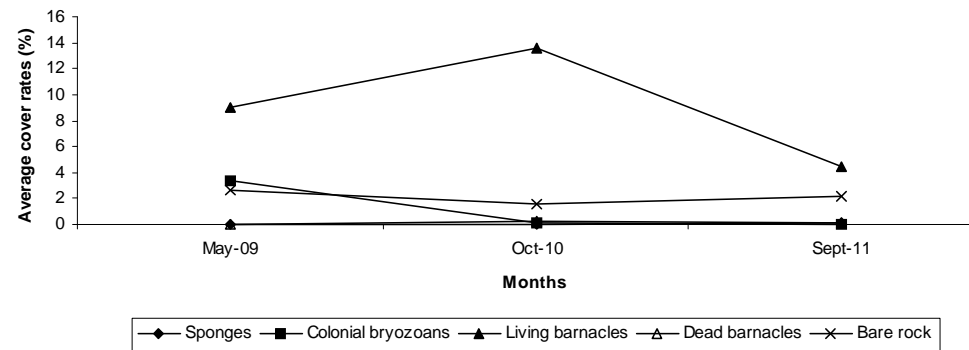


Fig.37. Average cover rates (%) of sponge, colonial bryozoans, living and dead barnacles and rate of bare rock for a) transect under a pressure of 80 steps, b) transect under a pressure of 40 steps, c) transect under a pressure of 10 steps and d) transect untrampled, and for three periods: before the start of trampling (may 2009); 17 months post-impact (october 2010); 11 months after the end of trampling (september 2011).

2.4.6. *Mytilus edulis*

Le mois de septembre 2011 montre également une diminution des densités en *Mytilus edulis* dites « fixées » sur le transect i10 et une disparition totale de cette même catégorie sur le transect i40 (Fig.38). Les densités sont en revanche identiques à celles observées en octobre 2010 sur les transects i80 et i0, soit en moyenne 0,2 individus de moules dites « mobiles » sur i80 et 0,4 individus de moules dites « fixées » sur i0. Il est donc possible d'avancer qu'après arrêt du piétinement de type press, aucun recrutement pour cette espèce et donc aucune recolonisation des zones piétinées par de nouveaux individus de *Mytilus edulis* n'a eu lieu, quel que soit le transect permanent observé.

2.4.7. Faune mobile

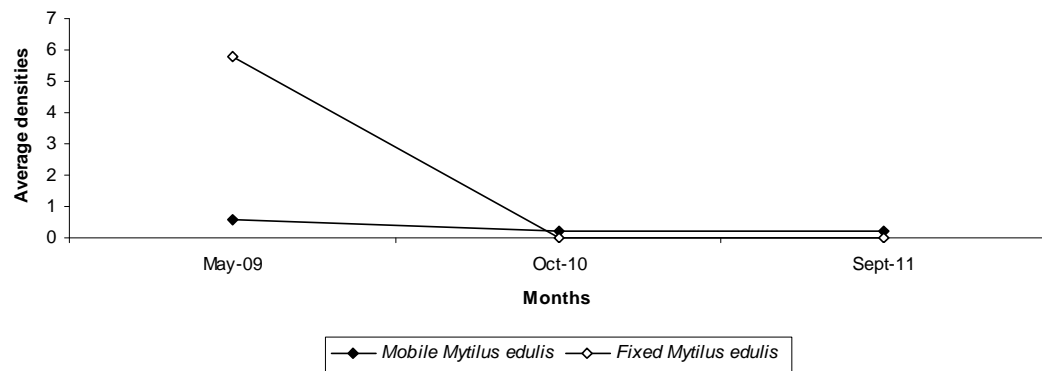
La figure 39 enfin, s'intéresse aux variations de densités des **espèces de faune mobile** les mieux représentées sur les zones de transect considérées et qui ont montré le plus de sensibilité au piétinement à travers les précédents résultats. Ainsi, malgré une augmentation par rapport au mois d'octobre 2010, les densités de *Patella* sp., *Gibbula umbilicalis* et *Littorina obtusata* ou *Littorina fabalis* sont encore inférieures aux densités de départ en septembre 2011 sur le transect le plus piétiné i80. A cette même période et pour le même transect, une nouvelle diminution d'*Actinia equina* est observée.

Sur la zone régulièrement piétinée par 40 pas, toutes les densités, à l'exception de celle d'*Actinia equina*, ont en revanche augmenté un an après l'arrêt du piétinement et dépassent les taux observés en mai 2009.

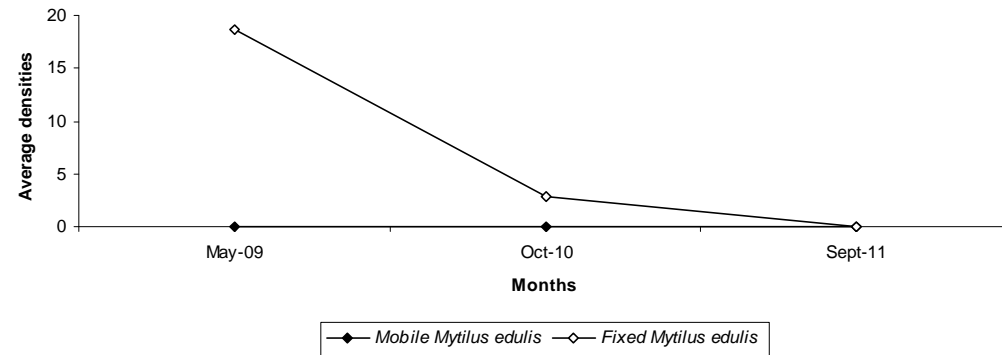
Les résultats de la partie 2.1.c ont montré des variations de la faune mobile sur le transect i10 se rapprochant de celles du transect i0. A nouveau la figure 39 met en évidence des densités de *Gibbula umbilicalis* et *Littorina obtusata* ou *fabalis* qui varient mais se maintiennent globalement dans les mêmes proportions tout au long de l'expérience jusqu'en septembre 2011 sur ces deux transects. Seul le nombre de Patelles augmente un an après l'arrêt du piétinement, passant de cinq à sept individus en moyenne sur i10 et de 2,8 à 3,8 en moyenne sur i0.

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Press »

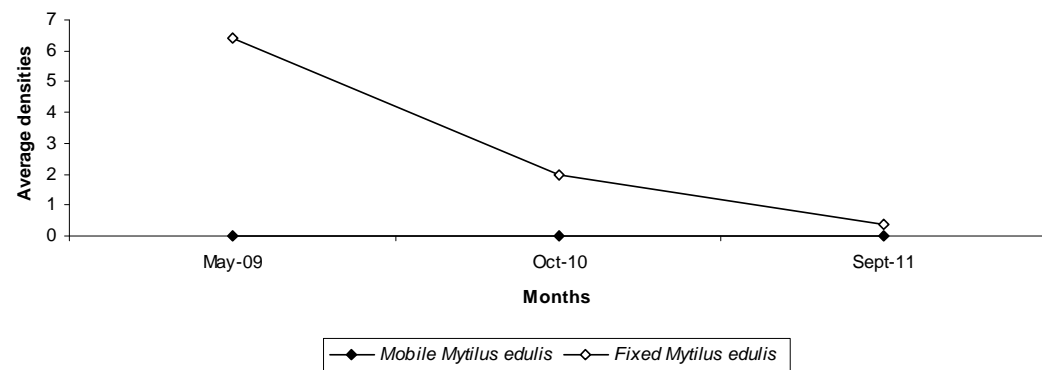
a) 80 steps



b) 40 steps



c) 10 steps



d) 0 steps

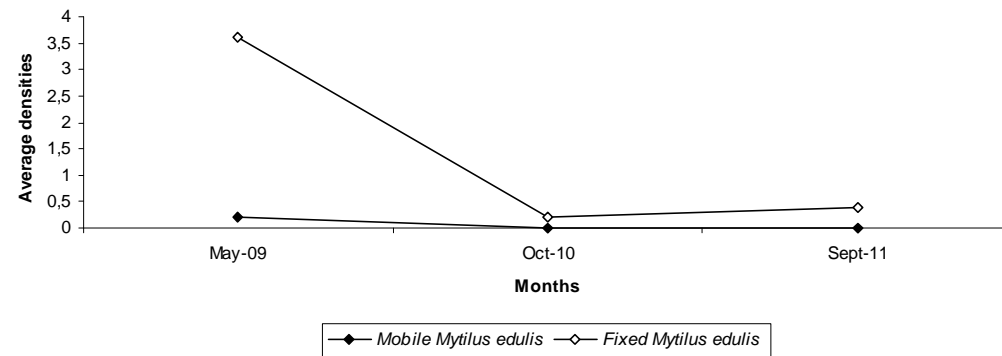
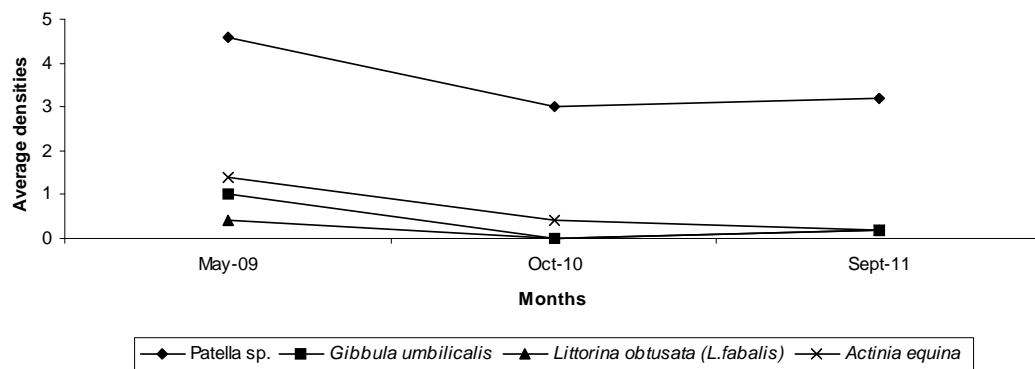


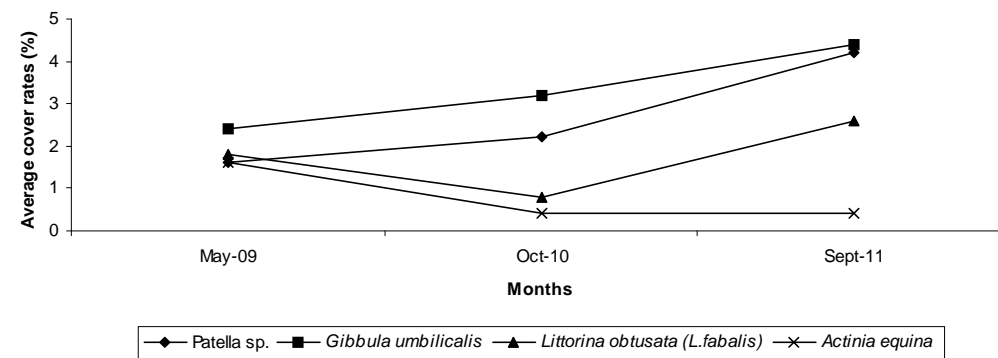
Fig.38. Average cover rates (%) of *Mytilus edulis* for a) transect under a pressure of 80 steps, b) transect under a pressure of 40 steps, c) transect under a pressure of 10 steps and d) transect untrampled, and for three periods: before the start of trampling (may 2009); 17 months post-impact (october 2010); 11 months after the end of trampling (september 2011).

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Press »

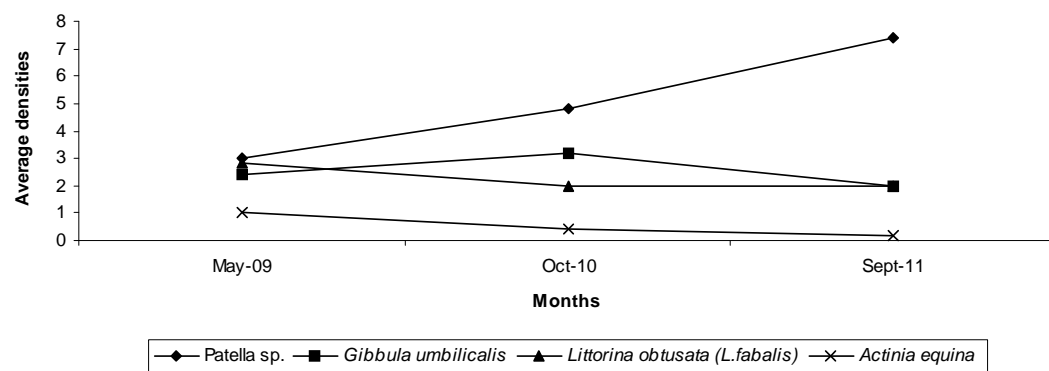
a) 80 steps



b) 40 steps



c) 10 steps



d) 0 steps

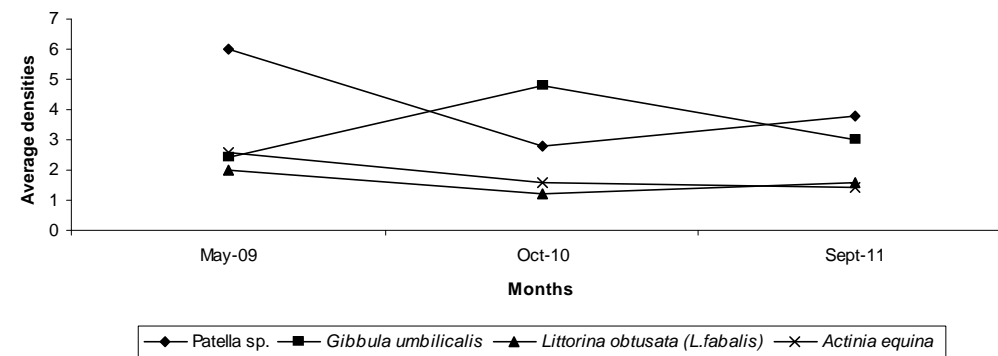


Fig.39. Average cover rates (%) of mobile fauna: *Patella sp.*, *Gibbula umbilicalis*, *Littorina obtusata* or *L.fabalis* and *Actinia equina* for a) transect under a pressure of 80 steps, b) transect under a pressure of 40 steps, c) transect under a pressure of 10 steps and d) transect untrampled, and for three periods: before the start of trampling (may 2009); 17 months post-impact (october 2010); 11 months after the end of trampling (september 2011).

2.4.8. Bilan des suivis de recolonisation

Un premier résultat concerne le nombre de pieds d'*Ascophyllum nodosum* et *Fucus serratus* observés à l'intérieur des quadrats piétinés un an après l'arrêt du piétinement. S'ils n'ont pas été évalués au démarrage du piétinement et avant chaque épisode mensuel de piétinement, rappelons qu'un dénombrement des pieds arrachés pour ces deux espèces a eu lieu après chaque épisode de piétinement. Ce dernier a permis d'observer un total de **443 pieds** arrachés pour *Ascophyllum nodosum* et de **153 pieds** pour *Fucus serratus* sur l'ensemble des transects piétinés. Ces chiffres couplés aux fortes pertes de biomasses observées pour les deux espèces, permettent de comprendre pourquoi en septembre 2011, les quadrats permanents piétinés concentrent encore *très peu d'individus en Ascophyllum nodosum et Fucus serratus*.

Par ailleurs les individus restants ou nouvellement recrutés à l'intérieur des quadrats piétinés sont encore de petite taille et ne dépassent pas quelques dizaines de centimètres un an après l'arrêt du piétinement. Les strates II demeurent alors encore largement majoritaires sur l'ensemble des zones piétinées.

Directement reliée à *Ascophyllum nodosum*, l'espèce épiphyte *Vertebrata lanosa* n'a pas retrouvé ses taux d'origine sur les zones piétinées. Egaleme nt moins bien représentée sur le transect témoin en septembre 2011 qu'en mai 2009, l'impact du piétinement ne semble pas être la seule cause de diminution de l'espèce et se surajoute très probablement à une *variation saisonnière*. Les périodes préférentielles de recrutement et de croissance des Fucales étant le printemps et l'été, c'est en effet à ce moment-à qu'*Ascophyllum nodosum* porteur de *Vertebrata lanosa* présente les plus fortes densités.

Parmi les espèces d'algues rouges de strate II observées précédemment, seul *Mastocarpus stellatus* a retrouvé ses taux d'origine sur chacune des zones piétinées. L'espèce *Caulacanthus ustulatus*, très opportuniste, semble *poursuivre sa progression sur les zones de roche nue* comme le montrent ses taux de recouvrement en septembre 2011, bien plus élevés qu'au démarrage de l'expérience en mai 2009. En septembre 2011, les algues *Ulva sp.* et *Enteromorpha sp.*, également opportunistes mais dont la croissance est davantage favorisée au printemps et en été, ont quasiment disparu des zones de transects. Quant à l'espèce pérenne et non opportuniste *Cladophora sp.* elle n'a pas retrouvé ses taux d'origine et va jusqu'à présenter des taux de recouvrement moyens inférieurs à ceux d'octobre 2010 sur les zones i10 et i40. Si d'après les résultats obtenus, la croissance de *Cladophora sp.* ne semble pas subir de variations saisonnières, elle peut, en revanche, être sujette à des *processus de compétition pour l'espace entre espèces* au moment de la recolonisation, processus susceptibles d'expliquer certaines diminutions ou à l'inverse, augmentations dans les taux de recouvrement ou densités des différentes espèces.

Ces processus de compétition semblent également *intervenir au niveau des strates I de la communauté*. Les algues rouges encroûtantes *Lithophyllum incrustans* et *Mastocarpus stellatus* présentent en effet des évolutions inverses à mesure que le piétinement est appliqué, puis dès l'arrêt de celui-ci. Contrôlée par des facteurs biotiques ou abiotiques mais également

accentuée par l'impact des pas, la régression en *Lithophyllum incrustans* est d'autant plus forte que l'intensité de piétinement est élevée. L'espèce *Mastocarpus stellatus* quant à elle semble indirectement favorisée par cette régression et l'espace de roche nue qui se libère ; elle montre une augmentation sur les transects i40 et i80 tout au long de l'expérience. Un an après l'arrêt du piétinement, *Lithophyllum incrustans* gagne à nouveau du terrain tandis que les taux de recouvrement moyens de *Mastocarpus stellatus* diminuent.

Très élevés sur chacune des zones piétinées en fin d'expérience (octobre 2010), les taux moyens de roche nue observés en septembre 2011 le sont toujours malgré de faibles diminutions observées sur i40 et i80. L'apparition de ces larges zones de roche nue va favoriser dès l'arrêt du piétinement l'arrivée de nouvelles espèces d'algues et de faune, et notamment ***un fort recrutement en balanes comme en témoignent les taux de recouvrement moyens en balanes très élevés observés en septembre 2011.*** Cela est particulièrement vrai pour le transect le plus piétiné i80 qui présentait également le taux moyen de roche nue le plus élevé en fin d'expérience.

Pour illustrer ce cas de figure, prenons l'exemple du quadrat permanent n°1 du transect i80 : les cinq premières photos (Fig.40) représentent les différentes étapes qui marquent les disparitions d'espèces sous l'impact du piétinement (avant piétinement en mai 2009, cinq mois après en octobre 2009, puis en janvier 2010, mai 2010 et octobre 2010), et la sixième correspond à l'apparence de la zone un an après l'arrêt du piétinement (septembre 2011). Le résultat est flagrant : presque totalement mise à nue en octobre 2010, la surface de quadrat initialement colonisée par une première strate algale en *Ascophyllum nodosum* et une strate sous-jacente de *Lithophyllum incrustans*, se retrouve en septembre 2011 complètement recouverte de balanes (*Balanus crenatus*, *Balanus perforatus* et *Semibalanus balanoides*).

Les ***espèces de faune mobile*** observées à travers les précédents résultats ***recolonisent elles aussi les zones i40 et i80*** sur lesquelles elles avaient fortement diminué voire disparu. Si les densités observées en septembre 2011 au niveau du transect i40 sont équivalentes à celles observées en mai 2009 sur la même zone, ce n'est pas encore le cas au niveau du transect i80.

En revanche, il est possible de noter qu'***aucun recrutement en *Mytilus edulis* n'a eu lieu suite à l'arrêt du piétinement en octobre 2010*** comme en témoignent en effet les différentes zones de transects piétinées et témoin sur lesquelles les densités de *Mytilus edulis* sont équivalentes ou inférieures à celles observées en octobre 2010. De nouveau, les processus de compétition pour l'espace entre espèces peuvent être évoqués pour expliquer cette absence de recrutement en *Mytilus edulis*, et notamment l'alternance des cycles moules-balanes sur une zone rocheuse.

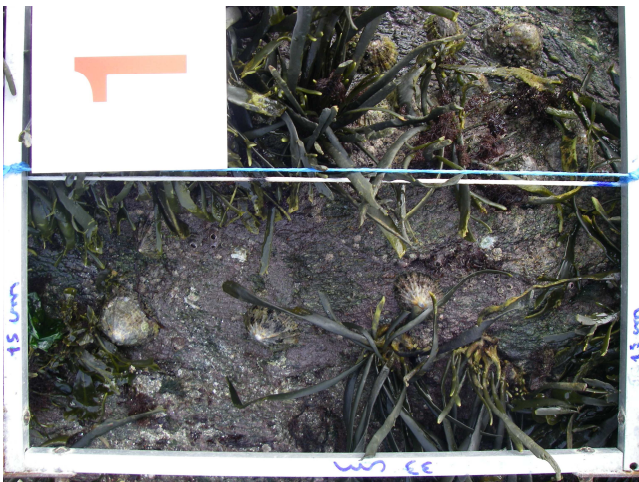
Partie II – Résultats : Piétinement de type « Press »



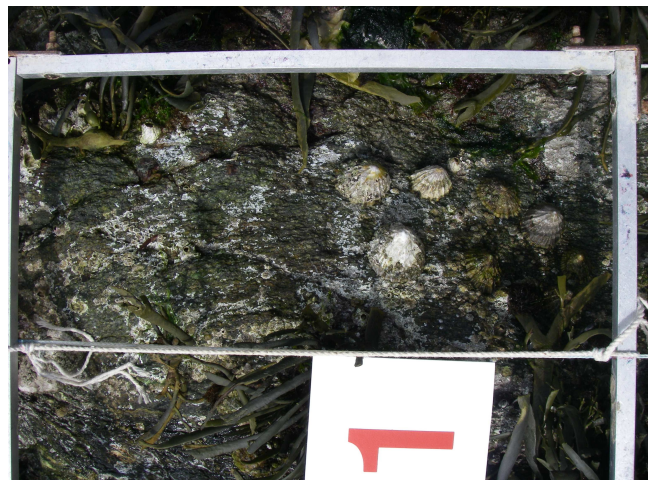
a) May 2009



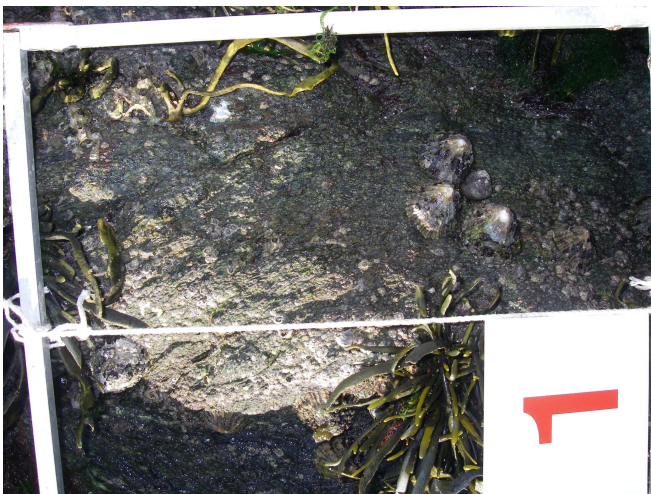
b) October 2009



c) January 2010



d) May 2010



e) October 2010



f) September 2011

Fig.40. Stages of species losses under a « press » trampling of 80 steps for plot number 1, and observation of the area one year after the stop of trampling.

2.5. Piétinement de type « pulse » et seuils de perturbation

Cette seconde approche expérimentale est tout à fait complémentaire du premier suivi mené. Les effets d'un piétinement de type « pulse » sont ici testés sur des espèces ou habitats qui ne sont pas tous situés au même niveau de l'estran. En raison de son mode d'application, cette approche permet également la recherche de seuils de perturbation.

2.5.1. Variation des taux de recouvrements

Les recouvrements des quatre espèces suivies – i.e. *Fucus spiralis*, *Fucus serratus*, *Ascophyllum nodosum* et *Mytilus edulis* – ont été mesurés dans chacun des réplicats avant et après application des 600 pas (Fig.41).

A l'exception du *Fucus serratus* qui recouvre à 95% l'un des deux réplicats et la seconde zone de moulière pour laquelle un recouvrement de 97% est observé, tous les autres quadrats sont recouverts à 100% par l'espèce considérée avant piétinement.

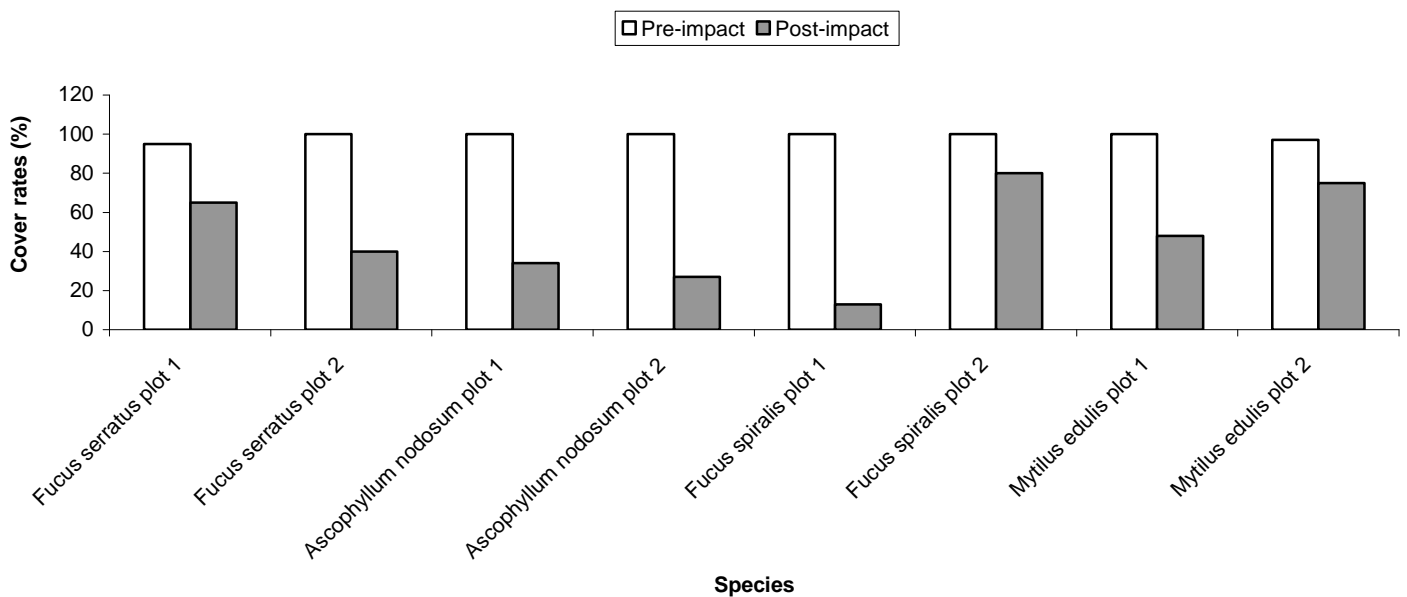
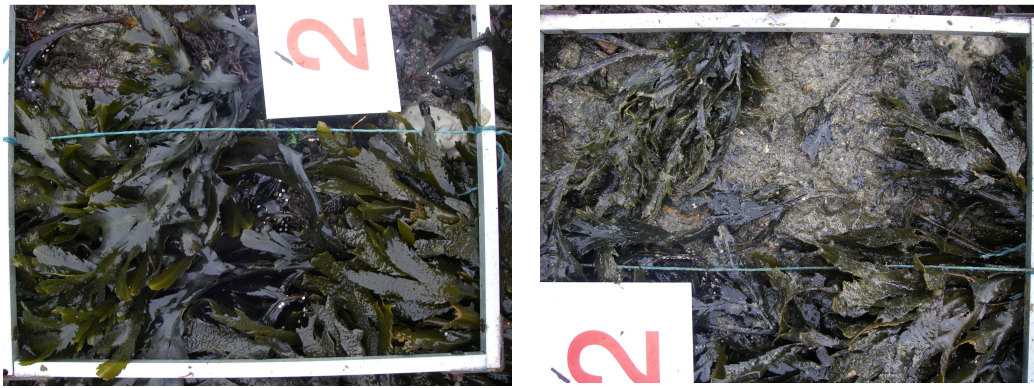


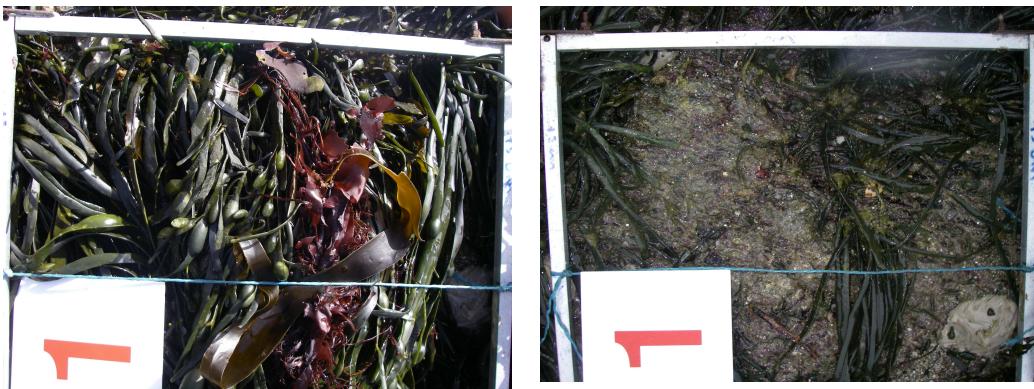
Fig.41. Cover rates (%) of *Fucus serratus*, *Ascophyllum nodosum*, *Fucus spiralis* and mussel beds of *Mytilus edulis*, in each plot and before and after the « pulse » trampling of 600 steps.

Contrairement à la première approche expérimentale, les taux de recouvrement enregistrés d'une espèce à l'autre ou d'une zone de piétinement à l'autre pour une même espèce, sont donc tous similaires ici.

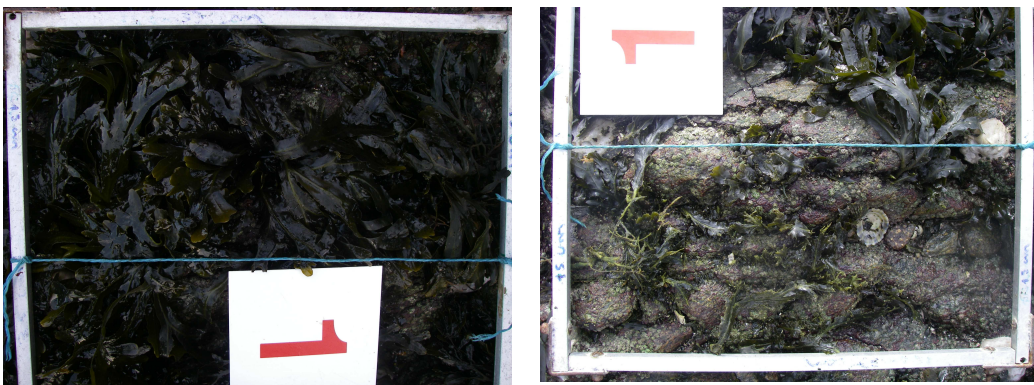
L'historgramme (Fig.41) et les photos (Fig.42) montrent ensuite de fortes pertes de recouvrement pour chacune des espèces et chacun des réplicats après application des 600 pas, avec une perte maximale de 87% pour *Fucus spiralis* dans le quadrat 1 et une perte minimale de 20% pour cette même espèce dans le quadrat 2.



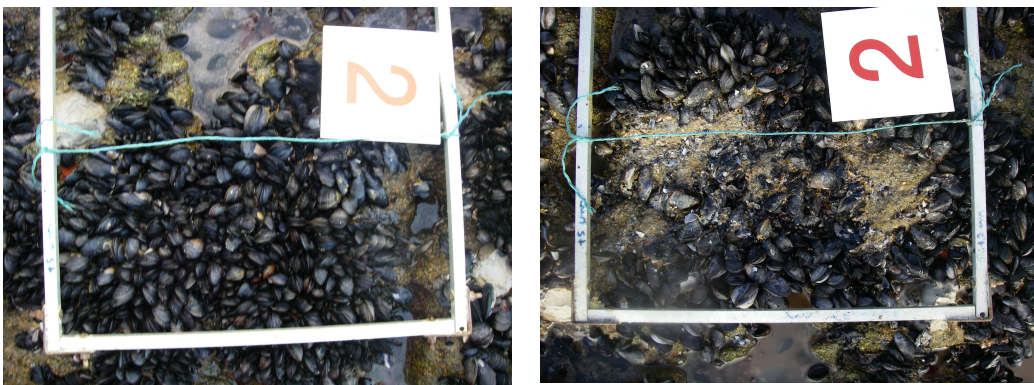
a) Plot 2 with *Fucus serratus*



b) Plot 1 with *Ascophyllum nodosum*



c) Plot 1 with *Fucus spiralis*



d) Plot 2 with mussel bed of *Mytilus edulis*

Fig. 42. Pictures of one of the plot with a) *Fucus serratus*, b) *Ascophyllum nodosum*, c) *Fucus spiralis* and d) mussel beds of *Mytilus edulis*, before trampling (on the left) and after trampling (on the right).

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Pulse »

En moyenne, *Fucus spiralis* enregistre donc une **perte de 50%** sur la surface de 0,05m² considérée et après un piétinement intensif de 600 pas. De la même manière la perte de recouvrement sur le premier quadrat de *moulière* est relativement élevée (52%) et moins élevée sur le second quadrat (22%), c'est donc une **perte de recouvrement moyenne égale à 37%** qui est observée pour cet habitat.

Les diminutions de recouvrement pour *Fucus serratus* suivent la même tendance avec 30% de perte enregistrée pour le premier quadrat puis 60% pour le second, soit une **perte moyenne de 45%**. L'écart enfin, est moins élevé pour les quadrats d'*Ascophyllum nodosum* qui subissent des pertes de recouvrement respectivement égales à 66 et 73% après passage des 600 pas, soit **69,5% en moyenne**.

En résumé : La plus forte perte moyenne de recouvrement enregistrée suite à un piétinement de type « pulse » de 600 pas, est obtenue pour *Ascophyllum nodosum*, puis pour *Fucus spiralis*, viennent ensuite *Fucus serratus* et l'habitat moulière.

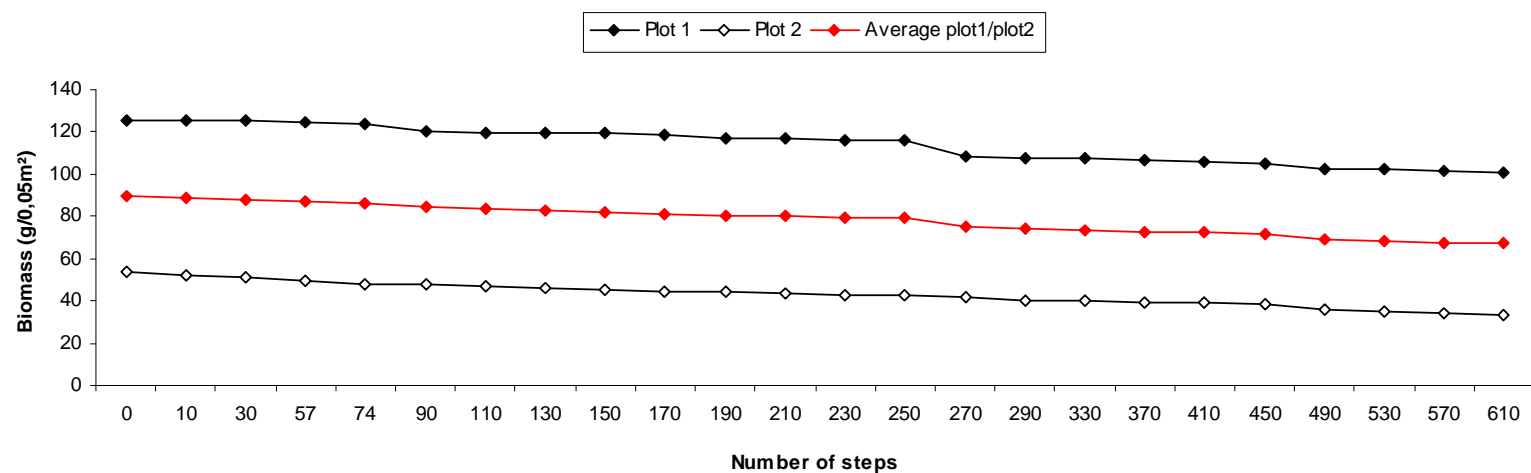
Le facteur « taux de recouvrement initial » étant contrôlé dans cette expérience, deux autres facteurs sont susceptibles d'expliquer les écarts de pertes de recouvrement observés entre deux quadrats qui contiennent la même espèce : *le facteur « rugosité » du substrat rocheux sous-jacent*, c'est-à-dire le *nombre de microhabitats* de type fissures, petites crêtes rocheuses, pente, etc. qui peut être différent d'un quadrat à l'autre et peut donc accentuer ou à l'inverse affaiblir l'impact du piétinement, et *le facteur « densité »* exprimé ici en nombre d'individus par espèces autrement dit, en nombre de pieds d'algues ou nombre de moules dans chaque quadrat, qui peut également être variable d'un quadrat à l'autre malgré un taux de recouvrement similaire.

2.5.2. Pertes de biomasses au cours du temps et mise en évidence de seuils de perturbation par espèce

Les pertes de biomasses en *Fucus serratus* (Fig.43a), en *Ascophyllum nodosum* (Fig.43b), *Fucus spiralis* (Fig.44a) et *Mytilus edulis* (Fig.44b) ont été enregistrées au cours du piétinement de 600 pas. Pour chaque espèce observée, trois courbes d'accumulation de biomasses ont été réalisées : une par réplicat et la courbe d'accumulation correspondant aux valeurs moyennes obtenues à partir des deux réplicats. Il s'agit également de **courbes d'accumulations inversées**, qui partent de la biomasse totale initialement contenue dans chaque réplicat jusqu'à la biomasse restante à l'issue des 600 pas.

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Pulse »

a) *Fucus serratus*



b) *Ascophyllum nodosum*

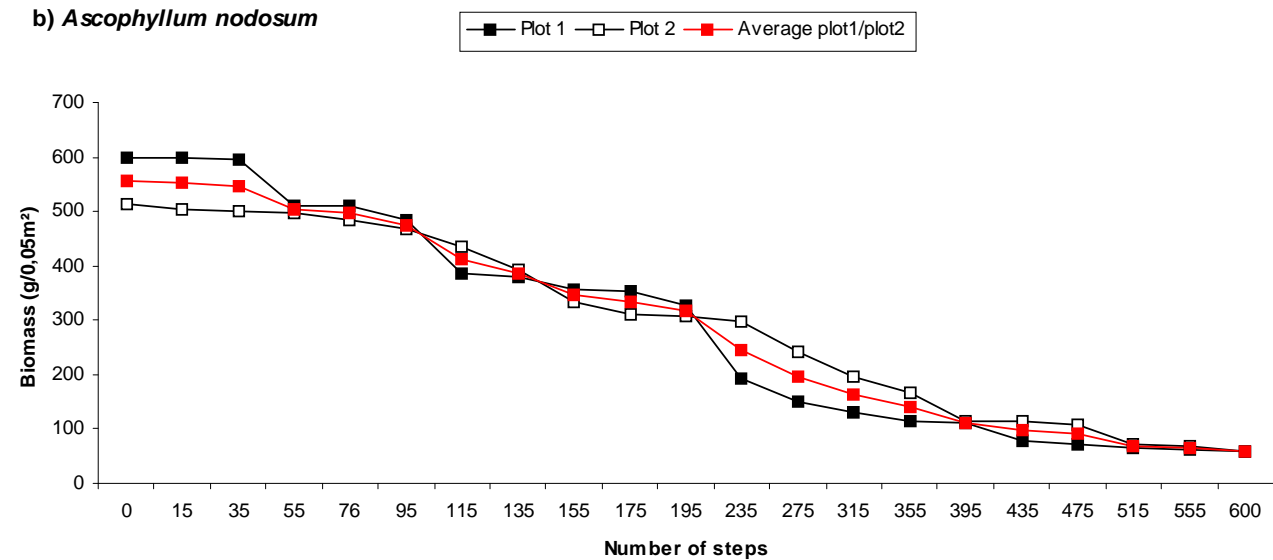
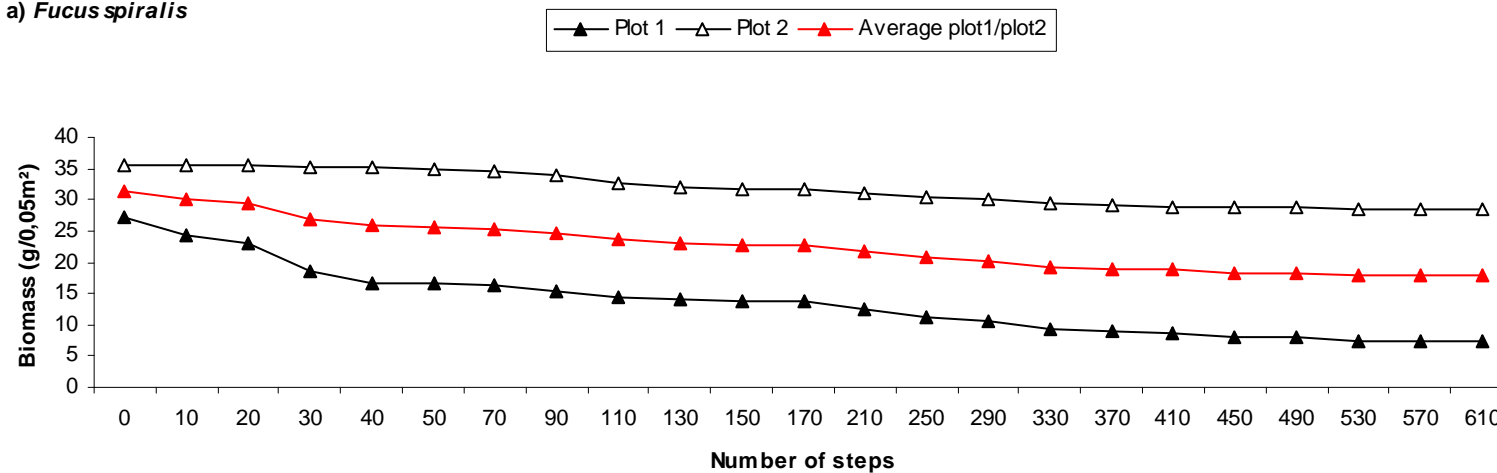


Fig. 43. Cumulative biomass inverted (in grams dry weight) of a) *Fucus serratus* and b) *Ascophyllum nodosum* fragments or individuals collected after each trampling episode of 10, 20 or 40 steps.

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Pulse »

a) *Fucus spiralis*



b) Mussel beds of *Mytilus edulis*

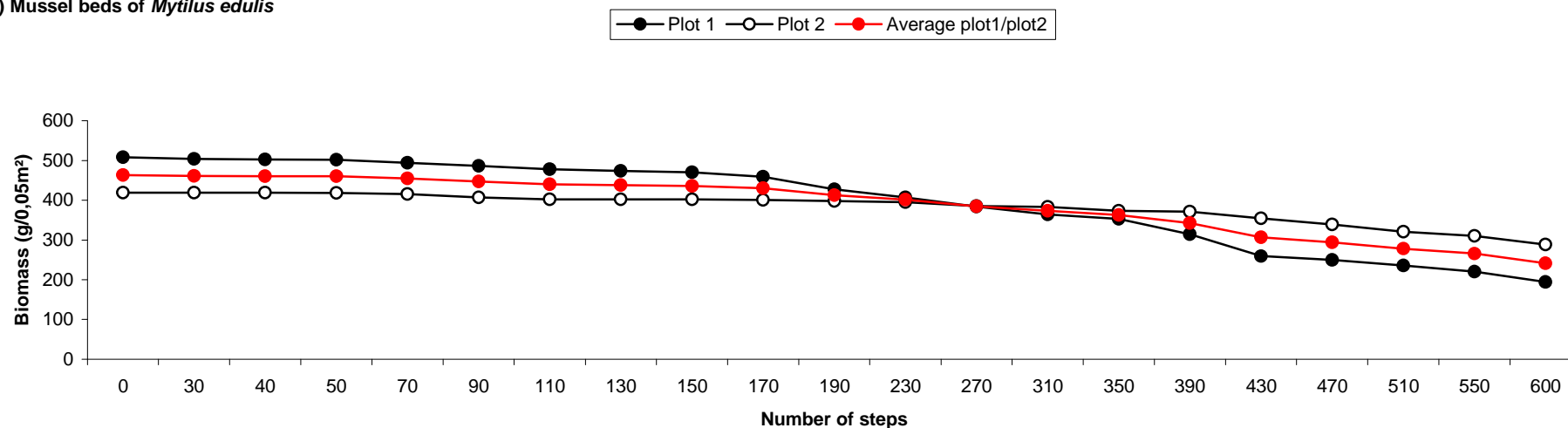


Fig. 44. Cumulative biomass inverted (in dry weight and grams) for a) *Fucus spiralis* and b) mussel bed of *Mytilus edulis* fragments or individuals collected after each trampling episode of 10, 20 or 40 steps.

a) Biomasses initiales avant piétinement

Les biomasses d'algues ou de moules contenues dans chaque réplikat avant application des 600 pas ont été déterminées à la fin de l'expérience à partir de la biomasse restante dans chaque réplikat et de la quantité de biomasse totale collectée au cours du piétinement.

Mises en évidence à travers les différentes courbes d'accumulation inversées, leurs valeurs s'élèvent dans l'ordre décroissant à : **600g et 514g** pour *Ascophyllum nodosum* (Fig.43b), **508g et 419g** en ce qui concerne les moulières de *Mytilus edulis* (Fig.44b), **125g et 54g** environ pour les quadrats 1 et 2 de *Fucus serratus* (Fig.43a) et **27g et 35g** pour les quadrats de *Fucus spiralis* (Fig.44b).

Des **différences de biomasses initiales sont donc observées d'une espèce à l'autre** ou d'un réplikat à l'autre pour une même espèce. Or, ni la surface des quadrats, identique d'un quadrat à l'autre, ni les taux de recouvrement des espèces avant le démarrage de l'expérience qui atteignent ou se rapprochent des 100% de recouvrement, ne peuvent être à l'origine de ces écarts de biomasse initiale. A partir de ce constat, seuls les facteurs « **morphologie** » et « **densité** » de l'espèce semblent pouvoir expliquer ces différences.

Aucun dénombrement de pieds d'algues ou d'individus de moules n'a été ou n'a pu être réalisé avant application des 600 pas. Cependant, d'après les connaissances que nous avons de la morphologie de chaque espèce ou encore de l'architecture d'un habitat tel que les moulières, nous pouvons émettre l'hypothèse que parmi les quatre espèces observées dans ce suivi, ce sont très probablement ***Ascophyllum nodosum***, en raison du grand nombre de pieds pouvant être rattachés à un seul et même crampon, et ***Mytilus edulis***, organisée en moulières et donc en « strates » de moules superposées les unes aux autres, qui présentent **les plus fortes densités**. D'un réplikat à l'autre cependant, la densité d'une même espèce peut varier.

Par ailleurs, la longueur élevée des thalles d'*Ascophyllum nodosum* mais également la présence d'une coquille pour *Mytilus edulis* sont également deux critères pouvant favoriser une biomasse initiale élevée.

D'après les résultats obtenus, *Ascophyllum nodosum* et *Mytilus edulis* correspondent effectivement aux deux espèces qui présentent les valeurs de biomasses initiales les plus élevées, confirmant alors l'hypothèse selon laquelle les critères **morphologie et densité** d'une espèce sont déterminants pour sa valeur de biomasse.

b) Pertes de biomasses à l'issue des 600 pas

Ascophyllum nodosum et *Mytilus edulis* correspondent aussi aux espèces pour lesquelles les plus fortes pertes de biomasses sont enregistrées à l'issue de l'expérience : **497g** en moyenne pour *Ascophyllum nodosum* et **222g** pour *Mytilus edulis*. Si ces diminutions de biomasses sont très élevées, elles ne conduisent pas pour autant à la disparition totale de ces espèces: une biomasse moyenne de 59g est retrouvée dans les quadrats d'*Ascophyllum*

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Pulse »

nodosum à l'issue de l'expérience ; quant aux quadrats de moulières, ils concentrent encore en moyenne 241g de *Mytilus edulis*. Par ailleurs, si *Ascophyllum nodosum* correspond également à l'espèce qui enregistre les plus fortes pertes de recouvrement, ce n'est pas le cas des deux quadrats de moulières encore recouverts à 48% et 75% par *Mytilus edulis* après arrêt du piétinement. D'après ces résultats, il semblerait donc que ce sont davantage **les premières strates de moules qui sont atteintes par le piétinement**, ce qui contribuerait au maintien d'un certain taux de recouvrement dans les répliqués.

En comparaison, les pertes de biomasses en *Fucus spiralis* et *Fucus serratus* sont relativement faibles, avec des pertes moyennes respectives de 13,6g et 22,6g. Ces résultats bien entendu, doivent aussi être relativisés par les biomasses initiales contenues dans les quatre quadrats et les pertes de recouvrement observées dans le point précédent. De la même manière que pour *Ascophyllum nodosum* et *Mytilus edulis*, aucune perte totale de biomasse n'est observée pour ces deux Fucales : il demeure en moyenne 18g de *Fucus spiralis* et 67g de *Fucus serratus* dans les quadrats concernés.

c) Mise en évidence du premier seuil de perturbation et fréquence de collecte des fragments

Les figures 43 et 44 permettent également la mise en évidence des premiers « seuils de perturbation » liés à l'impact du piétinement pour chacune des quatre espèces, autrement dit le **nombre de pas moyen** nécessaire pour entraîner l'écrasement, le sectionnement ou encore l'arrachement des premiers individus de chaque espèce : **15 pas pour *Ascophyllum nodosum* et *Fucus spiralis*, 20 pas pour *Fucus serratus*, et 30 pas pour *Mytilus edulis*.**

Dès lors que ce premier seuil de perturbation est identifié, **la fréquence de collecte** des fragments ou individus sectionnés ou arrachés sous l'impact des pas va être modifiée. Elle dépend principalement de l'impact observé dès les premiers pas : soit les individus se sectionnent ou se détachent facilement de leur substrat et une collecte tous les 10 pas semble judicieuse dans un premier temps, c'est notamment le cas pour le *Fucus spiralis* ; soit l'impact provoqué sur les espèces par une dizaine de pas est faible et une collecte de fragments ou d'individus tous les 20 pas semble plus adaptée comme observé sur les quadrats de *Fucus serratus* et d'*Ascophyllum nodosum*. Dans le cas des moulières, les premières *Mytilus edulis* se détachent au bout de 30 pas sur chacun des deux quadrats, la quantité d'individus et de fragments collectée à ce moment là étant relativement élevée sur le quadrat 1, il semble judicieux de ne pas aller trop vite et de poursuivre la collecte tous les 10 pas dans un premier temps.

Lorsqu'au bout de quelques séries de 10 ou 20 pas, la quantité de fragments ou d'individus arrachés n'augmente plus et donc qu'un premier « palier » est atteint, **la fréquence de collecte diminue**. Pour *Fucus serratus* et *Ascophyllum nodosum*, elle s'effectue tous les 40 pas jusqu'au terme de l'expérience à partir de 290 pas pour *Fucus serratus* et de 195 pas pour *Ascophyllum nodosum*. En ce qui concerne *Fucus spiralis* et *Mytilus edulis*, elle

passé de tous les 20 pas à partir de 50 pas, à tous les 40 pas au bout de 170 pas pour *Fucus spiralis* et 190 pas pour *Mytilus edulis*.

d) Biomasses collectées à chaque période de collecte

Les histogrammes des figures 45 et 46 permettent d'observer plus finement quelles sont les quantités de biomasses collectées et donc perdues au fil des pas pour chacune des quatre espèces.

D'une série de pas à l'autre, il apparaît que la quantité de fragments ou d'individus arrachés n'est pas toujours la même et ce, quelle que soit l'espèce observée. Des pics de biomasses sont observés sur les différents histogrammes mais leur nombre, les valeurs qui leur sont rattachées et le nombre de pas qui les provoquent, sont autant de paramètres variables d'une espèce à l'autre :

- En ce qui concerne *Fucus serratus* (Fig.45a), **trois pics de biomasse** apparaissent au cours du piétinement : le premier au bout de 90 pas avec une **biomasse moyenne** égale à 1,7g, le second au bout de 270 pas principalement au niveau du réplicat 1 sur lequel 8g de *Fucus serratus* sont arrachés, et le troisième pour 490 pas avec une **biomasse moyenne** égale à 2g.
- **De nombreux pics de biomasse** apparaissent également au niveau de l'histogramme qui représente les réplicats d'*Ascophyllum nodosum* (Fig.45b), à la différence que d'un réplicat à l'autre, ces pics ne surviennent pas tout à fait au même moment. Ce sont donc les pics **de biomasse moyenne** qui vont être préférentiellement observés ici : un premier pic survient au bout de 55 pas avec en moyenne 43g d'*Ascophyllum nodosum* collectés, le second provoque l'arrachement de 65g d'*Ascophyllum nodosum* après 115 pas effectués, le dernier enfin, va conduire à une biomasse arrachée de 72g au bout de 235 pas.
- **Quatre pics** sont observés pour *Fucus spiralis* (Fig.46a) au bout de 30, 110, 210 et 330 pas. Ils correspondent respectivement à des **biomasses moyennes** de 2,5g, 1g, 0,9g et 1,0g.
- L'histogramme de la figure 46b représente les biomasses collectées après chaque série de pas effectuée lors du piétinement de 600 pas sur les moulières de *Mytilus edulis* : quatre pics de biomasse sont de nouveau observés. Ils correspondent respectivement à des **biomasses moyennes** de 8g au bout de 90 pas, 17,5g après 190 pas, 34g environ au bout de 430 pas et 24g après 600 pas.

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Pulse »

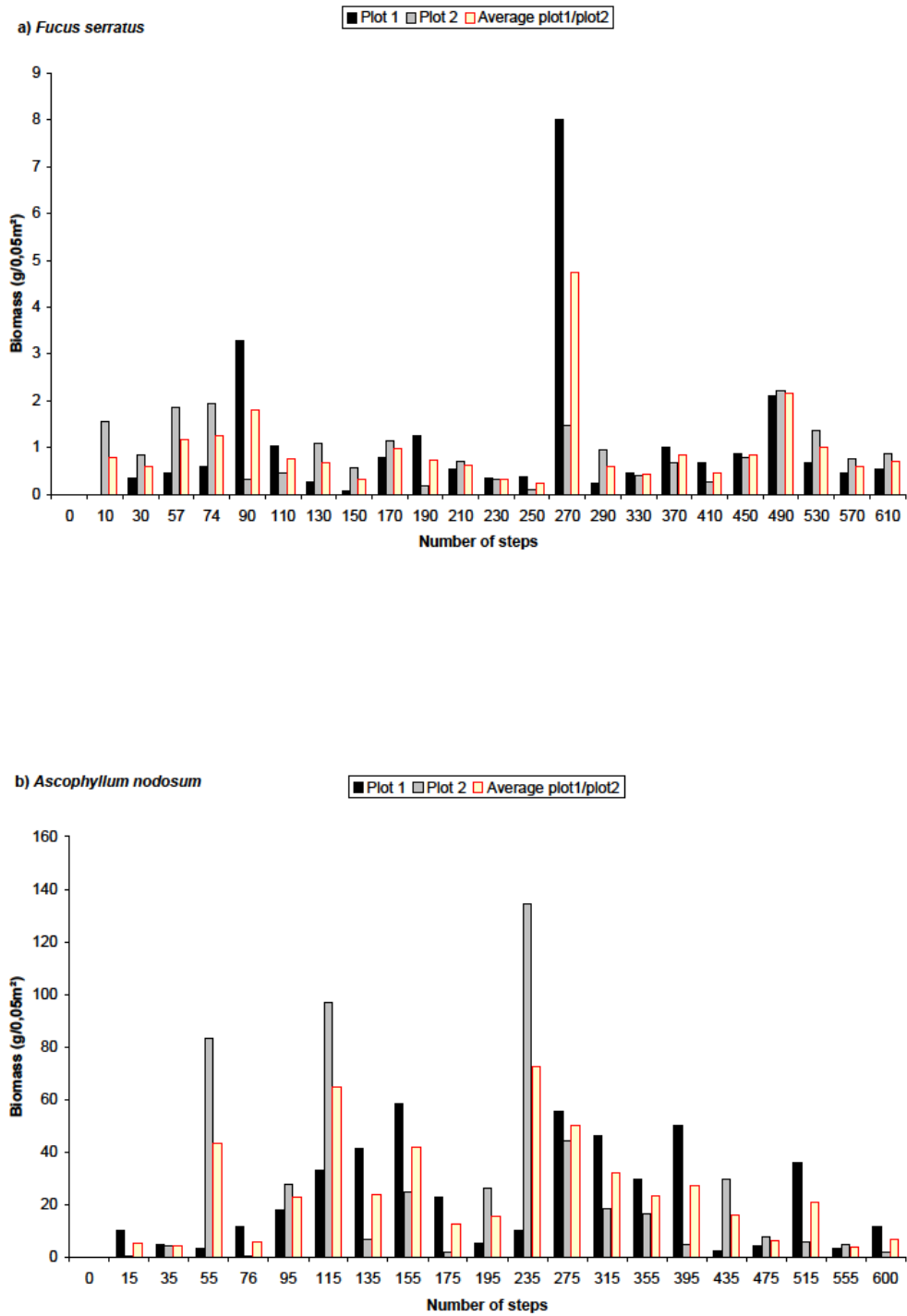


Fig. 45. Biomass (in grams dry weight) of a) *Fucus serratus* and b) *Ascophyllum nodosum* individuals or fragments collected at each trampling episode.

Partie II – Résultats : Piétinement de type « Pulse »

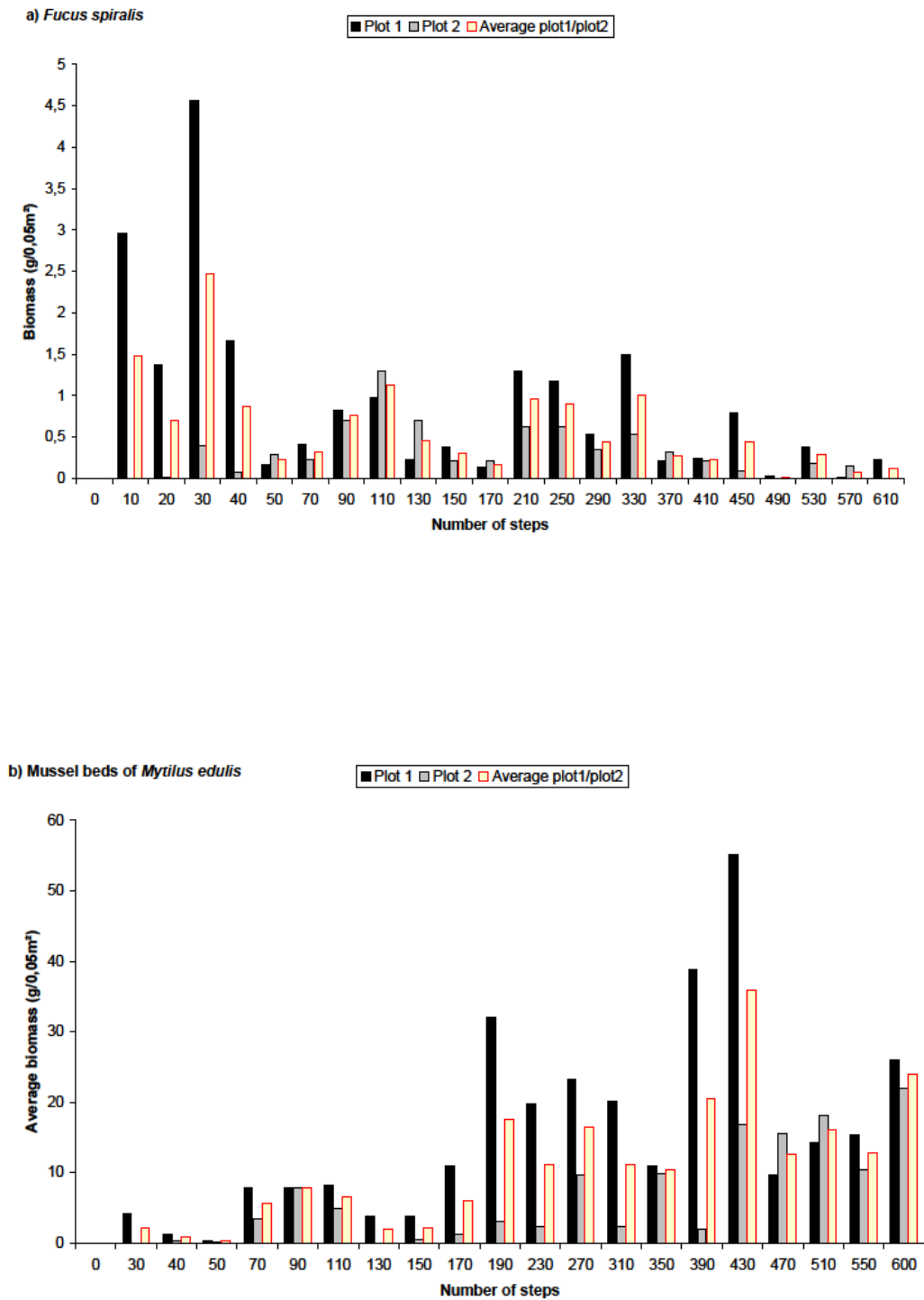


Fig. 46. Biomass (in grams dry weight) of a) *Fucus spiralis* and b) mussel beds of *Mytilus edulis* individuals or fragments collected at each trampling episode.

Dans chacun des cas, les pics de biomasse observés peuvent s'expliquer par :

- La *diminution de la fréquence de collecte* des fragments ou individus arrachés,
- Le *décrochage ou fractionnement brutal* d'un grand nombre d'individus, conséquence d'une fragilisation progressive des byssus de moules, crampons ou frondes d'algues.

e) Mise en évidence d'un seuil de perturbation n'entraînant plus aucune perte de biomasse

Si les premiers seuils de perturbation et les différents pics de pertes de biomasses sont bien mis en évidence à partir des précédents résultats, le suivi engagé ne permet pas d'atteindre d'ultimes seuils de perturbation à partir desquels les biomasses initiales et les taux de recouvrement seraient réduits à zéro et plus aucun fragment collecté. Malgré des pertes de biomasses qui conduisent à une biomasse restante très faible dans les quadrats d'*Ascophyllum nodosum* et le quadrat 1 de *Fucus spiralis*, celle-ci n'est pas égale à 0. Quelle que soit l'espèce observée, les 600 pas ne sont pas suffisants pour atteindre ces seuils de perturbation.

2.5.3. Bilan et hypothèses émises

Les **points 2.5.1 et 2.5.2.** qui concernent la seconde approche expérimentale de cette étude (piétinement de type « pulse »), mettent en évidence les résultats suivants :

- ***Un rapport entre biomasse et densité initiale des espèces*** : la biomasse d'une espèce est étroitement liée à sa densité, autrement dit au nombre de pieds/individus d'algues ou nombre d'individus de moules observé dans notre cas. Pour une espèce donnée dont les taux de recouvrement sont équivalents d'une zone à l'autre, la plus forte biomasse est donc observée dans la zone pour laquelle l'espèce présente la plus forte densité.
- ***Une perte de biomasse étroitement dépendante de la densité/biomasse initiale*** : les espèces qui présentent les densités et les biomasses initiales les plus élevées au démarrage de l'expérience sont aussi celles qui enregistrent les plus fortes pertes de biomasse à l'issue des 600 pas, soit dans l'ordre décroissant : *Ascophyllum nodosum* et *Mytilus edulis* sous forme de moulières, puis *Fucus serratus* et enfin *Fucus spiralis*
- A l'inverse, ***plus la densité et par conséquent la biomasse initiale d'une espèce est élevée avant piétinement, et plus la perte de recouvrement enregistrée à l'issue des 600 pas est faible***. Une exception est néanmoins observée pour *Ascophyllum nodosum* qui apparaît d'après les différents résultats, comme une espèce particulièrement sensible au piétinement. Ainsi la plus forte perte de recouvrement est obtenue pour *Ascophyllum nodosum*, puis pour *Fucus spiralis*, viennent ensuite *Fucus serratus* et l'habitat moulière.

- Les 600 pas affectent les moulières uniquement dans *leurs premières strates*.
- La quantité de biomasse perdue au fil des pas est variable selon les espèces. Les pics de biomasse observés sur les figures 45 et 46 peuvent correspondre au *passage de seuils* traduisant le détachement ou le fractionnement brutal d'un grand nombre d'individus faisant suite à une fragilisation progressive des byssus ou des crampons qui rattachent ces individus au substrat rocheux.
- Un seuil de perturbation à partir duquel les premiers fragments d'algues ou de moules se détachent sous la pression de piétinement est déterminé pour chaque espèce observée ; il s'agit d'un nombre de pas moyen – moyenne effectuée à partir des deux réplicats pour chaque espèce – correspondant à *15 pas pour *Ascophyllum nodosum* et *Fucus spiralis*, 20 pas pour *Fucus serratus*, et 30 pas pour *Mytilus edulis**.
- Les 600 pas effectués n'entraînent aucune perte totale de biomasse et *aucun seuil de perturbation à partir duquel plus aucun fragment n'est décroché* n'est observé, quelle que soit l'espèce considérée.

3. Discussion

3.1. Mise en évidence des impacts du piétinement : contrôle des paramètres environnementaux et anthropiques en début d'expérience

La première approche expérimentale correspondant à l'application d'un piétinement de *type « press »* a cherché à mettre en évidence l'impact du piétinement sur une communauté spécifique de l'estran rocheux breton, la ceinture à *Ascophyllum nodosum* et *Fucus serratus* localisée dans la zone médiolittorale moyenne à inférieure de l'estran. La seconde approche en revanche, s'est intéressée à l'impact d'un piétinement de *type « pulse »* sur quatre espèces localisées à des niveaux différents de l'estran ou des sites différents.

Pour déterminer les facteurs qui contribuent à créer le plus d'impact, de quelle manière les espèces ou habitats sont impactés et quels sont celles ou ceux qui présentent le plus de sensibilité à la perturbation piétinement, il était nécessaire de contrôler la plupart des biais naturels ou anthropiques pouvant exister sur les zones observées : application du piétinement selon la même fréquence d'un transect ou d'un réplicat à l'autre suivant l'approche utilisée ; positionnement des transects sur une même zone rocheuse non fréquentée en ce qui concerne le piétinement de type « press » et réplicats placés côte à côte sur chaque niveau de l'estran testé pour l'application du piétinement de type « pulse » ; transects ou réplicats d'un même niveau de l'estran piétinés au cours d'une même marée basse et donc, conditions météorologiques et de marées identiques pour tous lors d'un épisode de piétinement donné.

Dans le cadre de la première approche expérimentale (piétinement de type « press »), le contrôle des facteurs environnementaux visant à minimiser la variabilité naturelle des

quadrats expérimentaux, n'empêche pas toujours l'existence de *petites variations spatiales de la structure de communauté* d'une zone de piétinement à l'autre avant le démarrage de l'expérience. Les résultats obtenus à partir des données de densités ou taux de recouvrement montrent notamment une dominance des transects i0, i10 et i40 par *Fucus serratus*, *Mastocarpus stellatus* ou encore *Littorina obtusata* ou *L.fabalis*, *Gibbula umbilicalis* et les bryozoaires coloniaux. Le transect i80 à l'inverse, se distingue des trois autres par des taux de recouvrement en *Ascophyllum nodosum*, *Lithophyllum incrustans* et *Cladophora* sp. plus élevés. Il faut rappeler que la répartition verticale des ceintures de macroalgues sur l'espace intertidal est principalement limitée par le facteur émergence/immersion. Certaines espèces telles que *Fucus serratus* et *Mastocarpus stellatus* sont en effet très sensibles à des durées d'émergence prolongées, et par conséquent, se retrouvent préférentiellement en bas d'estran. D'autres, comme *Ascophyllum nodosum*, présentent une meilleure résistance à la dessiccation ; cette espèce apparaît donc légèrement plus haut sur l'estran.

En ce qui concerne la faune associée à ces couvertures algales, les mollusques *Littorina obtusata* ou *L.fabalis* et *Gibbula umbilicalis* qui apparaissent en zone médiolittorale moyenne à inférieure, sont indifféremment retrouvés parmi les thalles d'*Ascophyllum nodosum* et de *Fucus serratus*. Les bryozoaires coloniaux en revanche, sont davantage inféodés aux zones de bas d'estran, et plus particulièrement aux milieux qui présentent des conditions d'humidité élevée, plus appropriées pour leur développement. La présence d'une couverture de Fucales très dense favorisera donc leur apparition sur la roche sous-jacente.

D'après ces observations et la connaissance du milieu préférentiel de chaque espèce, il semblerait donc que ce sont de *petites différences de niveau entre les différents transects* et des *variations spatiales naturelles* qui expliquent les *principales variations de structure de la communauté observées en mai 2009*. La présence de cuvettes, de crêtes rocheuses ou de blocs en effet, n'a pas toujours permis l'alignement exact des transects les uns à côté des autres au moment de leur installation. Il est illusoire de trouver des situations à t0 parfaitement identiques, il est donc obligatoire de devoir composer avec cette variabilité/hétérogénéité à petite échelle spatiale, pour interpréter les résultats expérimentaux.

3.2. Effet de la « densité initiale » des espèces

3.2.1. Effet de la « densité initiale » sur les variations de densités, les taux de recouvrement et les pertes de biomasse

A partir des résultats obtenus au cours des deux approches expérimentales, un premier facteur susceptible de créer des différences d'impact d'une espèce à l'autre ou pour une même espèce d'une zone de répliquat à l'autre, a pu être déterminé : il s'agit de la « *densité initiale* » de chaque espèce. Dans cette étude, le terme « densité » est rapporté *au nombre d'individus par espèce présents sur une surface donnée* et dans le cas des algues, il peut finalement s'agir du *nombre de pieds* d'algues.

Partie II – Discussion : effet « densité initiale »

Si des mesures de densités pour la faune mobile ou fixée (moules non organisées en moulières) ont été effectuées avant chaque épisode de piétinement dans le cadre de la première approche expérimentale (piétinement de type « press »), il n'en a pas été de même pour les algues. De même, la seconde approche expérimentale (piétinement de type « pulse ») n'a pas pris en compte ce critère avant piétinement des trois espèces d'algues et des *Mytilus edulis* organisées en moulières. C'est donc finalement à partir de la connaissance de la ***morphologie d'une espèce, de sa structure ou encore de son organisation sur l'estran***, que nous avons distingué, notamment parmi les quatre espèces de la seconde approche expérimentale, celles qui présentaient a priori la plus forte densité initiale avant piétinement. Ainsi, nous avons émis l'hypothèse que l'espèce algale *Ascophyllum nodosum* qui présente un grand nombre de pieds, et donc d'individus à partir d'un seul et même « crampon collectif », présente une plus forte densité que *Fucus serratus* ou encore *Fucus spiralis*. De même, l'organisation des moulières en différentes strates de moules superposées les unes aux autres leur confère également une forte densité.

Le rapport entre « ***niveau d'impact du piétinement sur une espèce donnée*** » et « ***densité initiale*** » de cette même espèce avant piétinement a été établi au fur et à mesure des résultats obtenus. A plusieurs reprises, nous avons observé qu'une espèce soumise à la même intensité de piétinement d'un répliat à l'autre et présentant le même taux de recouvrement avant piétinement sur ces deux zones, pouvait montrer des variations de densités, de taux de recouvrement et des pertes de biomasses plus élevées sur l'une des deux zones. Nous avons également mis en évidence qu'à taux de recouvrement équivalents, une espèce pouvait enregistrer des pertes de biomasses ou des variations de densités et de recouvrement plus élevées sur le répliat le moins fortement piétiné.

Les deux approches expérimentales ont principalement démontré que *plus la densité d'une espèce est élevée avant piétinement sur une surface donnée, plus la perte de biomasse causée par le piétinement est élevée, et plus la perte de densité ou taux de recouvrement de cette espèce en revanche est faible.*

Dans le cadre du piétinement de type « press », si les ***taux de recouvrement ou nombres d'individus*** de certaines espèces sont plus faibles sur le transect i80 que sur les autres transects piétinés à l'issue de l'expérience, ce n'est pas toujours parce que l'intensité de 80 pas est la plus forte et conduit par conséquent aux pertes de densités ou de recouvrement les plus élevées. Cela peut également s'expliquer par des densités d'espèces bien plus faibles dès le départ sur le transect i80 que sur les autres transects. Ce cas de figure se retrouve notamment pour *Mastocarpus stellatus* sous sa forme dressée et *Mytilus edulis*, bien mieux représentés au départ sur les transects i10 et i40 que sur le transect i80. De la même manière, la faible augmentation de *Fucus serratus* de strate II observée en octobre 2010 sur le transect i80, peut s'expliquer par des densités en *Fucus serratus* de strate III peu élevées au démarrage de l'expérience sur ce transect.

L'effet « *densité initiale* » relié aux *pertes de biomasses* peut également être observé à travers ces mêmes espèces. Toutes enregistrent des pertes de biomasse plus élevées sur le transect i40, zone sur laquelle elles sont aussi le mieux représentées en début d'expérience.

3.2.2. Effet de la « densité initiale » sur la « biomasse initiale » d'une espèce donnée

Le piétinement de type « pulse » appliqué lors de la seconde approche expérimentale, a permis de mettre en évidence la relation étroite qui existe entre la « *densité initiale* » d'une espèce et sa « *biomasse initiale totale* » mesurée sur une surface donnée.

Dans un premier temps, l'expérience a démontré qu'une espèce présentant le même taux de recouvrement d'un quadrat à l'autre avant piétinement ne présentait pas forcément la même biomasse initiale. En effet, qu'il s'agisse des espèces *Ascophyllum nodosum*, *Fucus serratus*, *Fucus spiralis* ou encore des moulières, le taux de recouvrement n'est mesuré qu'à partir de la première strate algale visible sur le quadrat et ne comprend pas les potentielles strates sous-jacentes. Par ailleurs, les longs thalles d'algues apparents sur la surface des quadrats ne trouvent pas toujours leur origine dans ces quadrats. Cela est particulièrement vrai pour les espèces *Ascophyllum nodosum* et *Fucus serratus* de strate III dont les thalles sont déplacés par la marée de manière aléatoire d'une zone rocheuse à l'autre. Dans ce cas, il est donc tout à fait possible d'observer les thalles ou frondes d'un individu de strate III sur un quadrat et les pieds de ce même individu en dehors du quadrat.

Or les biomasses totales de chaque espèce mesurées dans cette étude avant le piétinement, ne prennent en compte que les individus *réellement inclus* dans les différents quadrats, c'est-à-dire dans le cas des algues, ceux dont les pieds sont observés à l'intérieur de ces quadrats. Par conséquent pour une surface donnée, **le taux de recouvrement d'une espèce et sa biomasse totale ne peuvent être mis en rapport.**

En revanche, **la biomasse initiale d'une espèce est étroitement liée à sa densité** sur une surface donnée : plus cette dernière est élevée et plus la biomasse initiale de l'espèce sera élevée. C'est en effet le cas d'*Ascophyllum nodosum* et de *Mytilus edulis* organisées sous forme de moulières qui présentent, à travers la seconde approche expérimentale, les **valeurs de biomasses initiales les plus élevées** dans leurs deux réplicats. Précédemment, nous avons également émis l'hypothèse qu'il s'agissait des espèces présentant les plus fortes densités dans les surfaces de quadrats définies.

Outre la densité initiale de chaque espèce sur une surface donnée, la longueur et l'épaisseur des thalles dans le cas des algues, constituent deux paramètres capables de pondérer les valeurs de biomasses.

Limites de l'étude : pour chacune des expériences, le *non comptage des pieds d'algues* par espèce avant le piétinement constitue une limite à l'interprétation des résultats obtenus. Faute de temps, de moyens humains mais aussi de manière à ne pas déplacer les thalles avant chaque session de piétinement, nous n'avons pas souhaité prendre en compte ce paramètre. En revanche, il serait intéressant de l'envisager dans de futures études.

3.3. Effet de l' « intensité de piétinement »

Les deux expériences menées au cours de cette étude montrent que l'effet « *intensité de piétinement* » va venir se surajouter à l'effet « densité initiale des espèces » précédemment décrit.

3.3.1. Effet de l' « intensité de piétinement » sur les densités et le taux de recouvrement des espèces

La communauté sélectionnée pour la *première approche expérimentale* (piétinement du type « press ») présentait des différences de structure d'une zone de transect à l'autre dès le démarrage de l'expérience, avant application du piétinement de type « press ». Nous avons vu précédemment que ces différences étaient liées à une *variabilité spatiale inter-transects* due au positionnement de ces derniers sur la zone rocheuse considérée. Les ACP intergroupes basées sur les données de densités et taux de recouvrement, ont ensuite montré une *augmentation* de ces différences à mesure que les trois intensités de piétinement étaient appliquées sur les trois zones de transects piétinées (i10, i40 et i80). En fin d'expérience, la communauté présentait une structure nettement différente d'une zone de transect à l'autre, particulièrement au niveau du transect i80 qui avait subi la plus forte intensité de piétinement mais aussi sur le transect témoin i0 qui à l'inverse n'avait pas été soumis à cet impact anthropique.

La structure de communauté à ce niveau-là montre en effet peu de variabilité au cours du temps. La plupart des espèces présentes au démarrage de l'expérience sur ce transect le sont toujours en fin d'expérience et dans les mêmes proportions. Seules des *variations saisonnières* de densités ou de recouvrement pour certaines variables liées à différents facteurs environnementaux (température, luminosité, apports de nutriments, périodes de recrutement) ont pu être observées sur le transect témoin.

A l'inverse, les trois zones de transects piétinées présentent toutes, en octobre 2010, de plus faibles taux de recouvrement en *Ascophyllum nodosum* de strate III et en balanes vivantes, de plus faibles densités en *Mytilus edulis* mais une meilleure représentation des strates II pour *Fucus serratus*, une augmentation du taux de roche nue et une quasi disparition de la faune coloniale de type éponges et bryozoaires coloniaux.

Partie II – Discussion : effet « intensité de piétinement »

Ces différences entre transects témoignent d'un réel impact du piétinement sur la structure de la communauté. L'impact est d'autant plus fort que *l'intensité de pas exercée est élevée*. En effet, les *variations de densités ou de taux de recouvrement communes* à chacun des transects piétinés, sont plus ou moins fortes selon l'intensité de pas exercée : *plus la pression de piétinement est forte et plus elle conduit à des diminutions ou des augmentations élevées de densités et de taux de recouvrement*.

En se référant aux valeurs de densités ou taux de recouvrement de départ sur chaque zone piétinée, les *Mytilus edulis* dites « fixées » par exemple, **disparaissent totalement** sur le transect i80, présentent une **densité neuf fois moins élevée que leur densité initiale sur i40 et diminuent seulement de moitié** sous une intensité de dix pas.

Par ailleurs, le taux de roche nue affiche en fin d'expérience la valeur moyenne la plus élevée sur le transect i80, tandis que le taux de recouvrement moyen en bryozoaires coloniaux est nul sur ce transect et le transect i40.

L'expérience démontre également qu'*une intensité de piétinement de dix pas* appliquée deux à trois jours par mois durant 13 mois est aussi *capable d'entraîner des variations dans la structure de la communauté*.

Il faut cependant noter que les variations de recouvrements en Fucales au niveau d'un quadrat piétiné sont plus difficiles à interpréter. En effet, elles peuvent ne pas toujours être dues à l'impact du piétinement, mais résulter en partie de *l'alternance des marées capable de déplacer de manière aléatoire les thalles* dont les pieds sont placés à l'extérieur des quadrats. Ce facteur environnemental fait figure de *biais* et doit être considéré au moment de l'interprétation des résultats. S'il ne traduit pas une « *régression réelle* » des Fucales sur la zone rocheuse considérée (diminution ou disparition de pieds d'individus), il est susceptible d'expliquer en grande partie les variations très irrégulières de recouvrement en *Fucus serratus* de strate III sur l'ensemble des transects tout au long de l'expérience. L'alternance des marées peut également expliquer le taux de recouvrement moyen en *Fucus serratus* de strate II plus élevé à l'issue de l'expérience sur le transect i10 que sur le transect i40. Ces deux zones présentaient en effet les mêmes proportions en *Fucus serratus* en début d'expérience.

Les résultats obtenus permettent d'affirmer que certaines variations de densités ou de taux de recouvrement au cours des 18 mois de suivi, trouvent d'abord leur origine dans *les variations de facteurs biotiques et abiotiques d'ordre naturel*, puis sont *accentuées* par l'impact du piétinement sur les zones de transect piétinées.

Ainsi, les courbes d'évolution des **figures 10 à 23** ont mis en évidence des régressions de *Mytilus edulis*, de *Lithophyllum incrustans*, ou encore une augmentation de balanes vivantes en fin d'expérience au niveau du transect témoin i0.

Partie II – Discussion : effet « intensité de piétinement »

Des *interactions trophiques ou de compétition pour l'espace* entre espèces ou groupes d'espèces sont aussi très certainement à l'origine de fluctuations observées dans les valeurs de densités ou de taux de recouvrement. De la même manière, une augmentation de température, d'ensoleillement ou encore un apport plus conséquent de matière organique au printemps et en été, favorisent l'arrivée des algues opportunistes de type *Enteromorpha* sp. ou *Ulva* sp. sur la zone rocheuse considérée. Parallèlement sur les transects piétinés, cette colonisation « naturelle » de l'espace par les algues vertes est accentuée par l'impact du piétinement qui augmente la surface de roche nue.

3.3.2. Effet de l' « intensité de piétinement » sur les pertes de biomasse

L'effet « intensité » de piétinement peut également s'observer à travers *les pertes de biomasses* obtenues pour différentes espèces au cours des deux approches expérimentales. Une espèce qui présente une densité ou un taux de recouvrement *globalement identique d'une zone de transect à l'autre* avant piétinement, va enregistrer une *perte de biomasse totale plus élevée en fin d'expérience sur le transect qui a subi la plus forte intensité de piétinement*.

Au cours de la première approche expérimentale, ce cas de figure concerne notamment *Ascophyllum nodosum*, *Cladophora* sp. ainsi que les espèces opportunistes de type *Caulacanthus ustulatus*, *Ulva* sp. et *Enteromorpha* sp.. Par ailleurs, ces dernières ont tendance à proliférer davantage sur la zone la plus piétinée au fil de l'expérience. *Fucus serratus* qui présente globalement un même taux de recouvrement initial sur i10 et i40, enregistre également les plus fortes pertes de biomasses sous l'intensité de 40 pas. Par ailleurs, l'application progressive des pas dans le cas du piétinement de type « pulse », montre une perte de biomasse croissante pour chacune des espèces.

3.3.3. Effet de l'« intensité de piétinement » sur la vitesse des variations de densités ou les taux de recouvrement

L'effet « intensité de piétinement » se manifeste également à travers l'observation de variations de densités ou de taux de recouvrement, qu'il s'agisse de diminutions ou d'augmentations, *de manière décalée dans le temps suivant l'intensité de piétinement exercée*.

Ainsi, la strate II d'*Ascophyllum nodosum* qui apparaît progressivement sur le transect i80, subit une forte régression un an plus tard. A cette même période et pour cette même espèce, les premières diminutions de strates III au profit de strates II apparaissent sur les transects i10 et i40.

De la même manière, les taux de recouvrement en balanes diminuent de moitié au bout de cinq mois sous une pression répétée de 80 pas, alors que des diminutions sont observées seulement au onzième mois sur les transects i10 et i40.

Partie II – Discussion : effet « intensité de piétinement »

Un autre exemple concerne le taux de roche nue : égal à zéro en début d'expérience sur le transect i80, il présente au bout de cinq mois de piétinement une valeur plus élevée que sur les transects i10 et i40, puis diminue de nouveau en fin d'expérience mais uniquement sur les transects les plus piétinés. Cette diminution s'explique par l'apparition d'algues opportunistes ou la colonisation de l'espace mis à nu par d'autres espèces.

Par ailleurs, la structure de communauté du transect i80 subit de fortes modifications *dans les premiers mois*. A ce niveau-là, les individus d'*Ascophyllum nodosum* et de *Fucus serratus* sont en effet majoritairement décrochés *les cinq premiers mois de piétinement* (biomasses collectées plus élevées). Au-delà de cette période, les pieds de ces deux espèces qui ont échappé à l'impact sont ensuite plus difficilement détachables. D'après ces résultats, deux hypothèses peuvent être émises : soit certains pieds d'*Ascophyllum nodosum* ou de *Fucus serratus* présentent *plus d'adhérence* au substrat rocheux que d'autres, leur décrochement va prendre, par conséquent, plus de temps et nécessiter une première phase de *fragilisation* ; soit les crampons à partir desquels partent les pieds se trouvent protégés de l'impact des pas par la présence de microhabitats rocheux, en étant placés à l'intérieur de fissures ou petites cavités par exemple. Nos observations de terrain montrent en effet qu'une *forte rugosité* du substrat rocheux (nombreuses fissures, microcavités de quelques millimètres) est sans aucun doute un élément naturel qui protège certaines espèces de l'impact du piétinement.

Ces différents exemples montrent que *les intensités de pas les plus fortes conduisent à des régressions ou augmentations de densités et de taux de recouvrement plus élevées mais également plus rapides* dans le temps.

3.3.4. Effet de l'« intensité de piétinement » et la notion de « seuil » de perturbation

L'effet « intensité de piétinement » est également mis en évidence à travers l'observation d'espèces ou groupes d'espèces qui ne répondent à la perturbation qu'à partir d'un certain seuil. Chercher à déterminer les seuils de perturbation minimums et maximums de différentes espèces sous la pression de piétinement, et plus globalement sur une ou plusieurs zones de l'estran données, consiste à s'intéresser à la *capacité de l'estran rocheux à supporter la perturbation « piétinement »*.

La détermination de ces seuils de perturbation ne peut passer que par l'observation d'espèces ou groupes d'espèces qui présentent globalement les mêmes densités ou taux de recouvrement au démarrage de l'expérience d'une zone de piétinement à l'autre.

Partie II – Discussion : effet « intensité de piétinement »

a) Seuils de perturbation minimums

Dans le cadre de la *première approche expérimentale* (piétinement de type « press »), seuils des passages répétés de 40 et 80 pas entraînent des diminutions de densités parmi la faune mobile, et plus précisément pour les espèces *Gibbula umbilicalis*, *Littorina obtusata* ou *L.fabalis* et *Actinia equina*, pourtant bien représentées sur l'ensemble des quadrats permanents au moment de l'échantillonnage de mai 2009.

De la même manière, les patelles sont sensibles au passage répété de pas uniquement lorsque celui-ci atteint 80 pas. Cette intensité correspond aussi à la pression nécessaire pour entraîner de fortes diminutions de recouvrement pour l'espèce *Vertebrata lanosa*.

Des variations du recouvrement de *Cladophora* sp. sont également observées à partir d'une intensité de 40 pas – i.e. diminution globale de l'espèce durant tout le suivi avec de petites phases de recolonisation entre deux épisodes mensuels de piétinement –. Si l'espèce opportuniste *Caulacanthus ustulatus* semble se développer préférentiellement en saison estivale (observation de variations saisonnières sur chaque zone de transect), il faut noter qu'un passage répété de 80 pas accentue et prolonge l'augmentation de son taux de recouvrement jusqu'en automne. Il s'agit ici d'une conséquence directe d'une forte augmentation du taux de roche nue.

Les seuils de perturbation minimums qui provoquent l'arrachement ou le fractionnement des premiers individus d'algues ou de moules diffèrent également selon l'espèce observée dans le cadre de la *seconde approche expérimentale* (piétinement de type « pulse »). Ainsi *Ascophyllum nodosum* et *Fucus spiralis* correspondent aux espèces qui nécessitent le plus petit nombre de pas moyen pour être impactées, soit 15 pas. Viennent ensuite *Fucus serratus* avec 20 pas en moyenne et enfin *Mytilus edulis* organisées en moulières, pour lesquelles 30 pas en moyenne sont nécessaires pour qu'un impact soit observé.

b) Seuils de perturbation maximums

Théoriquement, il existe une intensité de piétinement maximal, un seuil de perturbation, pour lequel plus aucun changement dans les densités et taux de recouvrement d'espèces n'est observé. Or, les résultats obtenus à travers les deux approches de l'étude, montrent que les intensités de pas testées ne sont pas suffisantes pour parvenir à ce seuil.

En s'intéressant plus spécifiquement aux changements au niveau « espèce » et non plus à l'échelle d'une communauté comme c'est le cas lors de la première approche expérimentale, l'application d'un piétinement de type « pulse » montre que les 600 pas appliqués sur chacun des réplicats ne constituent pas une pression suffisante pour conduire à une disparition totale des recouvrements en *Ascophyllum nodosum*, *Fucus serratus*, *Fucus spiralis* et moulière. Par conséquent, la biomasse initiale totale de chacune de ces espèces dans chacun des réplicats *n'est en aucun cas réduite à zéro*.

Partie II – Discussion : effet « intensité de piétinement »

En comparaison, seule l'intensité de pas maximale appliquée au cours du piétinement de type « press », soit 80 pas sur chacun des quadrats permanents, permet la disparition totale de *Gibbula umbilicalis* et *Littorina obtusata* ou *L.fabalis*. Cette même intensité et l'intensité de 40 pas vont également conduire à la disparition des bryozoaires coloniaux. Une intensité de 10 pas appliquée deux à trois jours par mois durant 13 mois en revanche, ne conduit à aucune disparition d'espèce.

En dépit des différences observées entre espèces et d'une zone de piétinement à l'autre en termes de densités, de taux de recouvrement et de pertes de biomasse, *aucune intensité de piétinement* testée, y compris les plus élevées, ne conduit à des surfaces de quadrats totalement dénuées de macroalgues et macrofaune en fin d'expérience.

3.3.5. Effet de l' « intensité de piétinement » sur les processus de recolonisation

Si l'intensité de piétinement exercée conditionne en partie le niveau et la vitesse des variations de densités et des taux de recouvrement, elle va également jouer un rôle dans les processus de recolonisation qui ont lieu *entre deux épisodes mensuels de piétinement* ou qui *suivent l'arrêt du piétinement de type « press »*.

a) Entre deux épisodes mensuels de piétinement

Les courbes d'évolution de densités ou de recouvrement présentées sur les figures 10 à 23 montrent effectivement que certaines espèces, à l'image des algues encroûtantes *Lithophyllum incrustans*, *Mastocarpus stellatus* et *Hildenbrandia rubra*, des éponges, de l'algue verte *Cladophora* sp. et des algues opportunistes *Enteromorpha* sp. et *Caulacanthus ustulatus*, sont capables de recoloniser l'espace mis à nu entre deux épisodes mensuels de piétinement, soit sur une durée d'un mois ou deux lorsque certains mois de piétinement sont manquants.

Par ailleurs, les différents résultats obtenus ont montré qu'une intensité de piétinement élevée favorise la dégradation des espèces, provoque des régressions rapides de leurs densités et de leurs taux de recouvrement et accentue les augmentations ou les apparitions de zones de roche nue. Les processus de recolonisation qui suivent un épisode mensuel de piétinement *dépendent donc fortement de ces trois paramètres : niveau de dégradation de l'espèce, niveau de variation de sa densité ou de son taux de recouvrement initial, taux de roche nue apparue*, mais pas seulement. Les espèces qui recolonisent rapidement les zones de roche nue présentent une croissance rapide, sont opportunistes et/ou compétitives pour l'espace et la ressource trophique disponible. La recolonisation du substrat par certaines espèces (e.g. algues vertes opportunistes) peut également être favorisée par des facteurs environnementaux tels que : la température, l'ensoleillement, l'apport de nutriments organiques mais aussi le recrutement élevé de spores, larves ou encore propagules, prêtes à se fixer sur le substrat.

Partie II – Discussion : effet « intensité de piétinement »

D'autres espèces à l'inverse, très dégradées par le piétinement, dont la croissance est généralement lente et qui nécessitent des conditions environnementales bien spécifiques, sont dans l'incapacité de recoloniser l'espace mis à nu entre deux épisodes de piétinement. C'est le cas des Fucales et notamment d'*Ascophyllum nodosum*.

b) Un an après l'arrêt du piétinement de type « press » selon une intensité de 80 pas

Un autre résultat à propos de la recolonisation et de l'influence de l'intensité de piétinement exercée concerne le suivi effectué un an après l'arrêt de tout piétinement.

En octobre 2010, certaines espèces avaient totalement disparu des quadrats de la zone de transect la plus piétinée i80 : *Gibbula umbilicalis* et *Littorina obtusata* ou *L.fabalis*, les bryozoaires coloniaux ou encore *Mytilus edulis* dites « fixées ». Un an après l'arrêt du piétinement en septembre 2011, elles n'ont pas encore retrouvé leurs valeurs initiales de densités ou taux de recouvrement et c'est aussi le cas pour : les Fucales de strate III, *Vertebrata lanosa*, *Lithophyllum incrustans*, *Cladophora* sp. ou encore *Patella* sp..

A l'inverse, sur cette même zone et à la même période, **les Fucales de strate II, les balanes vivantes et l'algue rouge opportuniste *Caulacanthus ustulatus*** atteignent des **proportions bien plus élevées** que celles observées au mois de mai 2009 mais aussi à l'arrêt de l'expérience en octobre 2010. Une comparaison avec les résultats obtenus **sur le transect témoin** en septembre 2011, indique que ces augmentations ne sont pas généralisées à la zone rocheuse. A ce niveau-là, les recouvrements en balanes vivantes présentent une tendance inverse et régressent. Les taux de *Caulacanthus ustulatus* quant à eux, sont globalement les mêmes qu'en début et fin d'expérience sur le transect témoin.

Le taux moyen de roche nue bien qu'en régression depuis l'arrêt du piétinement, est encore très élevé, ce qui sous-entend qu'il existe toujours une certaine proportion de surface colonisable sur les quadrats permanents du transect i80. Sur le transect témoin en revanche, il présente toujours globalement la même valeur depuis le démarrage de l'expérience.

Par ailleurs, il faut noter que les densités ou les taux de recouvrement observés en septembre 2011 correspondent à des valeurs moyennes calculées sur la base des cinq réplicats de chaque transect. D'un réplicat à l'autre les observations ne sont donc pas toujours exactement les mêmes. L'espèce encroûtante *Lithophyllum incrustans* notamment, est toujours absente de certains quadrats du transect i80 au détriment de larges zones de roche nue, d'une colonisation par *Mastocarpus stellatus* encroûtant ou encore de recouvrements en balanes vivantes très élevés.

D'après les observations menées, il est possible d'avancer que le *recrutement élevé constaté pour les balanes au niveau du transect i80* et notamment pour les espèces *Balanus crenatus*, *Balanus perforatus* ou encore *Semibalanus balanoides*, semble justement fortement *corrélé aux forts taux de roche nue* observés à ce niveau-là en fin d'expérience.

Plus l'intensité de piétinement exercée est forte, plus les zones de roche nue sont importantes et plus le recrutement de balanes est favorisé après arrêt du piétinement. Ces dernières prennent alors la place d'espèces de strate I, présentes au démarrage de l'expérience, à l'image de *Lithophyllum incrustans* par exemple.

Finalement, seul *Mastocarpus stellatus* sous sa forme dressée et encroûtante est présent dans des quantités identiques à celles de départ sur ce transect, ce qui traduit *une bonne résilience de l'espèce* face à l'impact du piétinement.

c) Un an après l'arrêt du piétinement de type « press » selon une intensité de 40 et 10 pas

Les zones de transect i40 et i10, présentent des processus de recolonisation similaires au transect i80, à quelques différences près et dans des proportions moindres. En septembre 2011, certaines espèces ont en effet *retrouvé leurs densités ou taux de recouvrement d'origine* ; c'est le cas notamment des algues rouges de strate II *Mastocarpus stellatus*, *Caulacanthus ustulatus* et *Vertebrata lanosa* sur le transect i10 ou encore de *Lithophyllum incrustans* sur i40. D'autres affichent *des densités ou recouvrements désormais supérieurs à ceux observés en mai 2009*. C'est le cas des espèces de faune mobile *Gibbula umbilicalis* et *Littorina obtusata* ou *fabalis* sur i40. De nouveau, de *forts recouvrements en balanes* liés à la présence de zones de roche nue, mais aussi des *arrivées de patelles*, accompagnent les processus de recolonisation des zones piétinées.

d) Impact du piétinement sur la recolonisation en *Ascophyllum nodosum* et *Fucus serratus*, espèces « structurantes » de la communauté

En plus de ces variations, un faible nombre de pieds de Fucales est observé un an après l'arrêt du piétinement à l'intérieur de tous les quadrats piétinés. Cela est d'autant plus vrai pour l'espèce *Ascophyllum nodosum* et lorsque les quadrats ont été fortement piétinés. En comparaison, les quadrats permanents de la zone témoin présentent des densités élevées en *Fucus serratus* et *Ascophyllum nodosum*, inchangées depuis le démarrage de l'expérience.

Ces faibles densités au niveau des quadrats piétinés peuvent s'expliquer par les quantités élevées de pieds arrachés chez *Ascophyllum nodosum* et *Fucus serratus* à l'issue de la première approche expérimentale.

Partie II – Discussion : effet « intensité de piétinement »

Les faibles densités de ces deux espèces un an après l'arrêt du piétinement sur chaque zone de transect soulignent également qu'*une seule période estivale*, et donc une seule période de recrutement de propagules, ne suffit pas pour retrouver un nombre élevé de jeunes pousses sur ces transects.

Dans l'objectif de mieux comprendre les processus de recolonisation des macroalgues après impact du piétinement, nous nous sommes également penchés sur les travaux de Schiel et Taylor (1999) qui ont mené une expérience similaire à la nôtre sur un secteur rocheux de Nouvelle-Zélande dominé par la Fucale *Hormosira banksii*. Leurs expériences montrent qu'après 33 jours de piétinement à hauteur de 10 ou 25 pas par jour, la recolonisation passe davantage par une *repousse des algues à partir des frondes qui ont persisté*. Dans ce cas, seules quelques pousses d'algues issues d'un recrutement estival sont observées. Mais les auteurs constatent également que *plus l'intensité de pas exercée est élevée*, et donc plus les zones de roche nue apparaissent, *plus le recrutement de nouveaux individus est élevé*, au détriment des repousses à partir des frondes persistantes.

Dans notre cas, les 33 jours de piétinement appliqués sur chaque zone de transect i10, i40 et i80 sont répartis sur une période totale de 13 mois. Un an après l'arrêt du piétinement, nos observations de terrain montrent que *le nombre de jeunes pousses de Fucales sur les zones piétinées est très faible* et ceci en dépit de l'apparition de larges zones de roche nue sur les quadrats piétinés en fin d'expérience. Les frondes qui ont persisté *ne dépassent pas la strate II* et sont encore relativement altérées. Des bouts de crampons peuvent également être observés dans ces zones piétinées. En l'absence de mesures de la longueur des frondes persistantes en fin d'expérience (octobre 2010), il est impossible de savoir si ces dernières ont augmenté en un an.

Toujours selon les travaux de Schiel et Taylor (1999), la recolonisation est également d'autant plus rapide et importante que la saison estivale suit directement l'arrêt du piétinement. Notre étude arrêtant le piétinement en début d'automne, une seule période de recrutement a donc eu lieu entre octobre 2010 et septembre 2011, soit *environ huit mois après l'arrêt du piétinement*. Par conséquent, il est possible qu'une seule période estivale ne soit pas suffisante pour recruter un grand nombre de jeunes pousses et donc, de nouveaux pieds de *Fucus serratus* et *Ascophyllum nodosum* sur un substrat rocheux mis à nu. Notre étude n'a pas permis une comparaison des processus de recolonisation suite aux mêmes conditions de piétinement en début de période printanière ou estivale. Un suivi de ce type pourra être envisagé à l'avenir pour apporter un complément d'informations.

Ces différences de résultats peuvent également s'expliquer par un recrutement annuel en *Fucus serratus* et *Ascophyllum nodosum* moins performant que celui constaté pour *Hormosira banksii*. Chaque espèce suit en effet une dynamique de population qui lui est propre.

Enfin dans notre cas, les processus de recolonisation des Fucales entrent aussi en interaction avec ceux des algues rouges ou vertes de strates II, de la faune fixée ou mobile et notamment des mollusques brouteurs également affectés par le piétinement.

D'après ces observations il est possible d'avancer que l'effet « intensité de piétinement » se fait ressentir sur :

- La **résilience d'une communauté**, autrement dit le temps qu'elle met à retrouver sa structure initiale. La première approche expérimentale de cette étude s'est intéressée à une communauté du médiolittoral moyen à inférieur dominée par les Fucales *Fucus serratus* et *Ascophyllum nodosum*. Les résultats ont montré que quelque soit le niveau de piétinement exercé dans notre étude, cette communauté met **plus d'une année à retrouver sa structure initiale**. Cependant, l'état d'avancement des processus de recolonisation observé sur chaque zone de transect piétinée montre aussi que : la vitesse de recolonisation de chaque espèce ou groupe d'espèces varie selon l'intensité de piétinement exercée au préalable. Les espèces les plus impactées mettent en effet plus de temps à recoloniser les zones piétinées ;
- Le **recrutement des espèces les plus compétitives pour l'espace ou la ressource trophique** : plus l'intensité de piétinement exercée est élevée, plus des zones de roche nue apparaissent et plus les *espèces opportunistes* (telles que certaines algues vertes, *Caulacanthus ustulatus*, ou encore les balanes dont le recrutement est performant) présentent des densités et des taux de recouvrement élevés sur l'espace laissé libre après arrêt du piétinement.

3.4. Bilan des deux premiers effets : densité et intensité

Après avoir contrôlé la majorité des facteurs environnementaux et anthropiques puis observé les rôles des facteurs « densité initiale » des espèces ou groupes d'espèces et « intensité de piétinement » sur leurs variations de densités, leurs taux de recouvrement et sur leurs pertes de biomasses, il est possible de dire qu'à **densités égales** ou globalement égales au démarrage de l'expérience, **toutes les espèces ou groupes d'espèces ne répondent pas de la même manière à la pression de piétinement**.

Les Fucales *Ascophyllum nodosum* et *Fucus serratus* ou encore les *Mytilus edulis*, vont répondre à la pression de piétinement quelle que soit l'intensité de pas exercée, mais suivent le gradient d'intensité appliqué en présentant des variations de recouvrement, de densité et des pertes de biomasses **d'autant plus fortes et rapides que l'intensité de pas est élevée**. L'augmentation du taux de roche nue, conséquence directe de la disparition ou de la régression des recouvrements ou densités de certaines espèces, suit également le gradient de perturbation appliqué.

D'autres ne répondent à la perturbation qu'à **partir d'un certain seuil**, c'est le cas d'un certain nombre d'espèces d'algues rouges et vertes de strates I et II telles *Lithophyllum inscrustans* et *Vertebrata lanosa*, mais aussi de certaines espèces de faune mobile telles que les patelles, *Gibbula umbilicalis*, *Littorina obtusata* ou *L.fabalis* et *Actinia equina*, sensibles uniquement aux pressions de pas les plus fortes (i40 et/ou i80). A l'inverse, les algues opportunistes *Enteromorpha* sp. et *Caulacanthus ustulatus* mais aussi le genre *Cladophora*,

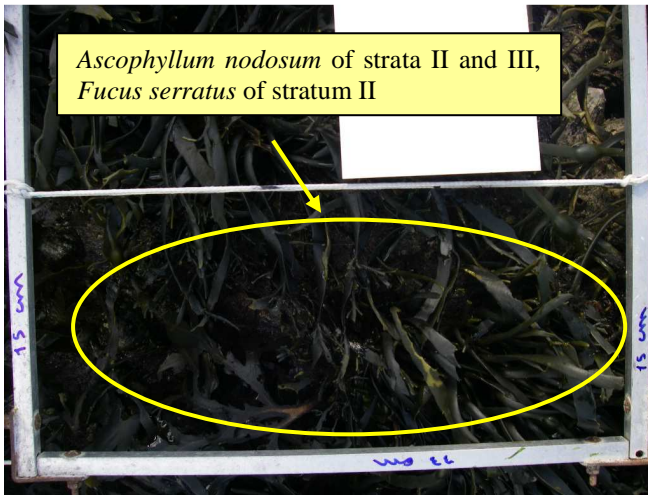
présentent des taux de recouvrement qui augmentent sous cette même intensité de pas. Cette sensibilité des algues rouges et vertes de strate II pour des intensités de pas uniquement élevées, a déjà été démontrée à travers d'autres études (Povey & Keough 1991, Brosnan & Crumrine 1994). En revanche, des résultats inverses ont été observés pour les patelles (Keough & Quinn 1998) mais sous une intensité de pas bien plus faible.

Ainsi, toutes les espèces d'une même catégorie (faune coloniale, faune fixée, algues dressées, algues encroûtantes) ne présentent pas la même *résistance* à la perturbation, bien que présentant certaines caractéristiques fonctionnelles ou morphologiques communes. Certaines espèces vont en effet totalement disparaître à l'issue de l'expérience sous une intensité de pas donnée, tandis que d'autres de la même catégorie sont toujours présentes. C'est le cas notamment des bryozoaires coloniaux à partir d'une intensité de 40 pas deux à trois jours par mois durant 13 mois, mais aussi des *Gibbula umbilicalis* et *Littorina obtusata* ou *L.fabalis*.

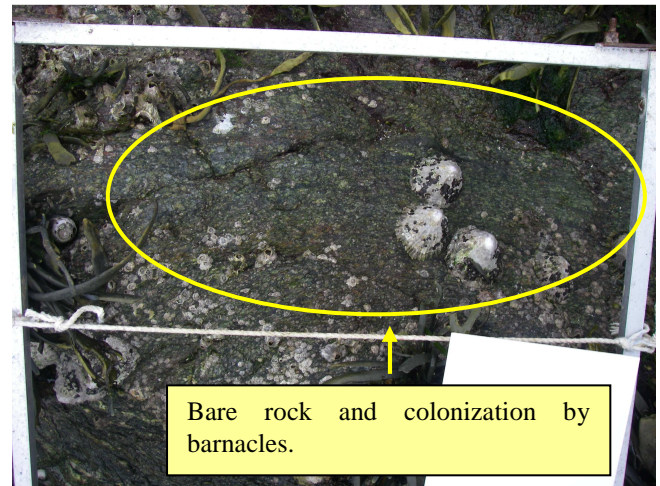
Plus globalement, les résultats de la première approche expérimentale (piétinement de type « press ») montrent que le piétinement conduit progressivement à une diminution de la diversité et par conséquent, à une *banalisation de la structure de la communauté* sur la zone médiolittorale rocheuse moyenne à inférieure dans les zones les plus piétinées. La disparition ou régression de certaines espèces au profit d'une recolonisation de l'espace mis à nu par seulement quelques espèces telles que les balanes ou encore les espèces opportunistes de type *Caulacanthus ustulatus*, *Enteromorpha* sp. ou *Ulva* sp. (Fig.47), sont les principales caractéristiques de cette banalisation.

Un an après l'arrêt de tout piétinement, certaines communautés, à l'image de celle du médiolittoral moyen à inférieur breton étudiée à travers la première approche expérimentale, peuvent encore ne pas retrouver leur structure initiale. Les processus de recolonisation des différentes espèces ou groupes d'espèces diffèrent selon *leur capacité de résilience et de compétitivité pour la ressource trophique et l'espace*, la *performance de leur recrutement et la rapidité de leur croissance*. Ainsi, nous avons pu observer que les Fucales mettent plus de temps à recoloniser les différentes zones de transect piétinées que *les algues rouges de strate II*. Ces dernières présentent globalement une meilleure résilience à l'impact du piétinement et ce, en dépit d'une strate de Fucales encore bien altérée et mal reconstituée un an après l'arrêt du piétinement.

Partie II – Discussion : effets « densité et intensité »



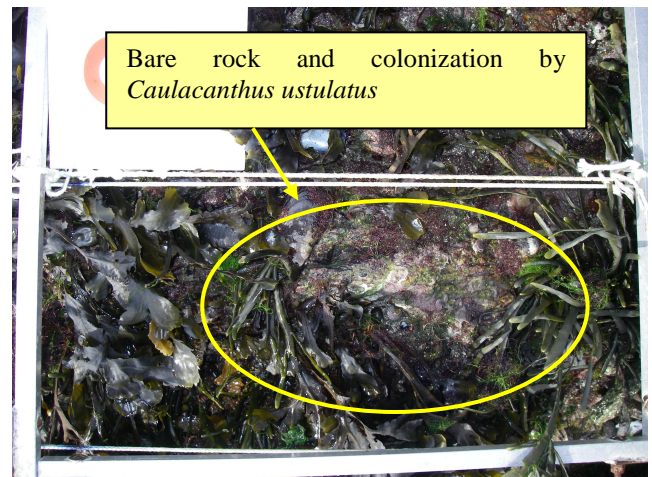
a) May 2009: plot 1 before 33 days of trampling with 80 steps



b) October 2010: plot 1 after 33 days of trampling with 80 steps



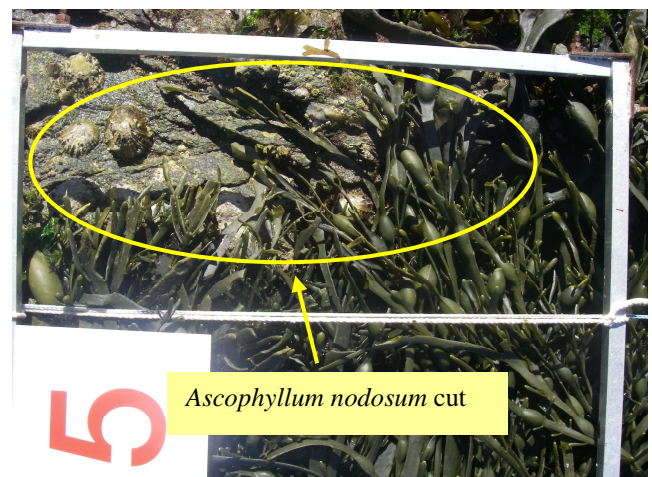
c) May 2009: plot 3 before 33 days of trampling with 40 steps



d) October 2010: plot 3 before 33 days of trampling with 40 steps



e) May 2009: plot 5 before 33 days of trampling with 10 steps



d) October 2010: plot 5 before 33 days of trampling with 10 steps

Fig. 47. Plots 1, 3 and 5 subjected to different intensities of trampling before trampling in May 2009 and after 33 days of trampling in October 2010.

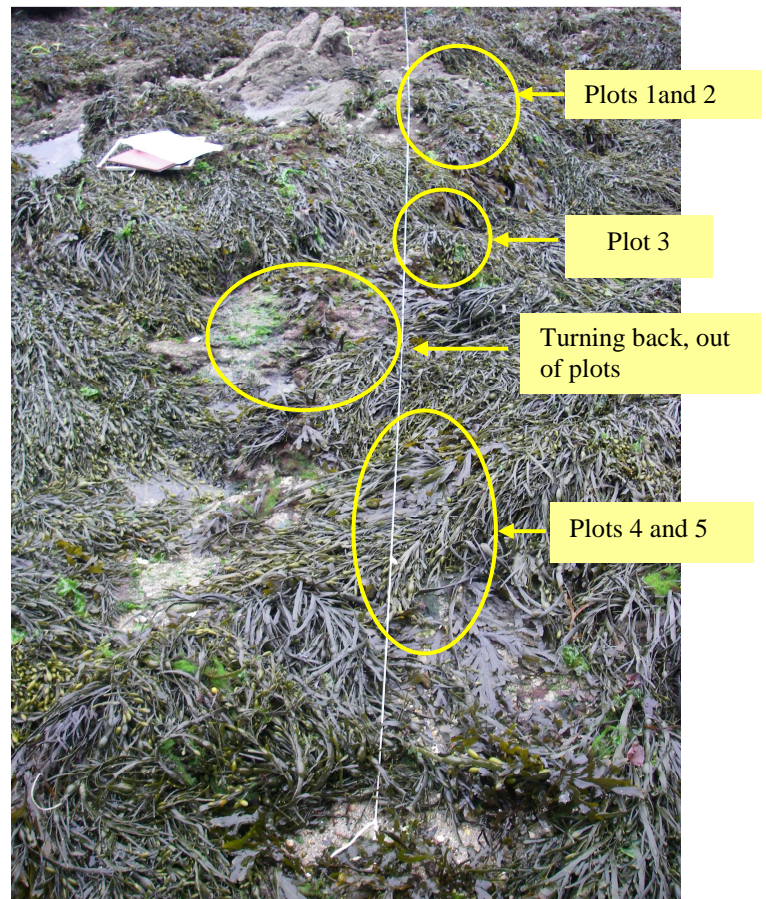
Partie II – Discussion : effets « densité et intensité »

Certains platiers rocheux régulièrement et fortement fréquentés à tout moment de l'année peuvent, par conséquent, présenter de manière très nette les marques d'un passage à travers les communautés de Fucales ou de moulières. A ces niveaux-là, la roche est souvent mise à nue, recouverte d'algues vertes ou rouges opportunistes en couche plus ou moins fine notamment en période estivale. Quant aux moulières impactées, elles sont relativement éparées, leur organisation en strates est fortement altérée et les moules qui les composent sont de plus petite taille (Brosnan & Crumrine 1993, Smith & Murray 2005).

Bien qu'une première phase de prospection de sites piétinés à l'échelle de la Bretagne ait eu lieu, le temps imparti pour l'étude de cette pression anthropique n'a pas permis leur observation dans le détail (aucun suivi de fréquentation ni relevés biologiques n'ont été effectués). Nous remarquons cependant qu'entre le début et la fin de l'expérience, la zone de transect i80 qui a subi la plus forte intensité de piétinement sur le site de Sainte-Anne du Portzic, est fortement marquée en plusieurs endroits, particulièrement au niveau des zones qui ont servi à effectuer les « demi-tours » entre chaque pas (Fig.48).



a) May 2009 : Transect i80 before trampling



b) October 2010 : Transect i80 after 33 days of trampling

Fig. 48. Transect i80 before and after 13 months of trampling.

A la vue de ces photos, nous pouvons donc avancer que la rotation du pied sur lui-même semble encore plus destructrice pour la communauté étudiée que le simple passage d'un pied dans un répliat donné.

Ces premiers résultats nous permettent également de penser que les facteurs « densité initiale » des espèces et « intensité de piétinement » ne sont pas les seuls à jouer un rôle sur les variations de densités, de recouvrement et sur les pertes de biomasses observées sous l'impact d'un piétinement de type « press » ou « pulse ».

Certains **critères morphologiques** des espèces ou groupes d'espèces peuvent-ils potentiellement les rendre plus sensibles au piétinement ? Quelles sont les espèces ou groupes d'espèces soumis à un impact direct et ceux soumis à un impact indirect du piétinement ? D'autres paramètres pouvant accentuer l'exposition ou la sensibilité d'une espèce à la pression de piétinement entrent-ils en jeu ?

3.5. Effet de la « morphologie » de l'espèce

La forme, l'épaisseur, la solidité ou non de son attachement au substrat et finalement la **morphologie** d'une espèce, peuvent également l'exposer plus ou moins fortement à l'impact du piétinement.

3.5.1. Fucales

A travers les différentes expériences, la Fucale *Ascophyllum nodosum* qui fait figure d'espèce dominante dans la zone médiolittorale moyenne à inférieure, montre **la plus grande sensibilité au piétinement**. La longueur des thalles tout d'abord, constitue un premier critère morphologique qui expose particulièrement l'espèce à l'impact du piétinement. Pouvant atteindre plus d'un mètre de long, les thalles recouvrent en effet largement les différents quadrats piétinés. Apparentés à de longues lanières lisses, ramifiées, peu larges et aplaties, ils présentent régulièrement des renflements dans leur épaisseur. Ces renflements encore appelés « nœuds » dans la littérature, correspondent en réalité à des aérocytes remplis de gaz qui jouent le rôle de flotteurs. Les thalles portent également des excroissances courtes sur leurs côtés. Ces fines ramifications latérales évoluent en réceptacles dans lesquels sont rassemblés les conceptacles où se prépare la reproduction sexuée.

Cette **structure complexe** de ramifications dichotomes et latérales va venir **faciliter** le sectionnement des thalles sous l'impact des pas. Par ailleurs, les flotteurs, les réceptacles et les ramifications les plus fines sont rapidement écrasés et fragmentés après quelques passages.

Le piétinement peut également conduire à *l'arrachement des « crampons collectifs »* qui maintiennent parfois une dizaine d'individus d'*Ascophyllum nodosum* au substrat rocheux. Selon l'intensité ou le mode de piétinement, l'attachement des crampons au substrat peut être progressivement fragilisé avant d'être brutalement rompu. Dans d'autres cas, ce sont uniquement les pieds d'*Ascophyllum nodosum* qui sont sectionnés à leur base, les crampons demeurent alors encore fixés au substrat rocheux. Dans les deux cas, l'impact du piétinement conduit à l'arrachement de plusieurs individus et à des pertes de biomasses relativement conséquentes.

Ces différents critères morphologiques expliquent bien pourquoi l'*Ascophyllum nodosum* est particulièrement sensible à l'impact du piétinement et subit les variations de recouvrement et les pertes de biomasses les plus importantes.

La seconde Fucale qui domine la zone rocheuse sur laquelle est appliqué le piétinement de type « press » est *Fucus serratus*. De structure différente de celle d'*Ascophyllum nodosum*, elle est tout d'abord constituée d'un crampon discoïde qui donne ensuite naissance à un stipe cylindrique, lui même suivi de larges frondes dichotomes aux bords dentés, relativement plates et dépourvues de vésicules aérifères. Sa longueur comprise entre 40 et 70 cm l'expose fortement à l'impact direct du piétinement, tout comme *Ascophyllum nodosum*. Moins souples que les thalles d'*Ascophyllum nodosum* et moins fortement rattachés au substrat rocheux, les individus de *Fucus serratus* se détachent plus facilement sous l'impact du piétinement. Lors des collectes de biomasses après chaque épisode de piétinement, ce sont en effet de nombreux individus entiers qui sont retrouvés parmi les fragments.

Caractéristique de la zone médiolittorale supérieure, *Fucus spiralis* présente des caractéristiques morphologiques proches de celles de *Fucus serratus* à la différence que ses frondes sont plus fines, moins longues, non dentelées mais ondulées. Présent dans de plus faibles densités que le *Fucus serratus* et en raison de la *finesse de ses frondes et de la faible épaisseur de son stipe*, *Fucus spiralis est particulièrement sensible* à l'impact du piétinement. A l'image d'*Ascophyllum nodosum*, *15 pas suffisent en moyenne* à arracher ou sectionner les premiers individus.

Dans leurs travaux, Brosnan & Crumrine (1994) ont également montré que les caractéristiques morphologiques des Fucales pouvaient favoriser leur arrachement sous l'impact du piétinement. Ils soulignent que de nombreuses espèces de la canopée foliacée sont attachées au niveau d'un seul point (e.g. un seul stipe) ou sur une petite surface (petits crampons discoïdes) et rappellent que l'arrachement d'un crampon peut conduire à une perte importante du couvert végétal. Enfin, contrairement aux petites algues Corallinacées ou encroûtantes, les Fucales sont susceptibles d'être sectionnées en raison de leur longueur.

3.5.2. Faune fixée : *Mytilus edulis* isolées ou organisées en moulières et *Balanus perforatus*

Parmi les espèces présentes sur les quadrats permanents de l'approche temporelle, de nombreux fragments de balanes et de moules ont également été collectés après piétinement.

Les espèces *Balanus perforatus*, *B. crenatus* et *Semibalanus balanoides* se trouvent souvent en mélange sur la zone médiolittorale moyenne à inférieure mais présentent des caractéristiques morphologiques différentes, notamment concernant la hauteur de leur cône. Facilement identifiable à l'œil nu, le cône de *B. perforatus* peut être compris entre 1 et 5 cm de haut et de diamètre, tandis que celui de *B. crenatus* par exemple ne dépasse pas 2,5 cm. Cette différence de taille entraîne forcément une exposition au piétinement qui n'est pas la même. En raison de leur aspect « aplati », les cônes de *B. crenatus* ou *S. balanoides*, même s'ils subissent l'impact direct du piétinement, ne sont pas brisés ou arrachés dans le cadre de nos expériences. Pour l'espèce *B. perforatus* en revanche, la totalité du test peut être décollée du substrat sans être fragmentée ou à l'inverse, se retrouver complètement ou partiellement brisée.

Les moules *Mytilus edulis* rattachées par leur byssus au substrat rocheux, sont elles aussi particulièrement soumises à l'impact du piétinement. Leur coquille de forme allongée mesurant entre 1 et 10 cm de long peut être rapidement brisée lorsque le pas l'atteint directement. Outre un écrasement des individus, l'application des pas provoque dès les premiers mois une fragilisation du byssus et donc, une réduction de l'attachement des moules au substrat, impact qui peut être observé à travers la diminution du nombre d'individus « fixés » au profit d'individus dits « mobiles ». Cette fragilisation du byssus sous l'effet du piétinement a également été observée à travers d'autres études (Brosnan & Crumrine 1993, Cintra-Buenrostro 2007, Smith & al 2008). Les moules initialement « mobiles » sont rapidement détachées du substrat rocheux sous une pression de pas régulière et intensive.

Lorsque *Mytilus edulis* s'organise en moulières, le processus d'altération est quelque peu différent. Les résultats ont montré qu'un piétinement de type « pulse » de 600 pas entraîne une perte de recouvrement de 37% en moyenne, ce qui est moins élevé que pour les espèces algales soumises au même type de piétinement. A l'image d'expériences menées par Brosnan & Crumrine (1993) ou encore Smith & Murray (2005), l'analyse révèle que les 600 pas entraînent des *modifications architecturales de l'habitat moulière* en affectant principalement et dans un premier temps la première strate de moules.

Après piétinement, il est également possible d'observer l'apparition régulière de zones de roche nue entre les moules. Smith & Murray (2005) ont par ailleurs démontré que la diminution de l'adhérence des moules à leur substrat augmente ensuite leur arrachage sous l'action des vagues.

Les poids secs des coquilles de *Mytilus edulis* et des coques de *Balanus perforatus* qui sont pris en compte dans les mesures de biomasses, peuvent également expliquer en partie les valeurs élevées des biomasses moyennes totales cumulées de ces espèces.

3.5.3. Algues rouges et vertes de strate II

Les algues rouges et vertes de strate II semblent moins sensibles à l'impact du piétinement que d'autres catégories d'espèces. Cela peut s'expliquer d'une part, par la *structure filamenteuse de certaines espèces, leurs thalles très fins ou encore leur petite taille* leur permettant notamment de se glisser entre la semelle de la botte de l'expérimentateur et le substrat rocheux sans être arrachées ni sectionnées, et d'autre part, par la protection que leur confère la strate algale de Fucales qui les recouvre. Leurs caractéristiques morphologiques peuvent également expliquer les faibles valeurs de biomasses obtenues pour ces espèces.

3.5.4. Faune mobile

Bien plus épaisses et solides, les coquilles des mollusques de type *Gibbula* spp., *Littorina* spp. et *Patella* spp., les protègent de l'écrasement. De petite taille et non fortement accolées au substrat lors de leurs déplacements, les gibbules et les littorines sont en revanche, facilement déplaçables d'une zone à l'autre sous l'impact du piétinement.

Il faut également noter que quelques morceaux d'*Actinia equina* équivalents à 0,006g de biomasse moyenne totale cumulée en octobre 2010 sur i40, ont été retrouvés parmi les fragments de faune collectés après piétinement. Cette espèce au corps mou, observée à marée basse ou à mi-marée sous sa forme rétractée, est cependant le plus souvent protégée d'un impact direct du piétinement par sa petite taille et sa localisation dans les anfractuosités de la roche.

3.6. Impacts directs et indirects du piétinement

Le point précédent l'évoquait déjà, certaines espèces vont subir plus directement l'impact du piétinement que d'autres. Les diminutions de densités ou de recouvrement observées pour certaines espèces peuvent également être la conséquence directe des diminutions de densités d'autres espèces qui leur fournissaient, avant le piétinement, une zone de refuge ou une source de nourriture.

Sur les zones testées à travers les deux approches expérimentales, ce sont les *moulières* sur le site du Minou, ou les *Fucales* à savoir *Ascophyllum nodosum*, *Fucus serratus* et *Fucus spiralis* sur le site de Sainte-Anne du Portzic, qui subissent *les premières et le plus directement l'impact provoqué par le passage répété des pas*.

Sous et parmi la première strate algale que constituent les Fucales, se trouvent les algues vertes et rouges de strate II mais aussi de nombreuses espèces de faune fixée et mobile. Ces trois catégories d'espèces peuvent, elles aussi, subir *l'impact direct* du piétinement une fois la densité de Fucale réduite. A ce moment-là, les petites algues rouges et vertes mais

Partie II – Discussion : impacts directs et indirects

aussi les moules et l'espèce *Balanus perforatus* sont également sectionnées, écrasées, brisées ou encore arrachées de leur support rocheux sous le passage répété des pas, comme en témoignent les mesures de biomasses. En revanche, malgré des passages répétés sur d'autres espèces de balanes dont les cônes sont beaucoup plus plats, les taux de recouvrement en balanes mortes varient très peu sur les trois transects piétinés.

La régression des Fucales, des algues rouges et vertes de strate II et de la faune fixée de type balanes ou moules contribue progressivement à **augmenter le taux de roche nue**, et donc de surface colonisable pour d'autres espèces. L'apparition d'espèces opportunistes telles que *Ulva* sp., *Enteromorpha* sp. ou encore *Caulacanthus ustulatus* est ainsi favorisée de **manière indirecte** par le piétinement. Une fois bien implantées sur le substrat rocheux, ces espèces se retrouvent à leur tour exposées à un impact direct du piétinement.

Une autre espèce parmi les algues rouges de strate II pouvant être **indirectement impactée** par le piétinement est *Vertebrata lanosa*, épiphyte d'*Ascophyllum nodosum*. Cette espèce est en effet dépendante des variations de recouvrement et pertes de biomasses de la Fucale qui est l'une des premières à être impactée par le piétinement.

Les diminutions de densités en faune mobile en revanche, résultent rarement d'un écrasement ou d'un arrachage comme nous avons pu le voir à travers les différents résultats. Seuls quelques morceaux d'*Actinia equina* ont été retrouvés parmi les fragments collectés au moment des mesures de biomasses.

Dans le cas des patelles, mobiles mais bien accolées à la roche y compris au moment de leurs déplacements, le dérangement des individus lié à un piétinement intensif est la cause la plus probable de leurs diminutions de densités. Mois après mois, quelques traces de Patelles sont en effet observées sur les zones piétinées du transect i80 et de nombreux individus se trouvent en limite des quadrats permanents. Par ailleurs, aucun décollement d'individu au substrat rocheux n'a été observé au cours de l'expérience. Il semblerait donc qu'à partir d'une certaine intensité de piétinement, les patelles se déplacent vers les zones les plus proches non piétinées. S'agit-il d'un impact direct ou indirect du piétinement? Difficile de trancher. Cependant, un certain nombre d'observations permettent de penser que ces individus subissent très rapidement l'impact direct du piétinement, notamment en raison de leur forte adhérence au substrat ne leur permettant pas d'échapper à l'impact des pas.

Les diminutions d'individus observées parmi *Gibbula umbilicalis* et *Littorina obtusata* ou *fabalis* sur les transects i40 et i80, peuvent résulter de deux types d'impacts : **un impact direct** lorsque les pas atteignent les *G. umbilicalis* et *Littorina obtusata* ou *L.fabalis*, provoquant alors leur déplacement hors des zones piétinées ; ou encore **un impact indirect** causé par les pertes élevées d'*Ascophyllum nodosum* et de *Fucus serratus* sur ces deux transects, et parmi lesquelles les deux espèces de mollusques trouvaient refuge et source de nourriture. Comme vu précédemment, les individus d'*Actinia equina* qui ne présentent pas les mêmes particularités morphologiques, peuvent aussi subir l'impact direct ou indirect d'un piétinement élevé : **direct** lorsque les pas conduisent à l'écrasement et par conséquent, à la

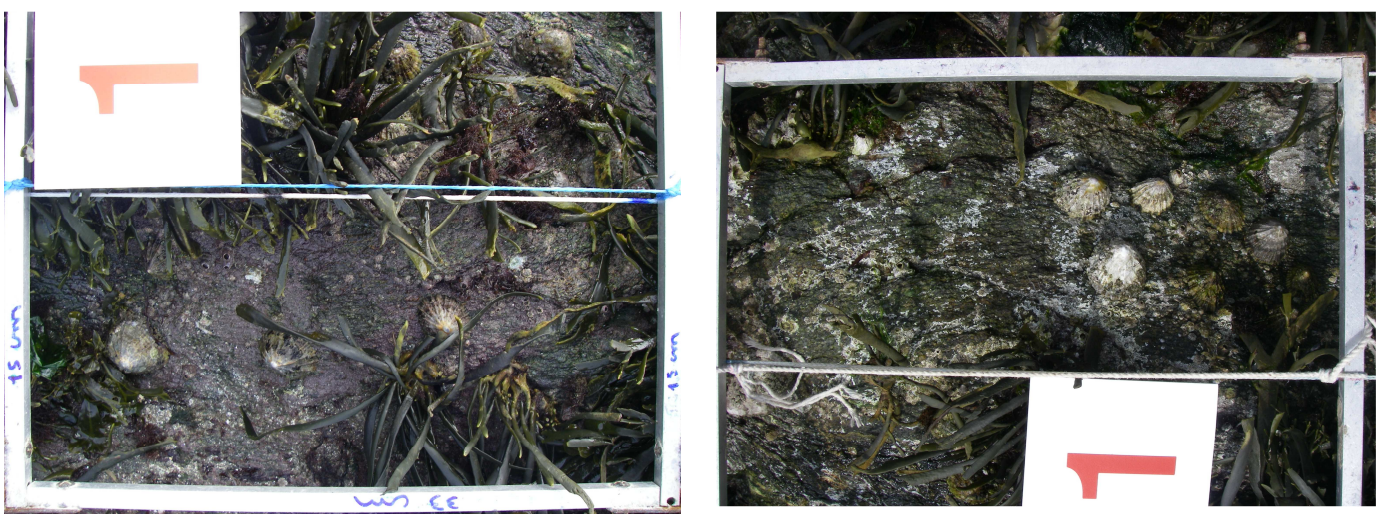
Partie II – Discussion : impacts directs et indirects

mort des individus ; *indirect* lorsque la couverture algale devenue moins dense sous l'impact des pas ne les protège plus suffisamment de la dessiccation.

Les espèces de faune coloniale très exigeantes vis-à-vis des conditions d'humidité et de luminosité, sont préférentiellement inféodées à des milieux peu exposés à la lumière qui conservent un taux d'humidité élevé. Ces espèces sont donc sensibles à la *dessiccation* dès lors que les strates d'algues supérieures qui les protégeaient initialement sont réduites sous l'effet du piétinement. Il s'agit d'un *impact indirect du piétinement* qui peut être accentué par un *impact direct* lorsque le passage répété des pas atteint notamment les bryozoaires coloniaux ou les éponges et conduit à l'altération de ces colonies.

Les algues encroûtantes de strate I telles que *Lithophyllum incrustans*, *Mastocarpus stellatus* ou encore *Hildenbrandia rubra* sont complètement accolées à la roche et recouvertes, dans un premier temps, par les algues de strates II et III. Dès lors que ces dernières régressent sous l'impact répété des pas, les algues encroûtantes sont à leur tour *directement exposées* au piétinement et à des conditions de luminosité plus élevées (tout comme la faune coloniale ou encore des moules et les balanes).

La [figure 49](#) illustre la perte de recouvrement en *Lithophyllum incrustans* observée sur le quadrat 1 du transect i80. Après six mois de piétinement entre mai 2009 et janvier 2010, la plupart des individus d'*Ascophyllum nodosum* se retrouvant à l'intérieur ou en bordure de quadrat sont sectionnés ou arrachés. L'algue encroûtante *L. incrustans* est alors bien visible ([Fig.49a](#)) et ne dispose plus d'une « couche algale protectrice » vis-à-vis du piétinement ou de l'ensoleillement. Le phénomène de blanchiment observé sur la [figure 49b](#) en mai 2010 indique la mort de l'espèce qui peut résulter soit de *l'impact direct du piétinement*, soit d'un *phénomène de dessiccation*.



a) January 2010

b) May 2010

Fig.49. Representation of one plot at two different times of the experiment and observation of *Lithophyllum incrustans* loss and bleaching.

Les augmentations de recouvrement de *Mastocarpus stellatus encroûtant* observées sur les transects i40 et i80 au cours de l'expérience traduisent une plus grande résistance de l'espèce au piétinement ou à la dessiccation. Elle semble également bénéficier indirectement de la régression d'autres espèces algales et notamment de celle du *Lithophyllum incrustans*.

3.7. Effet de la « rugosité » du substrat

Le terme de « rugosité » est employé dans cette étude pour qualifier *le taux de microhabitats présents sur les zones rocheuses observées*. Il s'agit plus exactement du nombre de fissures, de petits surplombs, de crêtes rocheuses ou encore de zones de pentes observés au niveau de chaque quadrat, qui peuvent contribuer plus ou moins fortement à augmenter ou à limiter l'impact du piétinement sur certaines espèces.

Les *fissures et petits surplombs* par exemple, peuvent être considérés comme des zones de refuge pour de nombreuses espèces algales ou animales telles qu'*Actinia equina*, les éponges ou bryozoaires coloniaux ou encore *Mytilus edulis* de petite taille. Par leur capacité à retenir l'eau, les petits creux dans la roche abritent également des algues rouges encroûtantes ou des ascidies. L'impact des pas sur les espèces qui logent ou se réfugient dans ce type de microhabitats ne se produit que si elles dépassent des fissures ou si la zone de creux est suffisamment grande pour que le pas l'atteigne. Ainsi la plupart du temps, ces microcavités vont atténuer l'impact du piétinement et faciliter la restauration après l'arrêt de la perturbation.

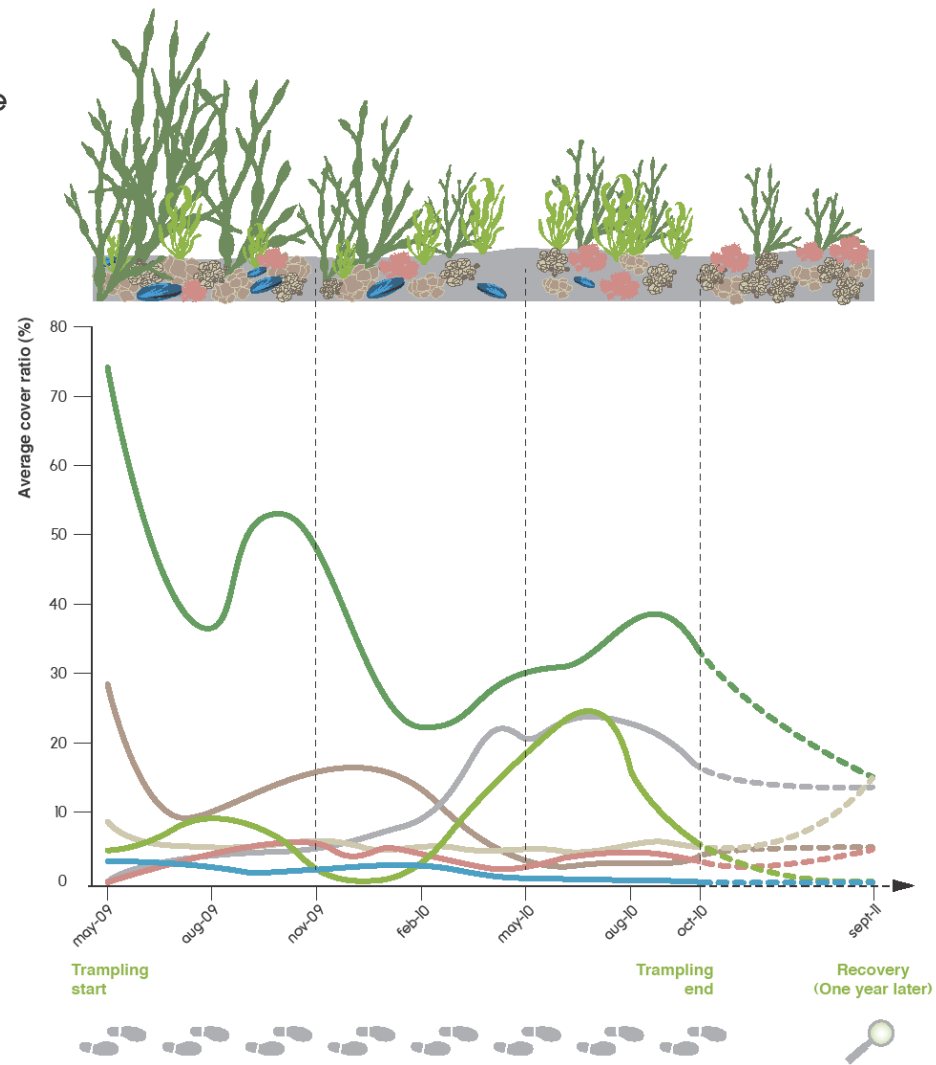
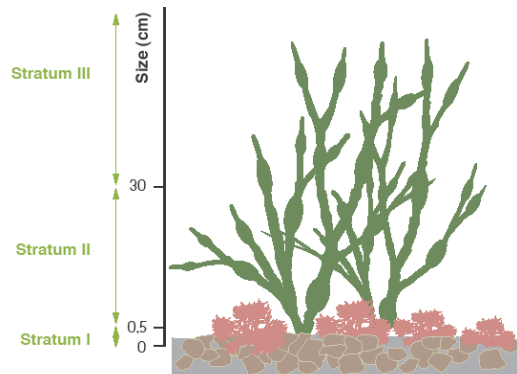
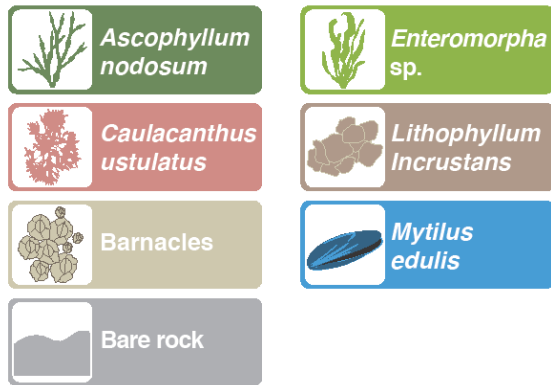
La présence de *petites crêtes rocheuses* à l'inverse, peut accentuer le sectionnement des Fucales ou des algues vertes et rouges de strate II. Les individus de moules ou de *Balanus perforatus* situés sur des *zones de pente* seront également plus facilement arrachés lorsque le pied glisse le long de celle-ci. Au delà d'une certaine taille cependant, ces crêtes ou pentes vont constituer une protection pour les espèces car les marcheurs éviteront de marcher sur ces structures pouvant potentiellement les déséquilibrer.

3.8. Modèle conceptuel de l'impact du piétinement de type « press » selon une intensité de 80 pas

L'ensemble des résultats et analyses effectués à partir du piétinement de type « press » montrent que *la structure de communauté du transect i80* est celle qui présente le plus grand nombre de *stades d'évolution* au cours de l'expérience, soit sur une période de 18 mois puis un an après l'arrêt du piétinement. A partir de ces observations, il est possible de mettre en évidence des liens de cause à effet entre les régressions et augmentations de certaines variables au cours du temps. Pour illustrer les successions d'espèces de macroalgues et de macrofaune identifiées comme étant *les plus vulnérables à la perturbation piétinement sous une intensité de 80 pas*, nous proposons un **modèle conceptuel** en [figure 50](#).

Partie II – Discussion : modèle conceptuel

Conceptual model proposed for successional stages of the most sensitive macroalgae and macrofauna under a “press trampling” of 80 steps



(C) Maud Bernord & Sébastien Hervé, 2012

Fig.50. Conceptual model of successional stages of the most sensitive macroalgae and macrofauna: *Ascophyllum nodosum*, *Caulacanthus ustulatus*, *Enteromorpha sp.*, *Lithophyllum incrustans*, *Mytilus edulis* and barnacles, and variation of the percentage of bare rock, under a “press trampling” of 80 steps during 18 months and after one year of recovery.

Ce modèle rappelle que le piétinement impacte prioritairement les macroalgues de strate III qui recouvrent la zone rocheuse. *Ascophyllum nodosum* se révèle particulièrement sensible à la perturbation en raison de sa structure complexe en ramifications dichotomes et latérales. Par ailleurs, de nombreux individus peuvent être arrachés au même moment lorsque la pression des pas cible les crampons. La régression de la strate III favorise ensuite l'exposition des espèces de strates II et I à la pression de piétinement. Ainsi, les recouvrements en *Lithophyllum incrustans* qui occupaient la majorité de l'espace en strate I au démarrage de l'expérience, diminuent à leur tour. La roche nue qui se libère, favorise l'arrivée d'algues vertes opportunistes (*Enteromorpha* sp.), particulièrement en saison estivale (août 2009 puis juin et juillet 2010). L'arrivée de l'automne entraîne leur régression naturelle mais cette dernière est également accentuée par l'influence du piétinement. A nouveau, de l'espace se libère sur la plateforme rocheuse. *Lithophyllum incrustans* montre une phase de recolonisation tandis que les algues rouges opportunistes *Caulacanthus ustulatus* font leur apparition. En parallèle les régressions d'*Ascophyllum nodosum* se poursuivent. L'espèce passe progressivement d'une strate III à une strate II pour n'être finalement plus que constituée d'individus de strate II.

Vers février 2010, *Lithophyllum incrustans*, les balanes, *Caulacanthus ustulatus* et *Mytilus edulis* subissent tous une forte régression due au piétinement qui se poursuit et à leur fragilisation progressive. Le pourcentage de roche nue augmente considérablement pour atteindre une valeur maximum en juin 2010 (25%). Quelques pousses d'*Ascophyllum nodosum* mais aussi des thalles de cette espèce situés à proximité du transect, recouvrent alors à nouveau la surface rocheuse. En été 2010, l'espace libéré sous l'effet du piétinement est tel qu'il entraîne une arrivée d'*Enteromorpha* sp. bien plus conséquente que celle observée au cours de l'été 2009 (25% en 2010 contre 10% en 2009 à la même période). En fin d'expérience (automne 2010), le piétinement qui se poursuit favorise de nouveau les régressions naturelles d'Entéromorphes et continue d'entraîner des régressions d'*Ascophyllum nodosum*. Le cycle se répète avec de nouvelles petites augmentations des recouvrements de *Caulacanthus ustulatus* et *Lithophyllum incrustans*. En revanche, *Mytilus edulis* ont totalement disparu de la surface piétinée en octobre 2010.

Un an après l'arrêt du piétinement, la plateforme rocheuse est principalement recolonisée par les balanes (*Balanus crenatus*, *B.perforatus*, *Semibalanus balanoides*). Le pourcentage de roche nue a diminué et les espèces *Lithophyllum incrustans* et *Caulacanthus ustulatus* ont continué leur développement. *Mytilus edulis* n'a en revanche pas recolonisé la zone et les recouvrements par *Ascophyllum nodosum* demeurent très faibles : seules quelques rares pousses sont observées dans les quadrats piétinés et les individus persistants qui avaient été sectionnés n'ont pas repoussé.

3.9. Intérêt et limites de l'étude

Les connaissances acquises à travers cette étude apportent les premiers éléments de réflexion sur les effets du piétinement en milieu intertidal breton, et plus particulièrement sur la zone médiolittorale moyenne à inférieure abritée.

A travers deux approches expérimentales, l'une testant l'application d'un piétinement de type « press », l'autre d'un piétinement de type « pulse », la résistance à la perturbation des espèces caractéristiques de ce milieu a pu être évaluée. Les Fucales de strates II et III, les algues rouges et vertes de strate II, les algues encroûtantes de strate I, la faune fixée, coloniale ou mobile, toutes ces catégories d'espèces ne présentent pas la même sensibilité et ne répondent pas de la même manière à la perturbation. Deux habitats supplémentaires sont venus compléter l'étude : l'habitat moulière sur un site très exposé aux houles et une zone de *Fucus spiralis* en médiolittoral supérieur. Là encore, l'analyse des résultats a permis de comprendre comment et pourquoi ces espèces réagissent à la pression de piétinement.

Bien étudiés à travers de nombreux pays anglo-saxons, les effets de la perturbation « piétinement » sur les macroalgues et la macrofaune intertidale bretonne sont à l'image des résultats obtenus en Californie, en Nouvelle-Zélande, en Australie ou en Italie. Ainsi Beauchamp et Gowing qui se sont intéressés à la problématique en Californie dès 1982, ont également démontré que les plus fortes densités de macroalgues et de macrofaune se trouvaient dans les sites qui subissaient le moins le piétinement. Il en est de même pour les plus hauts niveaux de biodiversité.

Fletcher et Frid (1996) ont également appliqué un piétinement expérimental sur deux zones du médiolittoral moyen à inférieur dominées par les Fucales *Fucus serratus* et *F. vesiculosus* – i.e. quatre intensités de piétinement différentes (0, 20, 80 et 160 pas) durant 16 mois et au moment des grandes marées –. A l'issue de l'expérience, les auteurs ont remarqué que : les changements de structure des macroalgues dépendent principalement de l'intensité du piétinement ; le piétinement mène à la diminution des densités ou taux de recouvrement de certaines espèces – i.e. *Phymatolithon lenormandii*, *Chondrus crispus*, *Cladophora rupestris*, *Mastocarpus stellatus* et *Palmaria palmata* – ; les zones de roche nue sont présentes en plus grandes quantités dans les secteurs les plus piétinés ; l'algue verte opportuniste *Enteromorpha* sp. est la première algue à coloniser les espaces vides principalement au cours de la saison estivale.

Les deux zones suivies par ces auteurs différaient par la densité de leur couverture algale. A l'issue de leurs analyses, Fletcher et Frid (1996) ont également avancé qu'il était primordial de connaître **l'importance de la couche de Fucales initiale** pour estimer avec plus de précision les variations induites par le piétinement.

D'après nos résultats et les diverses observations menées à l'échelle internationale, nous pouvons donc avancer que les diminutions de diversité, l'apparition de zones de roche nue ou encore la disparition d'espèces sensibles et/ou plus rares au profit d'espèces opportunistes et éphémères, sont autant de conséquences du piétinement susceptibles de conduire progressivement à une *banalisation du paysage médiolittoral moyen à inférieur breton*.

De nombreux auteurs ont abordé cette problématique sous l'angle de la « gestion/conservation » des sites intertidaux, notamment lorsque la mise en évidence d'un impact lié au piétinement intervenait au sein d'une aire marine protégée. Plusieurs d'entre eux ont suggéré la mise en place d'aménagements stratégiques sur les sites les plus piétinés en

tenant compte des résultats expérimentaux (Fletcher & Frid 1996, Casu et al. 2006). Une proposition de gestion souvent évoquée pour limiter l'impact du piétinement sur les communautés de macroalgues et les moulières d'un estran rocheux piétiné, correspond à la création de sentiers à partir des sentiers pré-tracés suite à un piétinement intensif. En renonçant à la conservation de petites zones de l'estran ou en favorisant le cheminement des visiteurs sur un secteur en particulier, l'ensemble de l'estran considéré peut ainsi être préservé.

En Bretagne, la zone médiolittorale moyenne à inférieure suscite un intérêt chez une majorité d'usagers de l'estran. Accessible presque toute l'année à partir de coefficients de marée supérieurs à 50, de nombreux usagers arpentent en effet ce milieu rocheux en dehors des grands coefficients. Les pêcheurs à pied récréatifs notamment, prospectent la zone pour la recherche de bigorneaux, de moules ou encore de petits crabes. D'autres profitent de ce milieu quelques instants seulement, juste avant que la mer ne descende complètement ou à l'inverse, au retour de pêche avant qu'elle ne remonte. En effet, la plupart des pêcheurs récréatifs arrivent sur l'estran deux heures avant l'heure de basse mer puis suivent la montée des eaux qui suit l'étalement de marée durant encore une à deux heures. Cette durée de pêche qui est bien entendu variable selon les coefficients de marée et les conditions météorologiques, permet aux pêcheurs d'arpenter plusieurs zones de l'estran, dont les habitats rocheux du médiolittoral moyen à inférieur.

La présence d'espèces « charismatiques » telles que les anémones, les crabes et un peu plus bas les oursins ou étoiles de mer, constitue également une source d'intérêt pour les promeneurs et enfants qui partent « explorer » la zone. Les cuvettes et mares permanentes font aussi l'objet d'observations par ce même public. Très fréquemment rencontrés sur la zone médiolittorale moyenne à inférieure, ces habitats vont donc favoriser le passage des visiteurs parmi la communauté qui a fait l'objet d'un suivi dans cette étude.

En comparaison, les zones supralittorales et médiolittorales supérieures d'un platier rocheux sont peu attrayantes. Passages quasi inévitables pour les visiteurs qui arrivent sur l'estran par le milieu terrestre, les trajets y sont cependant très succincts. Rares sont les personnes qui marquent un temps d'arrêt sur ce niveau de l'estran, lui préférant davantage les chemins côtiers pour la promenade et la contemplation des paysages ou encore les zones rocheuses plus riches en espèces pour la pêche et les observations naturalistes.

De la même manière, l'étage infralittoral présente une accessibilité limitée. Caractérisé par les algues brunes de l'ordre des Laminariales extrêmement glissantes et souvent interrompu par de larges zones de champs de blocs, le milieu rocheux de bas d'estran rend périlleux le moindre déplacement. Très attractive en revanche pour les pêcheurs de crabes et d'ormeaux, cette zone qui ne découvre qu'au moment des grands coefficients de marée, est davantage l'affaire de spécialistes qui disposent de deux à trois heures au maximum pour la prospecter. Le milieu rocheux de bas d'estran et les espèces qui lui sont associées semblent par conséquent plus épargnés par la pression de piétinement en dépit d'autres sources de perturbations anthropiques qui ciblent spécifiquement ce secteur (**Cf. Partie III : Impacts de la pêche à pied récréative sur les champs de blocs de bas d'estran**).

Face à la forte attractivité de l'estran breton pour la pratique de loisirs, les suivis d'impact du piétinement sur le milieu rocheux prennent toute leur importance. Thématique inexistante en France jusqu'ici, il semble essentiel de poursuivre les observations et les expérimentations en Bretagne mais aussi à l'échelle nationale. De nouvelles méthodes contrôlées faisant intervenir différents niveaux d'intensités et de fréquences mais aussi de nouvelles catégories d'espèces (e.g. lichens de la zone supralittorale, méiofaune, laminaires, *etc.*), permettraient dans un premier temps d'aller plus loin dans l'expérimentation et l'acquisition de connaissances fondamentales.

Des *suivis de type « non-contrôlé » couplés aux sciences humaines* et notamment à des suivis de fréquentation sur des sites particulièrement exposés au piétinement, pourraient également et dans un second temps, compléter les connaissances de base et répondre aux demandes actuelles des gestionnaires. Si des modèles de diffusion de la fréquentation humaine sur nos estrans existent à l'image des travaux de thèse de Tillier (2011), aucun d'entre eux n'intègre la *dimension écologique* et ne s'intéresse pour l'instant aux potentiels impacts du piétinement sur les communautés intertidales.

Dans le futur, le développement de *modèles conceptuels puis mathématiques basés sur l'interdisciplinarité*, devrait constituer une voie de recherche indispensable pour l'étude des usages anthropiques, la connaissance de leur diffusion en milieu intertidal, la compréhension puis la prédiction de leurs impacts.



**PARTIE III - IMPACTS DE LA PECHE
A PIED RECREATIVE SUR LES
CHAMPS DE BLOCS DE BAS D'ESTRAN**



Introduction

Depuis la préhistoire, la pêche à pied fait partie de la culture maritime et littorale bretonne et aurait participé à l'installation des hommes le long des côtes. Dans sa description du pêcheur à pied, Prigent (1999) parle d'ailleurs de « *chasseur reptilien, arcquebouté sur la carapace d'un rocher, rampant sur le tapis glissant des algues, couleur de vieux cuir* ». Il évoque également un retour du pêcheur à pied à « *ses origines de chasseur-cueilleur... le croc et la gaffe à la main...* ». A chaque grande marée, cet instinct de « chasseur » est en effet perceptible parmi les hommes et les femmes qui se retrouvent sur la grève pour la pratique d'une pêche parfois périlleuse... La « capture » de crabes et d'ormeaux en particulier, est plus généralement l'affaire de « spécialistes » qui n'hésitent pas à traverser des dédales de blocs et de roches escarpées en partie immergés, substrats instables souvent recouverts de Laminaires extrêmement glissantes. Car toutes les espèces qu'offre l'estran à l'homme n'ont pas la même valeur, et les produits les plus « nobles » (ormeaux, étrilles, tourteaux, crevettes et pour les bivalves palourdes et praires) qui côtoient les « produits de substitution » (bigorneaux, huîtres, moules, *etc.*) valent bien quelques risques et engagements physiques. L'estran en tant « qu'espace de pêche à pied » peut alors s'apparenter à un « territoire » sur lequel la pêche à pied n'est plus seulement une activité de loisir ou de subsistance mais un ensemble de « *pratiques à forte charge symbolique* » (Geffroy & Papinot 2004).

Ce sont justement à la fois l'incroyable diversité d'espèces présentes et consommables par l'homme sur la zone intertidale, la multiplicité des techniques et outils déployés au moment de leur collecte mais aussi le type de substrat prospecté, la saison ou encore les catégories d'usagers rencontrés (hommes, femmes, familles, retraités, locaux, touristes...) qui vont décliner l'activité de pêche à pied en une infinité de pratiques.

Longtemps complémentaire d'une activité agricole, son caractère récréatif est surtout apparu à partir des années 60 avec le développement du tourisme balnéaire et l'amélioration des transports. Bien qu'elle revête plusieurs formes, la pêche à pied récréative peut être définie comme « *la récolte d'une ressource naturelle vivante sur les estrans sans recours à tout engin flottant* » (Décret n°90-618 du 11 juillet 1990 relatif à la pêche maritime de loisir modifié par le Décret 727-2009 du 18 juin 2009). Le décret n°2001-426 du 11 mai 2001 relatif à l'exercice de la pêche à pied professionnelle précise également que la pêche maritime à pied doit s'exercer « *sans que le pêcheur ne cesse d'avoir un appui au sol et sans équipement respiratoire permettant de rester immergé* ». Sont donc considérés « pêcheurs à pied récréatifs » les personnes qui prélèvent les coquillages, les poissons, les algues ou les crustacés à marée basse sur l'estran. Les pêcheurs d'appâts en font également partie. Les pêcheurs à la canne du bord (leurre manié, surf casting) et les pêcheurs qui utilisent des engins dormants sur l'estran (palangre, filets calés, casiers), sont en revanche exclus de cette catégorie.

Aujourd'hui, ce sont près de **2 millions** de Français (enquête BVA/Ifremer 2009) qui s'adonnent aux pratiques de pêche à pied récréative chaque année, régulièrement ou à l'occasion d'un court séjour en bord de mer. Par ailleurs, **1 300 pêcheurs à pied**

Partie III – Impact pêche à pied récréative : Introduction

professionnels environ vivent exclusivement, ou pour partie, des ressources de l'estran. Ces chiffres placent l'activité en tête des usages récréatifs côtiers les plus répandus en France. La pêche à pied est particulièrement populaire en Bretagne : la région compte environ **460 000 pêcheurs à pied récréatifs** par an (enquête BVA/Ifremer 2009) et **400 professionnels**. L'engouement pour cette activité tient très certainement au fait qu'elle demeure libre et gratuite sur un espace naturel relevant du domaine public, soit inaliénable et imprescriptible, qui « appartient à tous ». Aujourd'hui encore, le pêcheur à pied n'est assujéti à aucune déclaration préalable ni permis de pêche dans la mesure où ses prélèvements sont limités « à sa consommation exclusive et celle de sa famille » (Décret n°90-618 du 11 juillet 1990).

L'observation de diminutions de stocks et la contamination fécale et/ou chimique de certains secteurs littoraux ont néanmoins fait évoluer la réglementation relative à la pêche à pied de loisir ces dernières années. Bien qu'elles demeurent très variables d'un département à l'autre, trois types de mesures concernant les captures sont appliquées en France :

- Les **tailles minimales de capture** (ou mailles) pour certaines espèces telles que le tourteau, le homard, le bouquet, l'ormeau, la coquille Saint-Jacques, la coque, les palourdes européenne, japonaise et rose, la praire, *etc.* ;
- Des **quantités de capture limitées** (captures d'ormeau limitées à 20 individus par pêcheur et par jour, captures d'oursins *Paracentrotus lividus* limitées à six individus par pêcheur et par jour) ;
- Certaines **restrictions sur les périodes de pêche** (pêche à la coquille Saint-Jacques interdite du 15 mai au 30 septembre).

Le décret n°96-1-027-bis destiné à répondre aux nouvelles normes sanitaires, puis les règlements européens 854/2004 et 1666/2006, divisent le littoral en différentes zones de salubrité. L'évaluation de la qualité sanitaire est appliquée, dans un premier temps, aux zones de production professionnelles et aux gisements faisant l'objet d'une pêche professionnelle. Dans un souci de santé publique, elle fut ensuite étendue à tous les gisements :

- **Les zones classées A** sont de bonne qualité, la pêche à pied peut s'y exercer même si le risque de contamination n'est pas nul ;
- **Les zones B** sont de qualité moyenne à médiocre, la consommation de coquillages provenant de la pêche à pied récréative peut présenter un risque sanitaire pour les personnes fragiles. Une cuisson suffisamment longue, afin de garantir une diminution significative de la contamination microbiologique, est préconisée ;
- **Les zones C et D** sont de mauvaise à très mauvaise qualité : la consommation de coquillages provenant de la pêche à pied récréative y est interdite.

En dépit d'une réglementation affichée (dans les mairies, offices du tourisme, Délégations à la Mer et au Littoral ou Agence Régionale de la Santé), les enquêtes menées par l'association VivArmor Nature entre 2007 et 2011 dans le cadre de leur Contrat Nature¹, révèlent que **moins de 1% des pêcheurs à pied interrogés** font la démarche de se renseigner sur le classement de salubrité de leurs zones de pêche.

¹ Contrat Nature « Gestion durable de l'activité récréative de pêche à pied et préservation de la biodiversité littorale » réalisé par l'association VivArmor Nature entre 2007 et 2011 sur le département des Côtes d'Armor.

Partie III – Impact pêche à pied récréative : Introduction

Sur ce même territoire, les tailles minimales réglementaires sont également très mal connues : *huit pêcheurs sur dix ignorent la maille* (VivArmor Nature, Contrat Nature 2007-2011). En 2011, seuls 22% des pêcheurs rencontrés possédaient en effet leur propre outil de mesure, correspondant le plus souvent à des gabarits artisanaux ou encore des marques réalisées sur le manche d'un râteau. Un certain nombre d'entre eux affirment d'ailleurs « *pêcher à l'œil* » et ne ramasser que les plus grosses prises. Cependant, en l'absence de grands individus, le pêcheur ne souhaitant pas rentrer bredouille se rabat également sur les plus petits coquillages ou crustacés (VivArmor Nature, Contrat Nature 2007-2011).

La méconnaissance ou la non application de la législation, couplée à l'enthousiasme que suscite cette activité, participent à la pression croissante des activités humaines sur le milieu marin. La pêche à pied peut en effet contribuer à la fragilisation des estrans par ses répercussions sur les biocénoses marines. Les incidences potentielles sont fonction de la sensibilité du substrat, de l'intensité et de la nature des pratiques. La sur-fréquentation, les prélèvements excessifs, la sélectivité insuffisante des engins de pêche, voire certaines pratiques inappropriées peuvent, au moins localement, fragiliser les stocks. Cette dégradation se manifeste sous de nombreuses variantes comme la destruction ou la déstructuration de l'habitat, l'élimination d'espèces peu robustes, le déséquilibre des peuplements. Elle se traduit le plus souvent par un appauvrissement et une banalisation des biocénoses, pouvant aller jusqu'à induire une perte des fonctionnalités écologiques du site.

La prise en compte de la pêche à pied récréative dans les politiques de gestion locale est pourtant longtemps restée anecdotique. Le fort intérêt qu'ont porté les scientifiques aux activités maritimes à forte plus-value économique (e.g. activités professionnelles), peut en grande partie expliquer ce retard. Il faut finalement attendre le début des années 2000, pour que l'Europe et l'Etat mettent à disposition des collectivités les moyens humains et financiers nécessaires au suivi de l'activité, dans sa dimension sociale et économique. S'ajoute à cela la volonté de sensibiliser l'ensemble des usagers récréatifs aux enjeux environnementaux, comme, par exemple, les conséquences de leurs pratiques sur les milieux, la prise en compte des interactions entre usages sur un espace où professionnels et plaisanciers se côtoient, et la nécessité d'une gestion concertée d'une ressource libre d'accès mais fragile et limitée.

Dans ce contexte, plusieurs initiatives locales ont vu le jour mais quatre d'entre elles en particulier ont permis d'améliorer la connaissance de l'activité et/ou d'initier la recherche scientifique sur la thématique (suivis de fréquentation, caractérisation des usagers, mesures d'impact de l'activité) :

- **Le programme national sur la diversité biologique** : « Contribution à la gestion et à la conservation des espaces marins insulaires protégés (Manche-Atlantique) : les activités de pêche à pied et de plongée sous-marine; impacts sur la biodiversité et mise au point d'outils d'évaluation », mis en œuvre par l'Université de Bretagne Occidentale (Hily et al. 2004) ;

Partie III – Impact pêche à pied récréative : Introduction

- Le **programme R.E.V.E** (REconquête et Valorisation des Estrans) mené par l'association IODDE entre 2006 et 2009 dans le bassin de Marennes-Oléron (Piques et al. 2010) ;
- Le **Contrat Nature** « Gestion durable de l'activité récréative de pêche à pied et préservation de la biodiversité littorale » réalisé par l'association VivArmor Nature entre 2007 et 2011 dans le département des Côtes d'Armor ;
- L'**étude nationale** « Pêche à pied de loisir sur les sites du Conservatoire du Littoral » (Diascorn 2009) coordonnée par le Conservatoire du Littoral, l'Ifremer et le Comité National des Pêches (CNPMM).

Ces différents programmes ont abouti : à la conception d'*outils de mesure et d'observation innovants* pour les suivis de fréquentation des pêcheurs à pied et/ou pour la mesure des impacts de l'activité ; à l'acquisition de *données quantitatives, qualitatives et comportementales* méconnues jusqu'alors, relatives à la fréquentation et aux usagers eux-mêmes (nombre de pêcheurs à pied par sites ou par secteurs géographiques, nombre de séances de pêche à l'année, techniques de pêche pratiquées, types d'outils utilisés, identification et caractérisation des catégories de pêcheurs, etc.). Ainsi, les comptages menés par IODDE/CPIE Marennes-Oléron ont révélé 220 000 séances de pêche en moyenne et à l'année sur les estrans de Marennes-Oléron. A l'échelle des Côtes d'Armor, les secteurs les plus fréquentés et les périodes les plus propices à la pratique de la pêche à pied ont aussi pu être identifiés par l'association VivArmor Nature. Les comptages réalisés sur la presqu'île de Saint-Jacut-de-la-Mer par exemple, ont révélé une fréquentation extrême du site au moment des marées d'équinoxes ou lors des grandes marées d'été : plus de 1000 pêcheurs à pied peuvent y être dénombrés.

Parmi les *impacts physiques* de la pêche à pied qui ont été recensés à travers ces quatre études et qui conduisent à la *dégradation directe des habitats et de leurs biocénoses*, il faut mentionner : le ratissage voire le labourage des substrats meubles et herbiers de zostères par des outils souvent non appropriés, qualifiés de « ravageurs » (râteaux, fourches à cailloux, pioches, divers outils habituellement réservés au jardinage ou bricolage), le piétinement des substrats meubles et durs, la dégradation des substrats durs et moulières lorsque les algues, les moules ou les huîtres y sont prélevées à l'aide de grattoirs, de marteaux, de burins, de poinçons, de tournevis, etc., mais également le *déplacement ou le retournement des blocs* à la main, à l'aide de crochet ou de barres à mine.

Cette dernière action concerne particulièrement les *champs de blocs de bas d'estran* parmi lesquels se réfugient les crabes et les ormeaux au moment des marées basses de forts coefficients (supérieurs à 90-95). Cet habitat qui suscite toutes les convoitises en période de grandes marées (i.e. 90% des pêcheurs Oléronais ciblent les populations d'étrilles et plus de 30% des pêcheurs à pied sont à la recherche de crabes ou d'ormeaux sur les zones rocheuses costarmoricaines), abrite également la biodiversité la plus élevée à l'échelle de l'estran : jusqu'à **190 espèces et 1300 ind/m²** hors faune encroûtante au niveau d'un champ de blocs breton (Le Hir 2002) et pas moins de **307 espèces** toutes catégories d'espèces confondues

Partie III – Impact pêche à pied récréative : Introduction

pour les champs de blocs Oléronais (Le Duigou 2010). Les conséquences d'un déplacement ou d'un retournement de blocs sur cette biodiversité sont généralement de deux types :

- 1) Soit le bloc est partiellement soulevé par le pêcheur à pied puis relâché. Dans ce cas, il retrouve approximativement sa position d'origine, les appuis du dessous de bloc étant forcément quelque peu modifiés. L'impact concerne alors l'écrasement puis la mortalité différée d'une partie de la faune fixée ou mobile lorsque le bloc retombe en place.
- 2) La deuxième option qui s'offre au pêcheur à pied est davantage destructrice : celui-ci peut, avec moins d'efforts, retourner complètement le bloc puis le laisser tomber à l'envers sur le côté. Il aura ainsi les deux mains libres pour s'emparer des crabes qui peuvent s'enfuir rapidement. Il est par ailleurs très rare que le pêcheur fasse ensuite un deuxième effort pour remettre le bloc en place dans le bon sens (60% des pratiquants Oléronais ne remettent pas les blocs en place ; Piques et al. 2010). Cette pratique de pêche est la plus destructrice pour l'habitat et le milieu environnant puisqu'elle conduit à la modification de quatre interfaces : la surface de bloc initialement « inférieure » qui devient « face supérieure », la surface initialement « supérieure » qui devient « face inférieure », le substrat rocheux ou meuble initialement recouvert du bloc qui se retrouve sans protection, et le nouveau substrat recouvert par le bloc retourné.

Dans le contexte de cette thèse, notre attention se porte sur cette seconde pratique de pêche au niveau de l'habitat « champ de blocs de bas d'estran ». Les enjeux écologiques liés au retournement des blocs sont particulièrement élevés du fait de l'exceptionnelle biodiversité de l'habitat (Sousa 1979, Le Hir 2002, Le Hir & Hily 2005, Chapman 2002a, b, 2005, Chapman et al. 2009), de sa forte représentativité à l'échelle de la Bretagne et de l'effort de pêche qui y est exercé. Le présent travail fait suite aux premières recherches initiées sur cette thématique par Le Hir (2002) puis Hily & Le Hir (2004). Il vise principalement à : (1) évaluer l'effet d'un retournement complet de bloc sur les biocénoses de ses faces supérieures et inférieures, (2) connaître la résilience d'un champ de blocs soumis à la pression de pêche à pied et (3) quantifier la pression de pêche à pied à l'échelle de l'habitat « champ de blocs ».

L'atteinte de ces objectifs passe par la mise au point de *deux indicateurs de perturbation* capables de détecter et de quantifier la pression de pêche à pied (i.e. retournement des blocs) sous différents niveaux d'intensité. Le premier indice, *l'indice de Qualité Ecologique des Champs de Blocs* (QECB), est construit à partir du choix d'une station de référence appropriée et de la sélection de paramètres indicateurs robustes à l'échelle des blocs échantillonnés (i.e. espèces ou groupes d'espèces des faces supérieures et inférieures de blocs qui répondent le plus au gradient de perturbation). Le second indice, *l'Indice Visuel de Retournement des champs de blocs* (IVR), se base sur le dénombrement des blocs retournés et non retournés par les pêcheurs à pied à l'échelle des champs de blocs.

Le suivi de quatre champs de blocs des Côtes d'Armor a permis la construction des deux indicateurs. De manière à ce que leur utilisation corresponde aux attentes et besoins des

gestionnaires (i.e. indices rapidement et facilement utilisables sur le terrain, ne nécessitant pas une expertise élevée), ils ont ensuite été simplifiés puis testés sur trois sites du Finistère nord et sud, avec les gestionnaires lorsque cela était possible. Enfin, la résilience des blocs après leur retournement est mesurée à travers une approche expérimentale qui consiste à retourner puis laisser en place une dizaine de blocs sur une zone non fréquentée par les pêcheurs à pied.

Les comptages, enquêtes et suivis comportementaux réalisés par VivArmor Nature à l'échelle des Côtes d'Armor, nous ont permis de mieux comprendre l'activité de pêche à pied et d'identifier les causes de la perturbation « retournement ». Sa fréquence d'apparition peut désormais être quantifiée. Dans le manuscrit, toutes les données relatives à la fréquentation des sites et aux comportements des pêcheurs à pied ont été relevées par l'association VivArmor Nature entre 2007 et 2011.

1. Matériel et méthodes

1.1. Qu'est-ce qu'un champ de blocs de bas d'estran ?

1.1.1. Niveau d'apparition des champs de blocs sur l'estran

Les champs de blocs de bas d'estran apparaissent dans la frange émergente de l'infralittoral dominée dans un premier temps par l'algue brune *Fucus serratus* et l'algue rouge *Mastocarpus stellatus* (ces deux algues apparaissent en proportions équivalentes) puis par les algues brunes *Bifurcaria bifurcata* et *Himanthalia elongata* avec un ensemble d'algues rouges en mélange (*Chondrus crispus*, *Palmaria palmata*, *Osmundea pinnatifida*, etc.) (Fig.1). Cet habitat peut se poursuivre jusque dans l'infralittoral supérieur et inférieur caractérisé principalement par la présence de Laminaires (*Alaria esculenta*, *Laminaria digitata*, *Laminaria hyperborea*, *Saccharina latissima*, *Saccorhiza polyschides*) et d'algues corallinacées ou de type encroûtant très denses (*Corallina officinalis*, *Lithophyllum incrustans*, *Mastocarpus stellatus*, etc.), mais constitue un cas d'observation plus rare, dépendant des forts coefficients de marée (Fig.1).

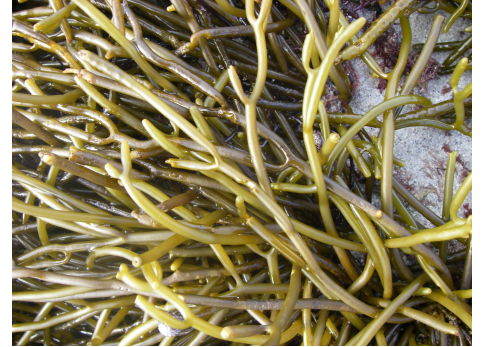
De manière plus générale, les champs de blocs sont observés au pied de falaises rocheuses ou en arc de cercle entre les pointes rocheuses et découvrent lors de coefficients de marée supérieurs ou égaux à 90-95 selon les sites. La figure 2 présente quatre vues différentes de champs de blocs pouvant être observées en Bretagne.



a) *Fucus serratus* (Photo M. Bernard)



b) *Mastocarpus stellatus* (Photo M. Bernard)



c) *Bifurcaria bifurcata* (Photo M. Bernard)



d) Champ de blocs recouvert d'*Himanthalia elongata* (Photo M. Lejart)



e) Champ de blocs recouvert de Laminaires (Photo M. Bernard)



f) Algues corallinacées et encroûtantes à la surface d'un bloc (Photo M. Bernard)

Fig.1. Principales espèces de macroalgues ou ceintures algales présentes à la surface des « champs de blocs de bas d'estran » en Bretagne.



a) Guissény : Champ de blocs recouvert de Laminaires, algues rouges, *Bifurcaria bifurcata*, très peu fréquenté à l'année, blocs de taille moyenne à élevée sur sédiments (Photo C. Hily)



b) Ilot du Verdelet : Champ de blocs recouvert de *Fucus serratus*, algues rouges et Entéromorphes, très fréquenté à l'année, blocs de taille moyenne à élevée sur sédiments (Photo M. Bernard)



c) Anse du Roz : Champ de blocs très fréquenté à l'année, recouverts de *Fucus serratus*, algue rouge *Caulacanthus ustulatus*, algues vertes opportunistes. Blocs de petite taille sur sédiments et maërl (Photo M. Bernard)



d) Ile de Sein : Champ de blocs recouvert de Laminaires, algues rouges dressées et encroûtantes, *Himantalia elongata*, très peu fréquenté à l'année, amoncellement de blocs de taille diverse sur blocs (Photo M. Bernard)

Fig.2. Champs de blocs situés dans la frange émergée de l'infralittoral (b et c) ou en infralittoral supérieur (a et d), présentant des caractéristiques physiques différentes (taille des blocs, substrat sous-jacent, accollement ou non des blocs), très fréquentés (b et c) ou peu fréquentés (a et d).

1.1.2. Caractéristiques architecturales et biologiques

Au sein d'un champ de blocs, la taille des blocs varie de quelques décimètres cubes à plusieurs mètres cubes ce qui confère à l'habitat une stabilité et une évolution dans le temps inégale selon qu'il est majoritairement constitué de petits blocs ou non. Les blocs les plus petits (quelques décimètres cubes) sont naturellement et régulièrement retournés par les fortes houles et courants, particulièrement en milieu exposé. En revanche, seule l'activité de pêche à pied récréative est susceptible d'entraîner le retournement périodique de blocs de taille moyenne à élevée (surface supérieure ou égale à $0,1\text{m}^2$) sans qu'ils soient ensuite remis en place. Bien que cette catégorie de blocs présente plus d'intérêt pour les pêcheurs à pied (les crabes ou les ormeaux sont susceptibles d'être plus nombreux sous une surface de bloc élevée), nous pouvons considérer qu'un bloc est attractif à partir d'une surface égale à $0,04\text{ m}^2$ soit $20*20\text{ cm}$ environ. Les enfants, les personnes âgées ou encore certains pêcheurs « amateurs » mal équipés pour s'aventurer parmi les blocs de grande taille, préféreront retourner ces petits blocs à la main ou au crochet. Ces derniers peuvent aussi abriter d'autres espèces tout aussi intéressantes d'un point de vue gustatif : le pétoncle noir (cas du champ de blocs de l'Anse du Roz, [figure 2](#)) ou encore la crevette rose.

Parmi les blocs mobiles (**BM**), donc retournables par les pêcheurs à pieds, des affleurements de roche et des blocs de taille très élevée font également leur apparition. Ces blocs non retournables sont également dits « fixes » (**BF**) au regard de leur stabilité vis-à-vis de l'action des vagues et de la pression de pêche à pied. Certains d'entre eux peuvent présenter des surplombs et des cavités rocheuses, souvent tapissés de faune coloniale et encroûtante.

La localisation des champs de blocs dans les bas niveaux de l'estran et leur architecture complexe leur confèrent une biodiversité naturellement élevée ([Le Hir 2002](#), [Hily & Le Hir 2005](#)). A ce titre, la typologie REBENT les classe dans la catégorie des « habitats particuliers ». Néanmoins, leur richesse faunistique et floristique est variable selon les sites et dépend principalement du type architectural de l'habitat. Trois grandes catégories de champs de blocs sont généralement distinguées : les « blocs sur sédiments » (vase, sable fin, grossier, mélange de sédiments hétérogènes), les « blocs sur roche en place » et les « blocs sur blocs » ([Le Hir & Hily 2005](#)) ([Fig.3](#)). En constituant un microhabitat supplémentaire, le substrat sous-jacent participe à la diversité remarquable de l'habitat : des espèces des substrats meubles et rocheux se côtoient et tous les groupes trophiques sont généralement représentés.

La biodiversité maximale est atteinte avec la catégorie « blocs sur blocs » en raison du nombre élevé de microhabitats présents (cavités, surplombs, *etc.*) qui offrent des conditions d'humidité et d'obscurité tout à fait propices à l'installation d'une faune très diversifiée, parfois inhabituelle pour le niveau auquel se trouve l'habitat (espèces de l'infralittoral inférieur notamment).

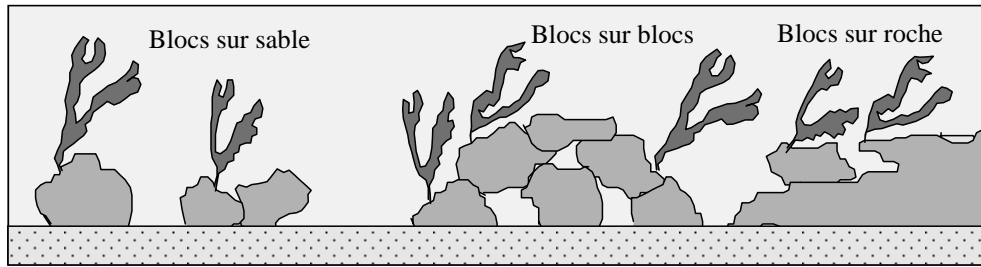
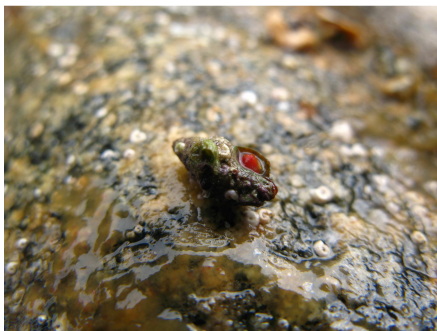


Fig.3. Représentation schématique des trois communautés de champs de blocs (Le Hir & Hily 2005)

Nous l'avons évoqué précédemment, les faces supérieures de blocs peuvent être le support de phéophycées de type Fucales, de l'ensemble des rhodophycées et algues corallinacées caractéristiques de l'infralittoral supérieur et inférieur, et de Laminaires. Une partie de la faune mobile qui est composée de mollusques herbivores (*Gibbula cineraria*, *Gibbula pennanti*, *Calliostoma zizyphinum*), de mollusques carnivores (*Doris tuberculata*, *Berthella plumula*, *Trivia arctica*, *Octopus vulgaris*, *Nucella lapillus*, *Nassarius incrassatus*, *Ocenebra erinacea*), d'échinodermes (*Psammechinus miliaris*, *Asterina gibbosa*, *Amphipholis squamata*), ou encore de crustacés (*Porcellana platycheles*, *Pisidia longicornis*, *Balanus crenatus*, *Balanus perforatus*), peut être indifféremment retrouvée sur les faces supérieures ou inférieures de blocs (Fig.4)



a) *Ocinebrina aciculata* (Photo A. Ponsoero)



b) *Asterina gibbosa* (Photo M. Bernard)



c) *Psammechinus miliaris* (Photo M. Bernard)



d) *Calliostoma zizyphinum* (Photo M. Bernard)



e) *Ocenebra erinacea* (Photo F. Gully)



f) *Porcellana platycheles* (Photo A. Ponsoero)

Fig.4. Espèces de faune mobile indifféremment retrouvées sur les faces supérieures ou inférieures de blocs.

Cependant, la composition en espèces des « dessous de blocs » varie considérablement selon le type de substrat sous-jacent présent. Dans le cas de « blocs sur sable fin » ou de « blocs sur vase », le taux d'accolement au substrat est élevé. L'espace pour l'implantation de la faune est alors limité. Dans ce cas, les assemblages faunistiques sont dominés par les polychètes *Spirobranchus lamarckii* et les spirorbes, mais aussi par les balanes, par les bryozoaires encroûtants ou encore par l'endofaune inféodée au substrat meuble sous-jacent.

Lorsque l'espace disponible entre les blocs et le substrat est plus élevé (i.e. cas des « blocs sur blocs », « blocs sur roche » ou « blocs sur sédiments grossiers ou hétérogènes »), la richesse spécifique augmente (Fig.5). Diverses espèces coloniales, fixées ou encroûtantes se fixent alors sous les blocs, telles que les éponges *Ophlitaspongia papilla*, *Hymeniacidon perlevis*, *Halichondria panicea*, *Halisarca dujardini*, *Terpios fugax*, les bryozoaires encroûtants *Oshurkovia littoralis*, *Schizoporella unicornis*, les ascidies de type botrylles ou encore le bivalve *Anomia ephippium*. La faune vagile telle que *Ophiothrix fragilis*, *Antedon bifida*, *Galathea squamifera*, les pagures, les amphipodes de type gammars, l'ormeau *Haliotis tuberculata* et les crabes *Carcinus maenas*, *Cancer pagurus*, *Necora puber*, *Xantho incisus*, *Xantho pilipes*, et *Pilumnus hirtellus* se logent également préférentiellement parmi les cavités et surplombs disponibles en présence de « blocs sur blocs ».



a) Dessous de bloc couvert d'éponges (Photo M. Bernard)



b) *Acanthodoris pilosa* (Photo A. Ponsoero)



c) *Cancer pagurus* (Photo M. Bernard)



d) *Haliotis tuberculata* (Photo M. Bernard)



e) *Antedon bifida* (Photo M. Bernard)



f) *Galathea squamifera* (Photo A. Ponsoero)

Fig.5. Espèces de faune fixée ou mobile inféodées aux faces inférieures de blocs ou trouvant refuge sous les blocs.

1.2. Causes et conséquences connues du retournement des blocs sur leurs biocénoses

En l'absence de perturbation anthropique, les différences architecturales et biologiques observées d'un champ de blocs à l'autre résultent de variations d'ordre environnemental (différences hydrodynamiques, géomorphologiques, sédimentaires ou encore de température). Des variations de biocénoses d'ordre « anthropique » peuvent également se surimposer aux variations naturelles. A ce titre, les retournements de blocs par les pêcheurs à pied font partie des causes de perturbation majeures des peuplements de l'habitat.

Les travaux de Hily et Le Hir menés en 2004, ont permis l'observation des principaux impacts de ces retournements. La mortalité directe des organismes par écrasement, mais également les *changements d'environnement* que subissent les organismes fixés sur les faces supérieures et inférieures de blocs, constituent les principaux impacts.

En effet, les peuplements des « dessus de blocs », très tolérants aux fortes amplitudes de température et de salinité au moment de la phase exondée (chaleur estivale et dessiccation associée, dessalures induites par les fortes pluies) mais aussi aux conditions locales d'hydrodynamisme, aux courants de marée et aux vagues lorsque les blocs sont émergés, se retrouvent, une fois le bloc retourné, écrasés contre le substrat sous-jacent, alors privés d'espace et de lumière. C'est le cas des algues dressées notamment qui entrent alors en décomposition si le bloc n'est pas remis en place.

Les peuplements inféodés aux « dessous de blocs » tels que les éponges, les ascidies et les bryozoaires coloniaux par exemple, sont, à l'inverse, extrêmement protégés des variations environnementales. La luminosité et la température y sont faibles et les conditions d'humidité maintenues même au moment de la basse mer. Lors du retournement des blocs en revanche, ces peuplements se retrouvent brutalement exposés à des conditions de température, de luminosité, de salinité et d'hydrodynamisme extrêmes, non propices à leur maintien et développement. Les éponges et les ascidies coloniales notamment, sont particulièrement sensibles à la dessiccation et peuvent disparaître en quelques jours seulement si le bloc n'est pas remis en place (Hily & Le Hir 2004). Conséquence directe de l'espace libéré par ces disparitions de faune encroûtante et fixée, les algues vertes opportunistes de type *Enteromorpha* sp. et *Ulva* sp. colonisent rapidement les faces devenues « supérieures » des blocs.

A partir de ces observations, il est possible d'avancer qu'une dominance de faune encroûtante et fixée ou encore d'algues vertes opportunistes à la surface des blocs mobiles, indique leur retournement récent (à très récent). A l'inverse, une forte densité d'algues brunes et/ou rouges témoigne d'un non-retournement des blocs ou d'un retournement très ancien. Notons que les recouvrements en algues brunes, rouges et vertes, en faune fixée et encroûtante mais aussi les taux de roche nue à la surface des blocs, sont variables selon le stade de recolonisation de chaque bloc après retournement. Ils dépendent également de la fréquence de retournement des blocs. Un bloc retourné très régulièrement, plusieurs fois par mois, par exemple lorsque le champ de blocs découvre toutes les trois semaines, ne présente plus que quelques taches d'algues dressées à sa surface. Pour ces raisons, nous préférons

employer le terme de « dominance » des faces supérieures de blocs par une couverture d'algues brunes, rouges ou vertes, ou encore par des zones de roche nue ou de faune encroûtante et fixée.

Ainsi, à l'échelle d'un champ de blocs fréquenté par les pêcheurs à pied, trois catégories de blocs peuvent être distinguées :

- Les **blocs mobiles** « non retournés » ou « bruns-rouges » dont les faces supérieures sont dominées par les algues brunes et/ou rouges (**BMb-r**) (Fig.6a,b et Fig.10);
- Les **blocs mobiles** « retournés » ou « blancs-verts » dont les faces supérieures sont soit dominées par de la faune encroûtante et fixée (couleur blanche dominante), soit par des algues vertes opportunistes qui ont colonisé l'espace (**BMb-v**) (Fig.7a,b,c et Fig.10);
- Les **blocs** « fixés » (**BF**) qui correspondent aux blocs de taille très élevée, non retournables par les pêcheurs à pied (Fig.8 et Fig.10).



a) Couverture algale brune et rouge très dense (Photo M. Bernard)

b) Couverture d'algues rouges peu couvrante (Photo M. Bernard)

Fig.6. Faces supérieures de blocs dominées par les algues brunes et/ou rouges (BMb-r).



a) Couverture algale verte très dense (Photo M. Bernard)

b) Couverture d'algues vertes peu couvrante, quelques zones d'algues rouges et de roche nue (Photo M. Bernard)

c) Pas de couverture algale, zones de roche nue ou colonisées par *Spirobranchus lamarckii* (Photo M. Bernard)

Fig.7. Faces supérieures de blocs dominées par les algues vertes opportunistes, la faune encroûtante et fixée, ou les zones de roche nue (blocs « blancs-verts », BMb-v).



a) Anse du Roz à Logonna-Daoulas



b) Guissény

Fig.8. Blocs non retournables ou « blocs fixés » (BF) (Photos M. Bernard).

Il faut également veiller à ne pas confondre les blocs de la catégorie « BMb-v » avec des blocs non retournés, mais dont la couverture de Fuciales est elle-même recouverte par des Entéromorphes. Lorsque l'observation s'effectue de loin et en période estivale, la décoloration de l'algue rouge *Mastocarpus stellatus* peut également se révéler trompeuse (Fig.9).

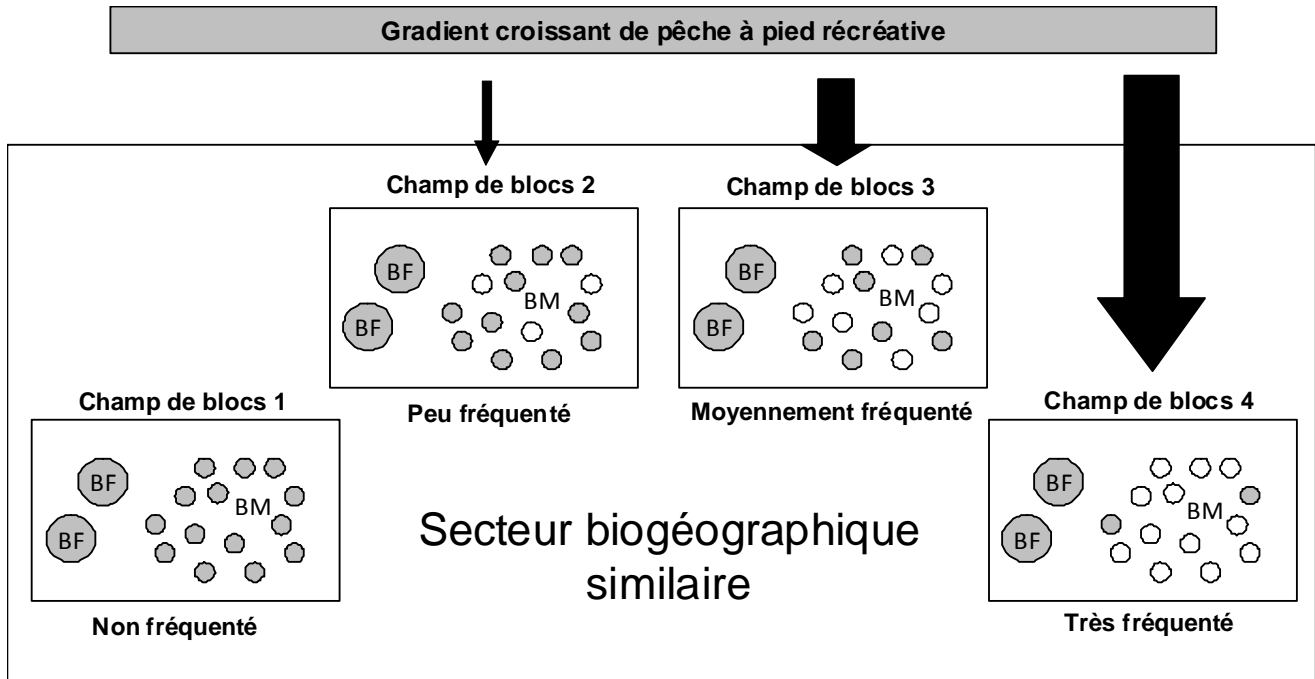


a) Entéromorphes en dépôt sur *Fucus serratus*



b) *Mastocarpus stellatus* de couleur verte en été

Fig.9. Risque de confusion des BMb-r avec des BMb-v en période estivale en raison des dépôts d'Entéromorphes ou d'Ulves directement sur les Fuciales ou de la décoloration du *Mastocarpus stellatus* (Photos M. Bernard).



BF Blocs fixés de taille élevée, non retournables par les pêcheurs à pied

● **BMb-r:** Blocs mobiles non retournés « bruns-rouges » dominés par les fucales et algues rouges

○ **BMb-v:** Blocs mobiles retournés « Blancs-verts » Non recolonisés ou dominés par les algues vertes opportunistes

Fig.10. Exemple de quatre champs de blocs de bas d'estran localisés dans le même secteur biogéographique et soumis à un gradient croissant de pêche à pied. Tous sont constitués de blocs mobiles (BM) de petite taille à taille moyenne pouvant être retournés par les pêcheurs à pied et de blocs fixes (BF) de taille trop élevée pour être retournés par les pêcheurs à pied. Parmi les BM, certains sont non-retournés et dominés par les algues brunes et rouges (Blocs « Bruns-rouges » BMb-r), d'autres sont retournés et dominés par les algues vertes opportunistes ou la faune encroûtante et fixée (Blocs « Blancs-verts », BMb-v). Le nombre de BMb-v augmente à mesure que le champ de blocs est fréquenté.

1.3. Présentation des sites d'étude

1.3.1. Sélection des champs de blocs des Côtes d'Armor

Le département des Côtes d'Armor en tant que territoire d'étude s'est rapidement imposé. Deux critères principaux ont orienté ce choix : la connaissance de la fréquentation des sites par les pêcheurs à pied et la présence de l'habitat champ de blocs.

Trois sites ont été sélectionnés sur la base des données de fréquentation collectées par VivArmor Nature : la pointe Nord de l'archipel des Hébihens (peu fréquentée), l'îlot du Verdelet (moyennement à très fréquenté) et le site de Piégu (extrêmement fréquenté). Tous présentent un ou plusieurs champs de blocs de bas d'estran, mais seul un habitat par site est retenu. En effet, l'échantillonnage des champs de blocs n'étant possible qu'à partir de coefficients de marée supérieurs à 90-95, il était nécessaire que leur nombre ne dépasse pas celui des journées de terrain effectivement réalisables au cours d'une période de grandes marées (quatre à cinq journées consécutives au maximum).

Les trois champs de blocs sélectionnés sont tous constitués de *blocs de taille moyenne sur sédiments hétérogènes* (sable grossier, cailloux, cailloutis). Par ailleurs, leur fréquentation par les pêcheurs à pied suit celle du site sur lequel ils se trouvent.

A l'échelle des sites suivis par VivArmor Nature, aucun champ de blocs non fréquenté n'est apparu. Afin d'établir *un gradient de perturbation complet*, un quatrième site fut donc sélectionné : le site de l'île aux Moines, inclus dans la Réserve Naturelle des Sept-îles. Accessible en bateau par les pêcheurs à pied, sa fréquentation est autorisée, mais tous ses champs de blocs ne sont pas fréquentés de manière équivalente. L'un d'entre eux, pourtant très accessible, est délaissé au profit de zones plus riches en ormeaux et en étrilles. Ce champ de blocs constitue notre champ de blocs « non fréquenté » et présente les mêmes caractéristiques physiques et architecturales que les trois autres.

a) *Site de l'île aux Moines : champ de bloc non fréquenté*

Inclue dans la Réserve Naturelle des Sept-Iles au large de Perros-Guirec, l'île aux Moines est la seule île de la réserve sur laquelle le débarquement est autorisé en tout temps (sur la partie terrestre et intertidale).

Le champ de blocs « non fréquenté » se situe au nord de l'île aux Moines et au sud de l'île Plate (Fig.11). Il ne découvre qu'à partir de coefficients de marée supérieurs à 95. Les pêcheurs à pied qui débarquent généralement à l'ouest de l'île aux Moines, se dirigent le plus souvent vers le nord de l'île Plate (débarquement autorisé sur l'estran de l'île Plate uniquement durant les trois heures entourant l'heure de marée basse et pour la pêche à pied exclusivement).



Fig.11. Localisation du champ de blocs non fréquenté sur le site de l'île aux Moines (VivArmor Nature 2012).

Aucun retournement de blocs n'est observé sur le champ de blocs sélectionné, tous les blocs mobiles sont donc de type « bruns-rouges » (BMb-r) car recouverts d'une épaisse couverture d'algues brunes et rouges (*Fucus serratus*, *Himanthalia elongata*, *Bifurcaria bifurcata*, *Mastocarpus stellatus*, *Chondrus crispus*, etc.) (Fig.12a).

Seuls quelques blocs érodés par les galets, présentent une surface relativement lisse (taux de roche nue élevé), colonisée par quelques patelles et de nombreuses algues rouges (*Mastocarpus stellatus* principalement) (Fig.12b). Il ne s'agit en aucun cas de blocs mobiles retournés de type « Blancs-verts » (BMb-v).

Aucune **séance de pêche** n'est observée sur le champ de blocs de l'île aux Moines sélectionné



a) Vue globale du champ de blocs de l'île aux Moines



b) Bloc dont la surface est érodée, dominée par la roche nue

Fig.12. Champ de blocs de l'île aux Moines dominé par une couverture d'algues brunes et rouges très dense. Seuls quelques blocs sont lissés par les sédiments grossiers et galets qui les entourent (Photos M. Bernard).

b) Site de l'archipel des Hébihens : champ de bloc peu fréquenté

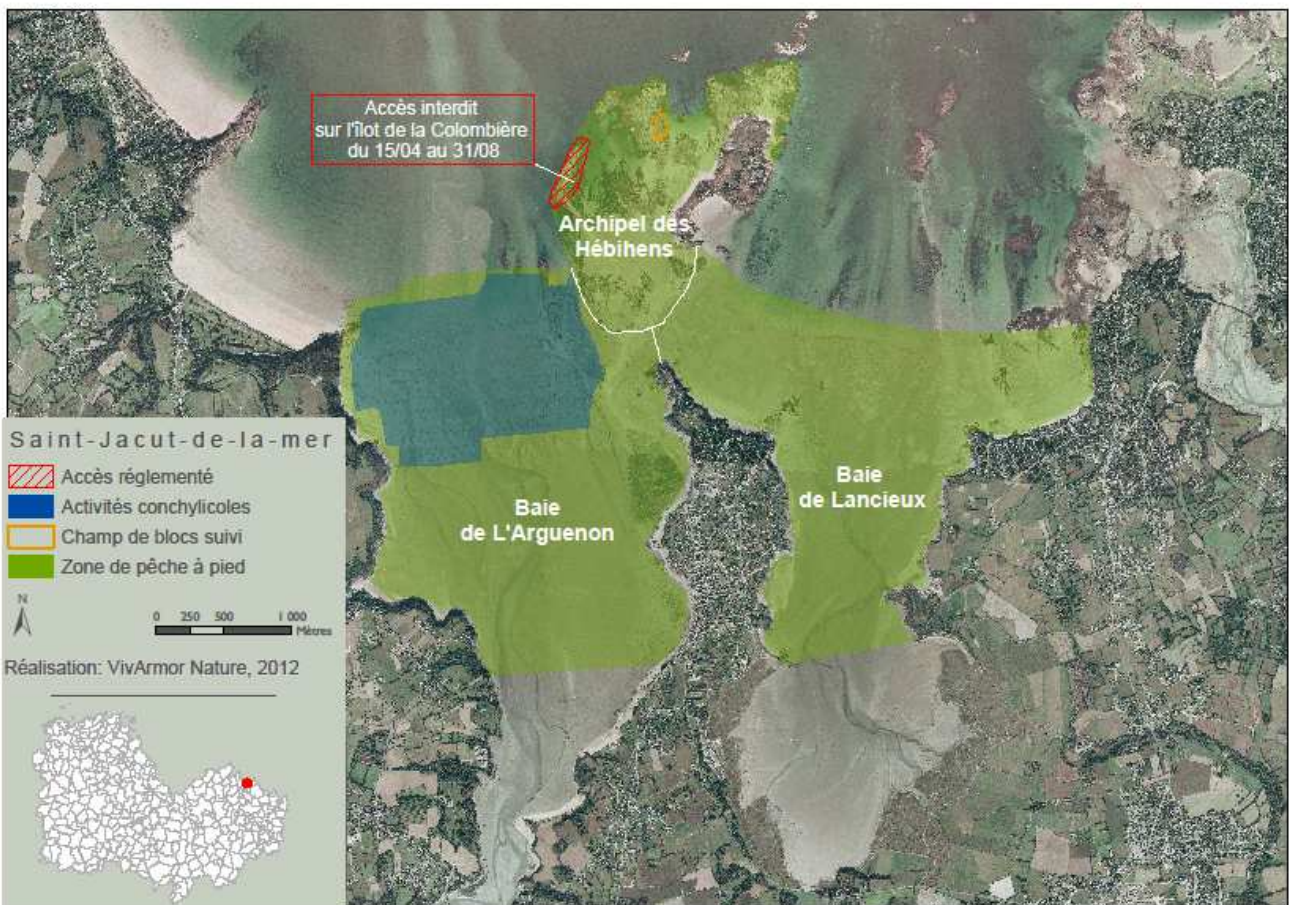


Fig.13. Carte des principales zones de pêche à pied récréative sur le secteur de Saint-Jacut-de-la-mer et localisation du champ de blocs peu fréquenté sur la pointe Nord de l'archipel des Hébihens (VivArmor Nature 2012).

Situé à la Pointe du Chevet dans la commune de Saint-Jacut-de-la-mer (Fig.13), l'archipel des Hébihens est accessible à marée basse par un vaste estran sableux. Bien que la presqu'île de Saint-Jacut-de-la-mer puisse être entourée de 1000 pêcheurs environ, au moment des marées d'équinoxe et des grandes marées d'été, l'archipel des Hébihens reste généralement moins fréquenté que la Baie de l'Arguenon ou la Baie de Lancieux.

Le champ de blocs sélectionné en particulier, est rarement parcouru par les pêcheurs à pied. D'une part en raison de sa distance par rapport à l'entrée principale du site (situé à trois km environ de la Pointe du Chevet), d'autre part du fait de sa faible attractivité pour la pêche aux crabes comparativement à la pêche à la crevette rose ou à la coque sur les secteurs sableux qui l'entourent. Par ailleurs, les blocs qui le composent sont majoritairement de taille moyenne à élevée, donc difficilement retournables par les novices, enfants ou pêcheurs plus âgés.

Au total, ce sont donc **25 séances de pêche en moyenne** qui sont dénombrées chaque année sur le champ de blocs des Hébihens (comptages effectués à l'heure de basse mer entre 2009 et 2011, [VivArmor Nature](#)).

Concernant son aspect global, une dominance d'algues brunes et rouges est observée sur les faces supérieures de blocs (BMb-r) (Fig.14a). Une exception concerne la zone nord-est du champ : ses blocs, dominés par des algues vertes opportunistes, sont principalement retournés par les pêcheurs de crevettes qui longent le champ de blocs (BMb-v) (Fig.14b).



a) Vue globale du champ de blocs des Hébihens

b) Zoom sur la zone de blocs retournés (BMb-v)

Fig.14. Champ de blocs des Hébihens dominé par les algues brunes et rouges (BMb-r) à l'exception d'une zone de blocs retournés (BMb-v) sur la zone Nord-Est du champ de blocs (ici en août 2009) (Photos M. Bernard).

c) Site de l'îlot du Verdelet : champ de blocs moyennement à très fréquenté

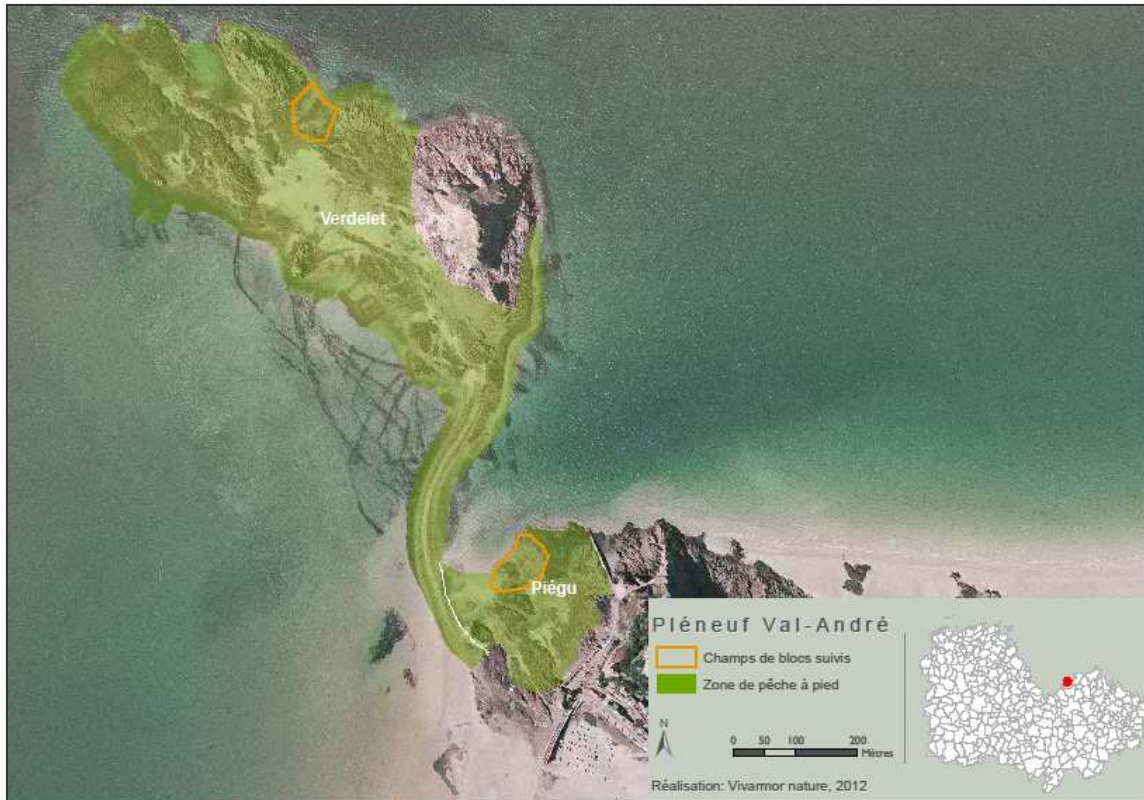


Fig.15. Carte des principales zones de pêche à pied récréative sur le secteur de Pléneuf-Val-André (sites de Piégu et de l'îlot du Verdelet) et localisation des champs de blocs « moyennement à très fréquenté » sur l'îlot du Verdelet et « extrêmement fréquenté » sur le site de Piégu (VivArmor Nature 2012).

Situé au large de la Pointe de Pléneuf, sur la commune de Pléneuf-Val-André (Fig.15), l'îlot du Verdelet est accessible à pied par un tombolo lors de coefficients de marée supérieurs à 95.



Fig.16. Passage du tombolo menant à l'îlot du Verdelet (Photo M. Bernard).

La majorité des promeneurs et pêcheurs empruntent le même passage pour gagner l'îlot du Verdelet : après s'être garés sur le parking de Piégu, ils empruntent un escalier en pierre puis traversent une zone de roche en place pour ensuite accéder au tombolo qui mène à l'îlot (Fig.16).

La fréquentation de l'îlot dans sa globalité peut être qualifiée de très irrégulière. A partir des données collectées par VivArmor Nature, nous pouvons dire qu'elle est particulièrement intensive lors des marées d'équinoxe et en saison estivale et quasi-nulle lorsque le tombolo ne découvre pas. Dans ce cas, seuls les pêcheurs embarqués peuvent avoir accès à l'îlot. Par ailleurs, la durée maximale d'accessibilité du site est de 2h30 : il est impératif de repasser le tombolo au démarrage de la marée montante

En juillet-août 2009, 2010 et 2011, les marées de coefficients supérieurs à 105 ont attiré entre 339 et 584 pêcheurs à pied sur l'îlot du Verdelet, quel que soit le jour de la semaine.

En moyenne, **32% des pêcheurs à pied** dénombrés sur les sites du Verdelet et de Piégu sont à la recherche de crabes et notamment d'étrilles au niveau des champs de blocs.

Le champ de blocs sélectionné sur l'îlot du Verdelet peut être qualifié de « moyennement à très fréquenté » selon le coefficient de marée ou encore la saison (Fig.17a,b). En moyenne, **250 séances de pêche à pied par an** sont dénombrées sur le champ de blocs du Verdelet (comptages effectués à l'heure de basse mer entre 2009 et 2011, VivArmor Nature).

Les deux catégories de blocs mobiles « blancs-verts » (BMb-v) et « bruns-rouges » (BMb-r) sont bien représentées à l'échelle du champ de blocs tout au long de l'année. Les blocs sont de taille moyenne à élevée et très nombreux, bien accolés les uns aux autres. Notons également que les recouvrements des faces supérieures des BMb-v par les algues vertes opportunistes sont plus élevés en période estivale (Fig.17b).



a) Champ de blocs du Verdelet « moyennement fréquenté » en hiver



a) Champ de blocs du Verdelet « très fréquenté » en été

Fig.17. Champ de blocs de l'îlot du Verdelet « moyennement à très fréquenté » par les pêcheurs à pied. Proportions de BMb-r et BMb-v quasiment équivalentes, mais recouvrements des surfaces de BMb-v par les algues vertes opportunistes plus élevés en saison estivale (Photos M. Bernard).

d) Site de Piégu : champ de bloc extrêmement fréquenté

Le site de Piégu est un passage obligé pour les pêcheurs à pied souhaitant se rendre sur l'îlot du Verdelet. Cette catégorie de pêcheurs mais également ceux qui ne souhaitent pas traverser le tombolo (passage pouvant se révéler dangereux), ont la possibilité de faire une halte ou de prolonger leur séance de pêche au niveau du champ de blocs de Piégu. Celui-ci est fréquenté très régulièrement tout au long de l'année car accessible à partir de coefficients de marée de 90.

En moyenne, **400 séances de pêche à pied** à l'année sont dénombrées sur le champ de blocs de Piégu (comptages effectués à l'heure de basse mer entre 2009 et 2011, [VivArmor Nature](#)).

Le champ de blocs assez vaste est constitué de blocs relativement épars et de taille moyenne. Il est dominé par la catégorie des BMB-v dont les faces supérieures sont majoritairement nues en hiver et colonisées par les algues vertes opportunistes en été (Fig.18a, b).



a) Champ de blocs de Piégu « extrêmement fréquenté » en hiver



b) Champ de blocs de Piégu « extrêmement fréquenté » en été

Fig.18. Champ de blocs de Piégu « extrêmement fréquenté » par les pêcheurs à pied. Les BMB-v sont dominants et les recouvrements des faces supérieures par les algues vertes opportunistes plus élevés en saison estivale (Photo M. Bernard).

1.3.2. Champs de blocs du Finistère pour la phase « test » de l'indicateur IVR

Dans un second temps, nous avons cherché à tester l'indicateur IVR sur trois nouveaux sites du Finistère : le site de Guissény (Finistère Nord), le site de l'Anse du Roz (commune de Logonna-Daoulas) et le site de l'île de Sein (Finistère Sud).

a) Champs de blocs du site de Guissény

- **Présentation du site et des champs de blocs**

Classée « Natura 2000 » en 2001, la zone intertidale du site de Guissény présente une grande diversité d'écosystèmes marins. Une alternance d'habitats caractéristiques des milieux exposés et abrités peut être observée. Parmi les habitats particuliers qui occupent 5% de la surface totale de la zone intertidale (herbiers de zostères, cuvettes en milieux rocheux, champs de blocs), les champs de blocs de bas d'estran sont bien représentés (26% de la surface occupée par les habitats particuliers, soit un peu moins de cinq hectares).

Au total, **cinq champs de blocs** ont été identifiés puis cartographiés (Fig.19). Tous sont constitués de blocs de taille moyenne à élevée sur sédiments hétérogènes (sable grossier, cailloux, cailloutis, petits blocs). Le substrat sous-jacent observé est donc le même que celui identifié au niveau des quatre champs de blocs des Côtes d'Armor. La ceinture de *Fucus serratus* en mélange avec les algues rouges de type *Mastocarpus stellatus* est, en revanche, plus restreinte et laisse rapidement la place aux Laminaires qui dominent alors la surface des blocs (Fig.20).

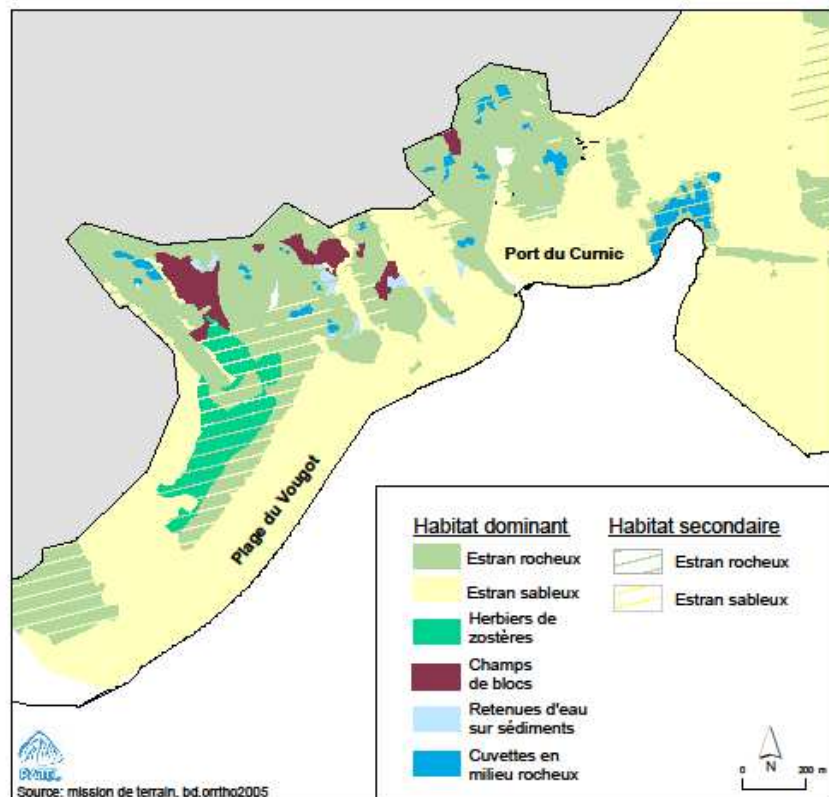


Fig.19. Cartographie des cinq champs de blocs observés sur la zone intertidale de Guissény (Association PATEL 2011)



a) Frange émergée de l'infralittoral : *Fucus serratus* et algues rouges dominantes. Présence d'entéromorphes ici fixées sur les algues brunes en période estivale (Photo M. Bernard)



b) Frange émergée de l'infralittoral et infralittoral supérieur : Laminaires et algues rouges en mélange dominantes (Photo C. Hily)

Fig.20. Vues de champs de blocs sur la zone intertidale de Guissény.

Quelque soit le champ de blocs observé, les blocs retournés par les pêcheurs à pied sont peu nombreux. Pourtant riches en étrilles et ormeaux, ils sont peu fréquentés à l'année et uniquement par quelques pêcheurs locaux en période hivernale (pas plus de dix pêcheurs à pied répartis sur l'ensemble des cinq champs de blocs et zones rocheuses alentour au moment des marées hivernales de fort coefficient). Cela peut s'expliquer par la forte proportion de substrats meubles à l'échelle du site (ces substrats occupent 73,35% de la surface totale de l'estran contre 21,25% de substrats durs), par la taille des blocs relativement élevée, par leur difficulté d'accès en certains endroits, mais aussi par l'afflux touristique moins élevé en Finistère Nord que dans d'autres secteurs bretons (Bretagne Sud notamment).

Dans le cadre de la phase « test » de l'IVR, [quatre champs de blocs](#) sont sélectionnés sur la base de leur surface, le cinquième champ de blocs étant de petite taille.

- **Observation des usages et suivis de fréquentation à l'échelle de l'estran de Guissény**

Les champs de blocs ainsi que l'ensemble de la zone intertidale du site de Guissény, ont également fait l'objet de *suivis de fréquentation* (instantanés de fréquentation et suivis d'itinéraires des usagers) dans le cadre d'un « *atelier professionnel* » mené par six étudiants du master Expertise et Gestion de l'Environnement Littoral (IUEM) entre octobre 2010 et janvier 2011.

Intégré dans le travail de thèse, cet atelier avait pour but d'appréhender les *interactions existant entre usages récréatifs et milieux naturels côtiers* à l'échelle d'un estran « pilote ». Il répondait également à une volonté d'élargir l'échelle d'observation des activités de loisir et de leurs impacts potentiels sur les milieux côtiers en général.

A travers les suivis de fréquentation et le repérage des différents habitats, une attention particulière fut néanmoins portée aux usages des milieux rocheux et à l'activité de pêche à pied récréative exercée au niveau des champs de blocs de bas d'estran. Quelques mois avant le démarrage de l'atelier, des sorties terrain menées en avril, juillet puis août 2010 avaient aussi permis de repérer les zones à enjeux, de géolocaliser les habitats particuliers tels que les champs de blocs et les herbiers de zostères, d'effectuer les premiers relevés de fréquentation (instantanés de fréquentation à marée basse) et d'engager les inventaires faune/flore des champs de blocs de bas d'estran.

L'atelier a permis la construction d'un **Système d'Information Géographique** sur la zone intertidale du site de Guissény regroupant à la fois :

- Une **cartographie des habitats côtiers** réactualisée à partir de la typologie REBENT ;
- Les résultats des instantanés de fréquentation et suivis d'itinéraires et la représentation des **éventuelles sources de pollutions organiques** pouvant conduire à une dégradation de l'état écologique des habitats côtiers ;
- Les résultats des suivis d'état de conservation des champs de blocs.

b) Champ de blocs du site de l'Anse du Roz

Le champ de blocs sélectionné est situé sur la commune de Logonna-Daoulas, au sud-ouest de l'Anse du Roz (Fig.21). Il est principalement composé de « blocs sur blocs » de petite taille, ou de « blocs sur maërl » dans sa limite basse. Ce champ de blocs est fréquenté toute l'année par des pêcheurs locaux, des retraités ou des familles à la recherche de praires et de pétoncles noirs (*Mimachlamys varia*) (Fig.22). Un coefficient de 92 suffit à le découvrir entièrement, ce qui permet aux pêcheurs à pied d'y accéder *presque tous les mois*. Cependant, les suivis menés par la chargée de mission Natura 2000 « Rade de Brest » montrent que cette fréquentation régulière ne concerne qu'un faible nombre de pêcheurs. En période hivernale, ils sont généralement trois ou quatre à marée basse et rarement plus de dix au moment des forts coefficients de marée. En été, ce nombre augmente mais ne dépasse jamais 30 pêcheurs à pied.

En raison de leur petite taille, les blocs de l'Anse du Roz sont faciles à retourner. L'utilisation du crochet est courante et permet le retournement d'un grand nombre de petits blocs par une seule personne. Cette caractéristique architecturale des blocs associée à la

fréquence d'émergence du champ de blocs entraîne une dominance de blocs « blancs-verts » (BMB-v) à l'échelle de l'habitat (Fig.22).

Seuls quelques blocs situés dans la limite haute du champ de blocs demeurent encore recouverts de *Fucus serratus*, il s'agit de blocs de taille moyenne, sans doute moins ciblés par les enfants ou retraités qui utilisent le crochet. Notons également que l'ascidie solitaire *Phallusia mammillata* est très présente sur toute la surface du champ de blocs, y compris sur les petits blocs très retournés.

Le fait que les blocs soient déposés sur du maërl dans la limite basse du champ de blocs constitue une originalité. Cela permet la présence d'espèces rares telles que *Hesione pantherina* par exemple. Cependant, la pratique de la pêche à ce niveau-là est aussi la cause d'un second type d'impact : certains pêcheurs à pied à la recherche de praires, grattent directement le banc de maërl à l'aide de râteaux. Cet habitat est alors fortement dégradé. D'autres passent systématiquement sur le banc à marée basse pour accéder au champ de blocs, leurs allées et venues sont aussi susceptibles de fragiliser le maërl.



Fig.21. Carte de localisation du champ de blocs de l'Anse du Roz sur la commune de Logonna-Daoulas (Parc Naturel Régional d'Armorique, A. Larzillière 2012)



a) Blocs de petite taille, retournés par les pêcheurs à pied à l'aide de crochets (Photo A. Larzillière).



b) Blocs sur maërl dans la limite basse du champ de blocs (Photo A. Larzillière).



c) Surface de bloc colonisée par les algues opportunistes *Caulacanthus ustulatus*, *Enteromorpha* sp. et *Ulva* sp. (Photo M. Bernard).



d) Principale espèce pêchée : le pétoncle noir (*Mimachlamys varia*) (Photo C. Hily).

Fig.22. Champ de blocs de l'Anse du Roz à Logonna-Daoulas : dominé par des blocs de petite taille de type « blancs-verts » qui abritent le pétoncle noir (*Mimachlamys varia*) et caractérisé dans sa limite basse par la présence de blocs sur maërl.

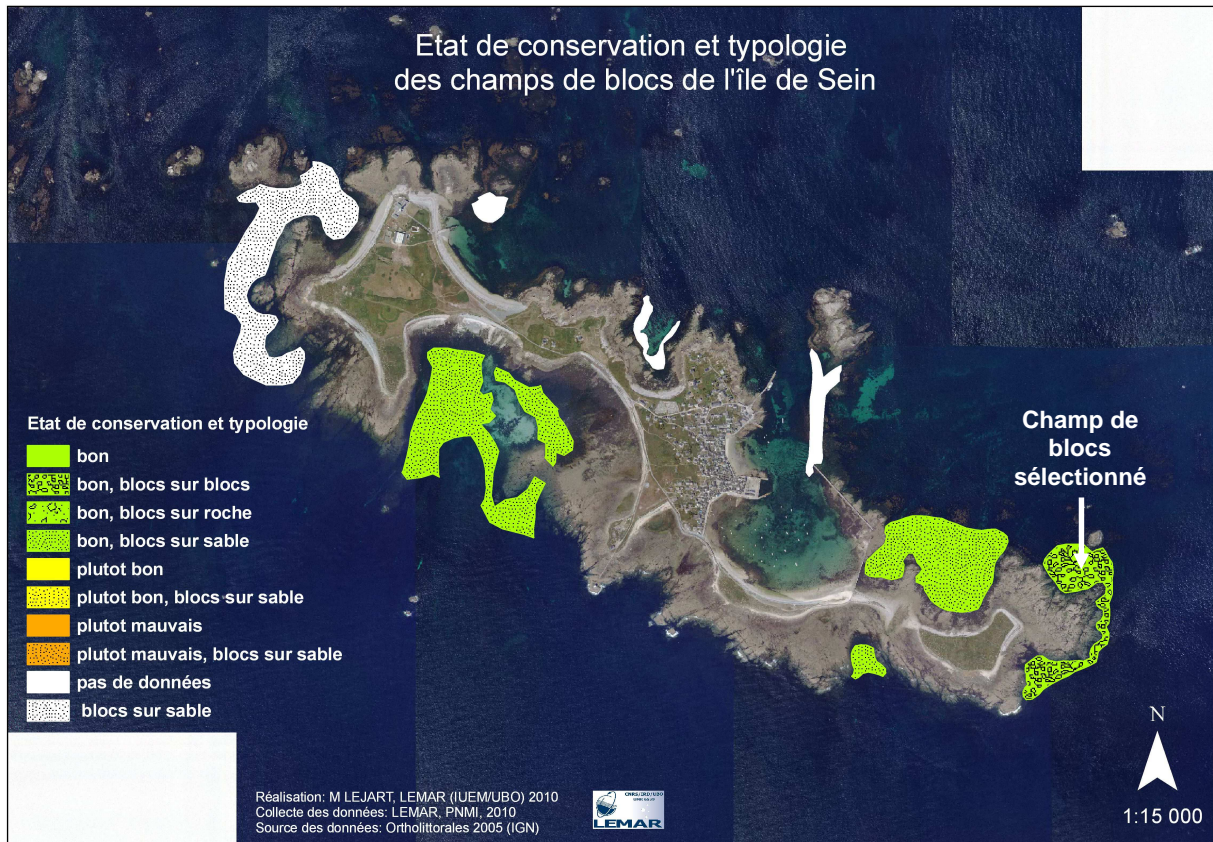
c) Champ de blocs de l'île de Sein

Fig.23. Carte issue du rapport « Contribution du LEMAR à la cartographie et la caractérisation des herbiers et des champs de blocs du Parc naturel marin d'Iroise » (LEMAR, IUEM/UBO, 2010).

Le champ de blocs sélectionné sur l'île de Sein présente une architecture différente de celle précédemment décrite pour les autres champs de blocs puisqu'il est composé de « blocs sur blocs » de taille diverse (Fig.23 et 24). Il découvre à partir d'un coefficient de 95 mais n'est fréquenté qu'au moment des marées de très forts coefficients (marées d'équinoxe ou coefficients supérieurs à 105-110) pour la recherche d'ormeaux, de crabes (tourteaux, étrilles) et de homards, principalement dans sa partie la plus basse dominée par les Laminaires. Par ailleurs, ce sont surtout les îliens qui fréquentent le site. L'accès à l'île de Sein nécessite en effet 1h30 à 2h heures de bateau au départ d'Audierne ou de Douarnenez ce qui limite naturellement sa fréquentation, surtout en période hivernale. Ces différents points expliquent que le champ de blocs soit dominé par des blocs « non retournés » (BMb-r) avec des faces supérieures recouvertes de *Fucus serratus*, algues rouges et *Bifurcaria bifurcata* dans sa partie haute, puis d'*Himanthalia elongata* et enfin de Laminaires ou de Corallinacées dans sa partie la plus basse. Les trois principales ceintures algales de la frange émergée de l'infralittoral puis de l'infralittoral supérieur sont donc ici représentées.

Notons cependant que lors de notre venue sur le site le 22 mars 2011, quelques blocs de taille élevée avaient été retournés sur plusieurs mètres (Fig.24d).



a) Limite haute du champ de blocs : ceinture à *Fucus serratus*, algues rouges et *Bifurcaria bifurcata* (Photo M. Lejart).



b) Niveau intermédiaire du champ de blocs : ceinture à *Himanthalia elongata* (Photo M. Lejart).



c) Limite basse du champ de blocs : zone à Laminaires (Photo M. Bernard).



d) Retournement de blocs de taille très élevée sur plusieurs mètres (Photo M. Bernard).

Fig.24. Vues du champ de blocs de l'île de Sein en mars 2011. L'habitat est composé de blocs sur blocs principalement de type « bruns-rouges » (BMB-r).

1.4. Protocoles de suivis

1.4.1. Approches comparatives : suivi des 4 champs de blocs des Côtes d'Armor

a) Echantillonnage des blocs mobiles et fixés pour la recherche d'une station de référence appropriée puis la mise au point de l'indice OECEB

- Stratégie d'échantillonnage

Dans le but d'évaluer l'état de conservation de chaque champ de blocs costarmoricain (Ile aux Moines, Archipel des Hébihens, Ilot du Verdelet, Piégu) soumis à une pression de pêche à pied différente (gradient croissant de leur fréquentation par les pêcheurs à pied) une première étape consiste en la recherche de *stations de référence appropriées*. Ce point est abordé à travers la publication insérée en **point 2.2.** de la partie « Résultats ».

Une approche classique souvent utilisée dans le contexte de la Directive Cadre sur l'Eau, consiste à effectuer des comparaisons inter-sites le long d'un gradient de pollution. Un *site non perturbé* constitue alors la *situation de référence* sélectionnée (Borja et al. 2007, Dauvin 2007, Mangialajo et al. 2007, Neto et al. 2011). Ce choix peut être cohérent dans la mesure où les communautés faune/flore sur lesquelles se basent les suivis, sont *similaires d'un site à l'autre*. Il nécessite également des relevés physico-chimiques au niveau des masses d'eau étudiées pour établir correctement le gradient de pollution et la sélection du site de référence.

Notre étude vise à évaluer les impacts d'une *perturbation physique* d'ordre *anthropique* sur un habitat côtier : le *retournement des blocs* par les pêcheurs à pied et ses conséquences sur les communautés faune/flore des « champs de blocs de bas d'estran ».

A travers la **publication du point 2.2.**, nous testons dans un premier temps l'approche « classique » qui consiste à comparer les communautés des différents champs de blocs entre elles à partir d'un *site de référence* (ici l'île aux Moines, site non fréquenté par les pêcheurs à pied). Nous proposons, dans un second temps, une nouvelle approche qui repose sur le choix d'une *station de référence au sein de chaque champ de blocs*.

L'hypothèse avancée est que les **blocs fixés (BF)**, non retournables par les pêcheurs à pied en raison de leur taille très élevée, peuvent être considérés au sein de chaque champ de blocs comme des *biotopes « non perturbés »*. Ils sont en effet situés au plus près des **blocs mobiles (BM)** qui, à l'inverse, peuvent être soumis au retournement.

Nous testons par conséquent, des *comparaisons intra-sites* entre les communautés des blocs fixés – i.e. station de référence au sein de chaque champ de blocs – et les communautés de blocs mobiles.

Un premier suivi a donc concerné les blocs mobiles et fixés des quatre champs de blocs costarmoricains (Ile aux Moines, Archipel des Hébihens, Ilot du Verdelet et Piégu) au moment de quatre périodes de marées d'équinoxe : mars et septembre 2009 puis mars et septembre 2010. La durée d'émersion des champs de blocs varie généralement entre deux et trois heures selon le coefficient de marée (à partir d'un coefficient de 95). Ce temps permet l'échantillonnage de **dix blocs mobiles ou dix blocs fixés au maximum** par deux équipes de deux personnes.

A chaque période d'échantillonnage, cinq blocs dominés par une couverture d'algues brunes-rouges (i.e. blocs non retournés, BMb-r) et cinq blocs dominés par une couverture d'algues vertes, un taux de roche nue élevée ou encore de la faune encroûtante ou fixée (i.e. blocs retournés depuis quelques temps ou venant d'être retournés, BMb-v) ont été aléatoirement sélectionnés parmi les blocs mobiles des champs de blocs des Hébihens, du Verdelet et de Piégu. Sur le champ de blocs de l'île aux Moines qui ne présente pas de BMb-v, dix BMb-r ont été systématiquement sélectionnés. Dix blocs fixés sont également choisis en mars 2009 au sein de chaque champ de blocs. Leur taille (suffisamment élevée pour ne pas être retournée par les pêcheurs à pied), mais également la présence de surplombs ou de cavités considérés comme des « faces inférieures », ont orienté ce choix.

L'échantillonnage consiste ensuite en la collecte de données (biotiques et abiotiques, [tableau 2](#)) sur les faces supérieures et inférieures des blocs mobiles et fixés. Le substrat sous-jacent est également considéré lorsqu'il s'agit de blocs mobiles. Cette collecte se fait *in situ* à l'intérieur d'un quadrat de 0,1m². Celui-ci est placé aléatoirement sur la surface échantillonnée. Après échantillonnage de la face inférieure, le bloc qui a été retourné est remis en place en prenant soin de ne pas écraser la faune mobile et fixée qui se trouvait dessous. Les planches de photos des [figures 25, 26 et 27](#) reprennent les différentes étapes de l'échantillonnage des blocs mobiles et fixés au sein d'un champ de blocs.

Le [tableau 1](#) reprend le nombre d'échantillons obtenus à partir de l'observation de 160 blocs mobiles et 40 blocs fixés sur l'ensemble des champs de blocs suivis. Au total, **400 échantillons** correspondant à 400 quadrats de 0,1m² déposés sur les faces supérieures et inférieures de BMb-r, BMb-v et BF ont été obtenus : (1) 200 concernant les BMb-r, (2) 120 pour les BMb-v et (3) 80 au niveau des BF uniquement échantillonnés en mars 2009. A cela il faut rajouter l'observation de **160 substrats sous-jacents**.

Partie III – Matériel et méthodes

Tableau 1

Nombre d'échantillons obtenus pour chaque champ de blocs : Ile aux Moines, Hébihens, Ilot du Verdelet et Piégu, et nombre d'échantillons réalisés pour chaque catégorie de blocs: blocs mobiles (BM) qui incluent les blocs mobiles dominés par les algues brunes et rouges (BMb-r) et les blocs mobiles dominés par les algues vertes opportunistes, la roche nue ou des restes de faune encroûtante et fixée (BMb-v) et blocs fixés (BF).

Catégorie de blocs	Surface considérée	Nombre d'échantillons				Nombre total d'échantillons pour chaque catégorie de blocs
		Ile aux Moines 48°52' N, 3°29' W	Hébihens 48°37' N, 2°11' W	Verdelet 48°36' N, 2°33' W	Piégu 48°35' N, 2°33' W	
Champ de blocs GPS						
BM						
BMb-r	supérieure	40	20	20	20	200
	inférieure	40	20	20	20	
BMb-v	supérieure	0	20	20	20	120
	inférieure	0	20	20	20	
BF	supérieure	10	10	10	10	80
	inférieure	10	10	10	10	
Nombre total d'échantillons pour chaque champ de blocs		100	100	100	100	

- **Données faune/flore collectées**

Trois types de données sont collectés à l'intérieur des quadrats de 0,1m² sur les faces supérieures et inférieures de blocs mobiles et fixés (Tableau 2) : (1) les *taux de recouvrements* (exprimés en pourcentage de surface occupée dans la surface du quadrat) des algues brunes, rouges, vertes opportunistes, corallinacées et encroûtantes, mais aussi de la faune coloniale (éponges, ascidies et bryozoaires) et fixée (balanes, ascidies solitaires, bryozoaires dressés) ; (2) les *densités* (exprimées en nombre d'individus par espèce) des espèces de faune mobile et (3) les *pourcentages* de roche nue et d'accolement des faces inférieures de blocs mobiles au substrat sous-jacent.

Une fois le bloc retourné, le *type de substrat sous-jacent dominant* est relevé et la *présence/absence* de la faune très mobile est enregistrée.

Dans la mesure du possible, la résolution taxonomique va jusqu'au niveau espèce. Par ailleurs, dans un souci de précision, la mesure des pourcentages (taux de recouvrement, pourcentage de roche nue et pourcentage d'accolement) se fait à l'aide de cinq carrés plastifiés transparents et correspondant respectivement à : 0,5% ; 1% ; 5% ; 10% et 25% de la surface totale du quadrat (Fig. 25, 26 et 27).

La mesure des densités de spirorbes est également rendue possible par l'utilisation du carré équivalent à 0,5% de la surface totale du quadrat. Le carré est posé aléatoirement à cinq endroits différents de la face supérieure puis inférieure du bloc et les spirorbes dénombrés à l'intérieur. La densité totale obtenue à partir de ces cinq carrés pour une face supérieure ou inférieure est ensuite ramenée à la surface totale du quadrat de 0,1m².

Au niveau des BM, la *mesure du pourcentage d'accolement* des faces inférieures au substrat mais également l'information concernant le *type de substrat* sous-jacent dominant sont particulièrement importantes.

En effet, il faut noter que les faces inférieures de blocs mobiles ne peuvent être colonisées (ou difficilement colonisées) là où le bloc mobile est en contact direct avec le substrat sous-jacent. La surface totale de « dessous de bloc » en contact avec le substrat sous-jacent est variable d'un BM à l'autre. Elle dépend de la forme du bloc mais également du type de substrat sous-jacent dominant. Dans notre étude, tous les blocs mobiles sélectionnés se trouvent accolés à des sédiments hétérogènes. Cependant, les proportions de sable grossier, de petits blocs et de cailloux-cailloutis peuvent être variables d'un « dessous de bloc » à l'autre. Si ce dernier ne présente pas, ou très peu, de renforcements, un substrat sous-jacent dominé par du sable grossier sera alors plus limitant pour la colonisation de sa face inférieure.

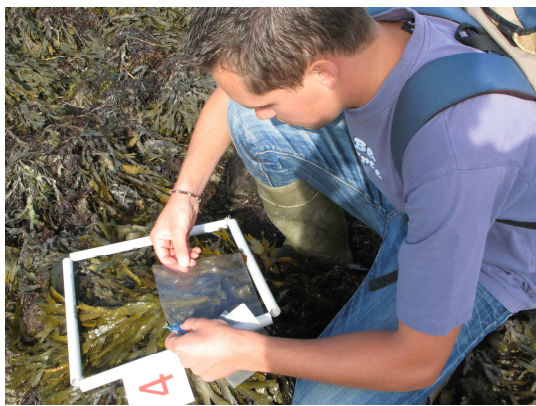
Cette variabilité naturelle observée d'un bloc mobile à l'autre, peut constituer un « *biais* » au moment des comparaisons intra ou inter-sites. Lors des comparaisons des assemblages faune/flore des faces inférieures, toutes les données exprimées en taux de recouvrements à ce niveau-là sont alors ramenées à *une surface colonisable à 100%*. Ainsi,

les faces inférieures de blocs mobiles deviennent comparables entre elles. Cette transformation est rendue possible par l'utilisation de la mesure du pourcentage d'accolement des faces inférieures au substrat sous-jacent. Nous émettons également l'hypothèse qu'une fois transformées, ces données deviennent comparables à celles collectées au niveau des cavités et/ou surplombs des blocs fixés (non accolés à un substrat).



a) Sélection d'un bloc mobile (ici BMB-r) et pose du quadrat de 0,1M² sur sa face supérieure (Photo J. Allain)

b) Numérotation de la face supérieure du bloc (Photo J. Allain)



c) Mesure du recouvrement en algues brunes à l'aide d'un carré représentant 25% de la surface totale du quadrat (Photo J. Allain)

d) Mesure du recouvrement en algues rouges à l'aide d'un carré représentant 1% de la surface totale du quadrat (Photo J. Allain)

Fig.25. Observation d'un bloc mobile (ici BMB-r) et échantillonnage de sa face supérieure



a) Retournement du bloc une fois l'échantillonnage de la face supérieure terminée (Photo J. Allain)



b) Observation du substrat sous-jacent (relevé du type de substrat dominant et des espèces de faune vagile présentes) (Photo J. Allain)



c) Numérotation de la face inférieure du bloc (Photo J. Allain)



d) Mesure du recouvrement en éponges à l'aide d'un carré représentant 5% de la surface totale du quadrat (Photo J. Allain)

Fig.26. Observation d'un bloc mobile (ici BMb-r) et échantillonnage de sa face inférieure.



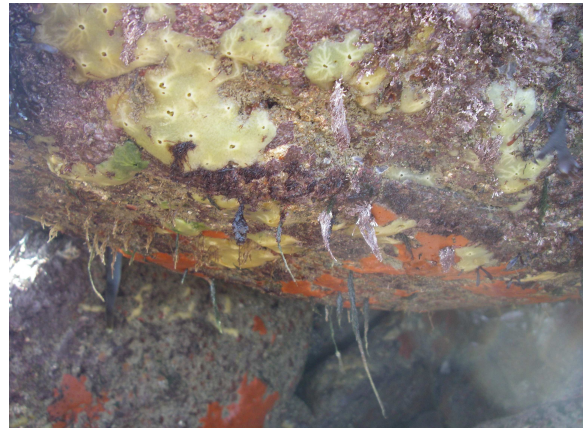
a) Observation de la face supérieure d'un bloc fixé



b) Observation du surplomb d'un bloc fixé



c) Surplomb très riche en ascidies solitaires et en bryozoaires dressés



d) Surplomb très riche en faune coloniale

Fig.27. Observation de blocs fixés et échantillonnage de leurs faces supérieures et inférieures (Photos M. Bernard).

Partie III – Matériel et méthodes

Tableau 2

Variables biotiques et abiotiques mesurées ou observées *in situ* : soit à l'intérieur d'un quadrat de 0,1m² posé aléatoirement sur les faces supérieures et inférieures de blocs mobiles (BM) et fixés (BF) : taux de recouvrement (%), densités (nombre d'individus par espèce), pourcentage de roche nue et pourcentage d'accolement des faces inférieures des blocs mobiles au substrat sous-jacent; soit une fois le bloc retourné au niveau du substrat sous-jacent : type de substrat sous-jacent dominant et présence/absence de la faune très vagile qui trouve refuge sous les blocs.

Variables

Biotiques

Taux de recouvrement (%)

Densités (nombre d'individus par espèce)

Présence/absence

Abiotiques

Pourcentages et descripteurs

Algues brunes	<i>Patella</i> sp.	Nudibranchia	<i>Cancer pagurus</i>	Roche nue
Algues rouges	<i>Calliostoma zizyphinum</i>	<i>Asterina gibbosa</i>	<i>Carcinus maenas</i>	Accolement des faces inférieures de blocs mobiles au substrat sous-jacent
Algues vertes (<i>Ulva</i> sp. et <i>Enteromorpha</i> sp.)	<i>Gibbula cineraria</i>	Ophiuroidea	<i>Necora puber</i>	Type de substrat sous-jacent dominant
<i>Cladophora</i> sp.	<i>Gibbula pennanti</i>	<i>Psammechinus miliaris</i>	<i>Pilumnus hirtellus</i>	
Algues corallinacées	<i>Gibbula umbilicalis</i>	Holothuroidea	<i>Pisa tetraodon</i>	
<i>Hildenbrandia rubra</i>	<i>Littorina obtusata</i> (ou <i>L. fabalis</i>)	<i>Mytilus</i> spp.	<i>Lophozozymus incisus</i>	
<i>Lithophyllum incrustans</i>	<i>Nassarius reticulatus</i>	<i>Actinia equina</i>	<i>Xantho pilipes</i>	
<i>Mastocarpus stellatus</i>	<i>Nassarius incrassatus</i>	<i>Anemonia viridis</i>	<i>Galathea squamifera</i>	
Eponges	<i>Nassarius pygmaeus</i>	<i>Phallusia mamillata</i>	<i>Galathea intermedia</i>	
Bryozoaires coloniaux	<i>Nucella lapillus</i>	<i>Ostrea edulis</i>	<i>Galathea strigosa</i>	
Bryozoaires dressés	<i>Ocenebra erinacea</i>	<i>Spirobranchus lamarckii</i>	Blennies	
Ascidies coloniales	<i>Ocinebrina aciculata</i>	Spirorbidae	Gobies	
Ascidies solitaires	<i>Trivia arctica</i>	Polychaeta	Lepadogaster	
<i>Anomia ephippium</i>	<i>Trivia monacha</i>	Aphrodita	Pagurus	
Balanes vivantes	Polyplacophora	<i>Pisidia longicornis</i>	Crevettes	
Balanes mortes	<i>Crepidula fornicata</i>	<i>Porcellana platycheles</i>		
	<i>Mimachlamys varia</i>	<i>Inachus</i> spp.		
	<i>Aplysia</i>	<i>Macropodia</i> spp.		
	Pleurobranchia	<i>Pycnogonida</i> spp.		

b) Dénombrement des blocs mobiles « retournés » et « non retournés » à l'échelle d'un champ de blocs : construction de l'Indice Visuel de Retournement des Blocs (IVR)

L'Indice Visuel de Retournement des blocs (IVR) initialement proposé par Hily et Le Hir en 2004, a pour objectif de **quantifier la pression de pêche à pied à l'échelle d'un champ de blocs**. Il est basé sur l'évaluation de la couleur dominante de l'habitat, autrement dit, sur les proportions (en pourcentages) de blocs mobiles « bruns-rouges » (BMb-r) et de blocs mobiles « blancs-verts » (BMb-v) à l'échelle du champ de blocs. Initialement, l'évaluation se faisait « à l'œil » à partir d'un promontoire rocheux par exemple permettant de visualiser toute la surface du champ de blocs.

Nous proposons ici de **préciser et calibrer l'IVR** à partir d'un protocole de terrain plus fin, basé sur la **stratification des champs de blocs** et le **dénombrement** de leurs blocs mobiles « bruns-rouges » et « blancs-verts ».

Le protocole proposé repose sur **quatre grandes étapes** :

- (1) **Repérage** du champ de blocs et délimitation de sa surface (au GPS si possible) ;
- (2) **Stratification** du champ de blocs sur la base de critères architecturaux ou relatifs à la pression de pêche. Un champ de blocs peut, par exemple, présenter en un endroit une dominance de blocs de plus petite taille que sur le reste de sa surface, il s'agit alors d'une première strate de blocs. De la même manière, certains secteurs de l'habitat peuvent être plus ou moins pêchés que d'autres, cela donne lieu à la délimitation de nouvelles strates basées sur le critère « pression de pêche à pied ». Dans la mesure du possible il est recommandé de repérer les strates par des points GPS ;
- (3) **Pose de cinq quadrats de 25 m²** (5m x 5m) répartis sur les différentes strates identifiées à l'échelle du champ de blocs. Lorsque cinq strates ont été identifiées (ce qui est rarement le cas) un quadrat est déposé sur chacune d'entre elles. Dans le cas où seules deux strates ont été définies par exemple, les cinq quadrats sont répartis de manière homogène : trois sur la strate la plus étendue et deux sur la strate dont la surface est plus restreinte. Quelle que soit la composition du champ de blocs en strates, l'objectif est que la disposition des cinq quadrats soit représentative de chaque niveau ou grand secteur de l'habitat et/ou adaptée à sa surface (pose d'un quadrat dans sa limite haute, au niveau intermédiaire, dans sa limite basse et sur les côtés) (Fig.28) ;
- (4) **Dénombrement des BMb-r et BMb-v à l'intérieur de chaque quadrat**. Seuls les blocs mobiles dont **la surface est comprise entre 0,04 m² (l'équivalent d'une feuille A4) et 1 m²** sont dénombrés. Il s'agit des surfaces minimales et maximales de blocs présentant, selon nos observations, un intérêt pour le pêcheur à pied récréatif. Un bloc d'une surface de 0,04m² sera principalement ciblé par les enfants, les femmes âgées,

les personnes munies d'un crochet pour retourner rapidement un grand nombre de petits blocs et les touristes de passage mal équipés pour s'aventurer parmi les blocs de grande taille. En deçà de cette surface, les blocs sont trop petits pour abriter les espèces ciblées par les pêcheurs à pied. A l'inverse, un bloc de surface supérieure à 1m² devient très difficilement retournable par un seul et même pêcheur à pied. Nous pouvons donc considérer qu'au-delà de cette surface, le bloc n'est pas retournable bien qu'il puisse présenter un intérêt pour le pêcheur à la recherche de crabes ou d'ormeaux notamment.

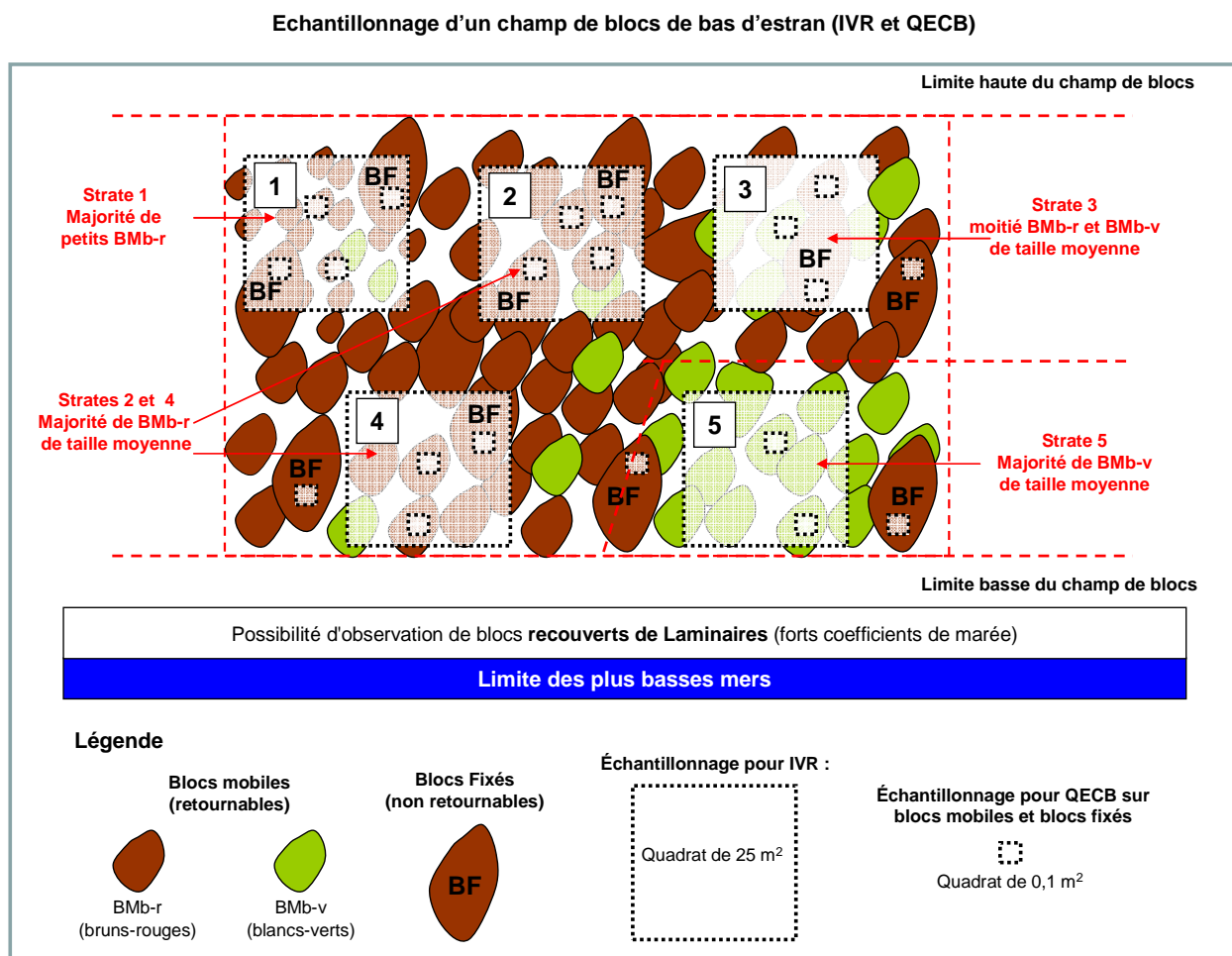


Fig.28. Exemple de stratification d'un champ de blocs de bas d'estran. La pose des quadrats de 25m² pour la mesure de l'IVR suit la stratification définie. L'échantillonnage des faces supérieures et inférieures des blocs mobiles (BMB-r et BMB-v) et fixés (BF) peut se faire à l'intérieur de ces quadrats.

Les dénombrements de BMB-r et BMB-v sont ensuite ramenés à des pourcentages à l'échelle du champ de blocs qui eux-mêmes se rapportent à une valeur d'IVR. L'indice et ses différentes classes de valeurs qui varient de 0 à 5 selon les proportions de BMB-r et BMB-v obtenues seront présentés dans le **point 2.4** de la partie Résultats.

Les suivis menés sur les champs de blocs de Guissény, Anse du Roz et île de Sein ont permis de tester l'IVR mis au point. Ces résultats seront présentés dans le **point 2.4** de la partie Résultats.

1.4.2. Approche expérimentale : suivis de recolonisation des blocs

La seconde approche développée est de type expérimental. Elle vise la connaissance de **la résilience** de l'habitat après retournement des blocs sans qu'ils soient remis en place. En effet, il n'existe pas à ce jour, de résultat scientifique précis concernant d'une part la perte en espèces qui suit le retournement du bloc, et d'autre part les étapes de recolonisation des surfaces.

Le protocole expérimental débute en septembre 2010 au niveau du champ de blocs de l'île aux Moines précédemment présenté et qui ne subit pas de pression de pêche à pied. **Dix blocs mobiles « bruns-rouges »** de taille moyenne à élevée sont sélectionnés. Leurs faces supérieures et inférieures sont ensuite échantillonnées selon la même procédure que celle présentée dans le **point 1.4.1.a**. Seule exception : les quadrats de 0,1m² posés en septembre 2010 de manière aléatoire sur les surfaces de blocs, deviennent ensuite *permanents* (le quadrat sera toujours posé à l'identique au cours des relevés suivants). Par ailleurs, les blocs ne sont pas remis en place mais laissés à l'envers. Chaque bloc retourné et non remis en place est numéroté à l'aide de petits plots en ciment réalisés sur l'un de ses côtés. Les faces devenues « supérieures » et devenues « inférieures » sont ensuite photographiées pour être sûr de toujours poser le quadrat à l'identique lors des prochaines marées de suivi. A l'échelle du champ de blocs, des points de repères visuels sont également notés, ils permettront de localiser facilement les blocs retournés.

Le suivi de recolonisation est réalisé à chaque fois que cela est possible. Il dépend des coefficients de marée, nécessairement supérieurs à 95, mais également des conditions météorologiques qui ne permettent pas toujours d'atteindre l'île aux Moines (certaines sorties ont dû être annulées pour cause de fortes houles ou tempêtes).

1.4.3. Suivis comportementaux des pêcheurs à pied récréatifs

L'étude de fréquentation des pêcheurs à pied menée par l'association VivArmor Nature sur les dix sites costarmoricaïns sélectionnés s'appuie sur trois approches : une *approche quantitative* avec des comptages de pêcheurs à pied à un instant donné (durant la demi-heure qui précède la marée basse à l'échelle d'un site ; à l'heure de basse mer à l'échelle d'un champ de blocs), une *approche qualitative* qui s'appuie sur des entretiens semi-directifs, et une *approche comportementale* qui consiste en des *observations directes non participantes des modes de manipulation de blocs* par les pêcheurs de crabes.

Les deux premières approches ne concernent pas spécifiquement les pêcheurs qui ciblent l'habitat champ de blocs. Elles ne sont donc pas présentées dans ce manuscrit. L'approche comportementale en revanche, s'est exclusivement intéressée au *mode de manipulation des blocs* par les pêcheurs à pied.

Pratiquée au moment des grandes marées sur les champs de blocs de **Piégu, du Verdelet et de l'Archipel des Hébihens**, l'observation des manipulations de blocs par les pêcheurs à pied apporte des informations complémentaires aux précédents suivis et permet : de mieux *quantifier la pression de pêche à pied* à l'échelle de ces champs de blocs, d'*identifier les causes et la fréquence des retournements de blocs* lorsqu'ils ont lieu, d'établir des *catégories de mode de manipulation des blocs et de définir des profils* de pêcheurs de crabes. Les résultats de ces suivis pourront être mis en relation avec ceux obtenus à travers l'IVR et l'indice QECCB.

Les suivis comportementaux ont lieu de **mars 2010 à mai 2011**, par des coefficients de marée supérieurs à 95 et sur une durée de 2h30 à 3h (période d'émersion des champs de blocs). Deux observateurs sont nécessaires: la première personne fait part de ses observations à la seconde qui prend les notes. Leurs observations se font à distance (e.g. au niveau d'un promontoire rocheux qui surplombe le champ de blocs) et à l'aide de jumelles. En raison du nombre élevé de blocs pouvant être prospectés par un seul et même pêcheur, l'observation ne concerne qu'un seul pêcheur à la fois. Lorsque le champ de blocs est moyennement à très fréquenté, les observateurs suivent le comportement de chaque pêcheur à pied sur une *durée maximale de 15 min*. Si, à l'inverse, le champ de blocs est peu fréquenté, les observations peuvent être plus longues (jusqu'à 25 min au maximum). Par conséquent, l'observation d'un pêcheur ne débute pas forcément à son arrivée sur le champ de blocs et ne s'arrête pas toujours au moment de son départ. En revanche, la durée d'observation est systématiquement notée de manière à *extrapoler par la suite le nombre de blocs prospectés par un pêcheur à pied sur une durée moyenne de 20 min*.

La fiche de terrain disponible en [annexe 2](#) comporte les informations suivantes : heure de début et de fin d'observation, âge et sexe du pêcheur, indications sur l'accompagnement du pêcheur (est-il seul ou accompagné ? Si oui, par qui et par combien de personnes ?), indications sur les outils utilisés par le pêcheur et le port ou non d'une combinaison, principales espèces ciblées et enfin, mode de manipulation des blocs qui peut être de cinq types :

- Blocs complètement retournés, non remis en place
- Blocs complètement retournés puis remis en place
- Blocs déplacés (sur le côté par exemple), non remis en place
- Blocs déplacés puis remis en place
- Blocs soulevés puis remis en place

Le [tableau 3](#) résume le nombre de journées de terrain consacrées aux différents suivis « champs de blocs » (mise au point des indices QECCB et IVR, suivi de recolonisation des blocs sur le site de l’île aux Moines, suivis comportementaux, et phase test des indicateurs).

Tableau 3

Nombre de jours de terrain consacrés aux différents suivis "champs de blocs".

Site(s)	Type de suivi	Nombre de jours de terrain
Ile aux Moines, Hébihens, Verdelet et Piégu	Définition de l'indice QECCB	24
	Application de l'Indice IVR	29
Ile aux Moines	Suivi de recolonisation des blocs	11
Piégu, Verdelet, Hébihens	Suivis comportementaux	8
Guissény*	Repérage des champs de blocs et estimation de la fréquentation estivale	8
	Phase test des indicateurs QECCB et IVR	6
Anse du Roz	Phase test des indicateurs QECCB et IVR	3
Ile de Sein	Phase test des indicateurs QECCB et IVR	1
Nombre total de jours de terrain		90

* Ces chiffres n'intègrent pas les journées de terrain consacrées à la cartographie des habitats et l'étude de la fréquentation hivernale du site de Guissény réalisées dans le cadre de l'atelier professionnel des étudiants du master EGEL

1.5. Analyses statistiques

Les analyses statistiques qui utilisent les données relevées au niveau des champs de blocs, sont réalisées à partir du logiciel R (R Development Core Team 2009) et des bibliothèques ade4 (Dray & Dufour 2007), vegan (Oksanen 2011) et BiodiversityR (Kindt & Coe 2005), classiquement utilisées en écologie.

Les variables utilisées pour ces analyses constituent des *données quantitatives* (densités en nombre d'individus par espèces, taux de recouvrement en pourcentage) organisées en matrices dans lesquelles n prélèvements sont décrits par p espèces ou groupes d'espèces ($n \times p$). Les données relevées en présence/absence (faune très mobile trouvant refuge sous les blocs) ne sont pas utilisées à travers les prochaines analyses statistiques.

Tous les calculs sont basés sur la distance de Hellinger plutôt que la distance euclidienne. La mesure de Hellinger est en effet particulièrement recommandée pour le traitement des données quantitatives car elle accorde un faible poids aux espèces rares (Rao 1995, Legendre & Gallagher 2001). Une transformation des données brutes initialement basées sur la distance euclidienne est donc nécessaire, telle que définie par Legendre & Gallagher (2001). La formule suivante permet de calculer la distance de Hellinger entre les échantillons x_1 et x_2 ; où y_{1j} et y_{2j} représentent : l'espèce j dans l'échantillon x_1 et x_2 respectivement, et y_{1+} et y_{2+} : l'abondance totale de toutes les espèces dans l'échantillon x_1 et x_2 respectivement :

$$D_{Hellinger}(x_1, x_2) = \sqrt{\sum_{j=1}^p \left[\sqrt{\frac{y_{1j}}{y_{1+}}} - \sqrt{\frac{y_{2j}}{y_{2+}}} \right]^2}$$

2. Résultats

2.1. Observations directes non-participantes des modes de manipulation des blocs par les pêcheurs à pied

Les suivis comportementaux de pêcheurs à pied menés entre mars 2010 et mai 2011 sur le champ de blocs des Hébihens (peu fréquenté), celui de l'îlot du Verdelet (moyennement à très fréquenté) et celui de Piégu (extrêmement fréquenté), ont permis de suivre au total **36 pêcheurs à pied**.

Comme précisé dans le **point 1.4.3.** de la partie Matériels et Méthodes, le nombre de blocs prospectés par chaque pêcheur à pied durant le temps d'observation réel (variable entre 5 et 25 min environ) est rapporté à une durée de 20 min.

L'observation de 36 pêcheurs à pied à l'échelle des trois champs de blocs et pour une durée d'observation de 20 min par pêcheur, montre qu'un nombre total de **768 blocs environ** peut être prospecté (Tableau 4). Sur ces champs de blocs qui comprennent principalement des blocs de taille moyenne à élevée, un seul pêcheur à pied manipule donc en moyenne **21 blocs en 20 min de pêche** (erreur standard de 2,5).

Tous les blocs ne sont pas manipulés de la même manière. Le [tableau 4](#) et la [figure 29](#) permettent de connaître la répartition des 768 blocs prospectés dans chaque catégorie de « mode de manipulation » préalablement définie.

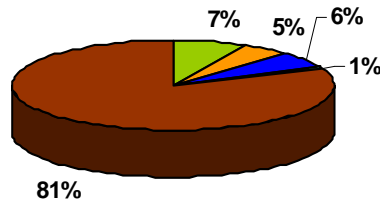
A l'échelle des trois champs de blocs, le mode de manipulation des blocs le plus couramment pratiqué consiste à *soulever les blocs puis à les remettre en place* (81% des blocs). Vient ensuite la catégorie des blocs « *retournés sans être remis en place* » (7% des blocs), puis celle des « *blocs déplacés non remis en place* » (6%) et « *blocs retournés puis remis en place* » (5% des blocs), et enfin celle des « *blocs déplacés remis en place* » (1% des blocs).

Tableau 4

Dénombrement des blocs: retournés non remis en place; retournés remis en place; déplacés non remis en place; déplacés remis en place et soulevés remis en place pour un échantillon total de 36 pêcheurs à pied et à l'échelle des 3 champs de blocs (Hébihens, Verdelet et Piégu)

	Nombre total de blocs
Blocs retournés non remis en place	57
Blocs retournés remis en place	36
Blocs déplacés non remis en place	48
Blocs déplacés remis en place	6
Blocs soulevés remis en place	621
Nbre total de blocs prospectés	768

Répartition de la totalité des blocs prospectés à l'échelle des 3 champs de blocs selon leur "mode de manipulation"



■ Proportion de blocs retournés non remis en place	■ Proportion de blocs retournés remis en place
■ Proportion de blocs déplacés non remis en place	■ Proportion de blocs déplacés remis en place
■ Proportion de blocs soulevés remis en place	

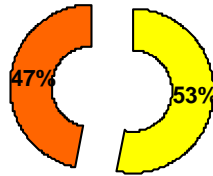
Fig.29. Blocs prospectés par les 36 pêcheurs à l'échelle des 3 champs de blocs, classés selon leur mode de manipulation

Si 81% des blocs prospectés à l'échelle des trois champs de blocs sont manipulés avec « précaution » – i.e. dans le sens où ils ne sont ni retournés à un moment donné (même un court laps de temps), ni déplacés – les résultats présentés à travers la figure 30 révèlent un comportement des pêcheurs à pied très ambivalent : près de *la moitié d'entre eux est susceptible d'adopter des comportements de pêche différents durant les 20 min d'observation* (47% des pêcheurs observés). Le comportement dominant consiste toujours à soulever les blocs (71% des blocs) (Fig.31). Cependant, comparativement aux résultats qui utilisent le nombre total de pêcheurs à pied observés, il est possible de noter que les proportions de blocs « *retournés non remis en place* » (13% des blocs) et « *déplacés, non remis en place* » (11% des blocs) sont plus élevées pour cette catégorie de pêcheurs (Fig.31).

Sur les 36 pêcheurs à pied observés en revanche, aucun n'a adopté le comportement unique de « retourner les blocs sans les remettre en place ».

La majorité des suivis comportementaux a été réalisée à l'échelle du champ de blocs du Verdelet (27 suivis au total) en raison du très faible nombre de pêcheurs à pied observé sur le champ de blocs des Hébihens (trois suivis au total) et de la forte attractivité du site pour la pêche à l'étrille comparativement au champ de blocs de Piégu (six suivis au total). En conséquence, une comparaison des proportions de « blocs retournés sans être remis en place » entre les trois champs de blocs ne se révélerait pas pertinente.

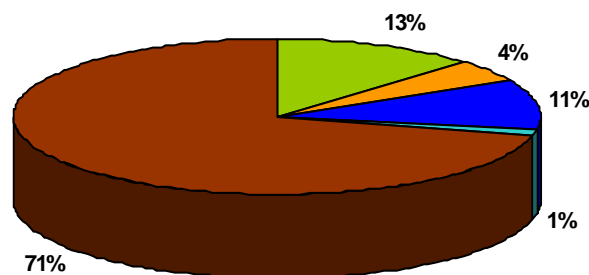
Répartition des pêcheurs à pied observés à l'échelle des 3 champs de blocs selon leur comportement (mode de manipulation des blocs prospectés)



- Proportion de pêcheurs à pied remettant systématiquement en place les blocs prospectés
- Proportion de pêcheurs à pied ne remettant pas systématiquement les blocs en place (pouvant potentiellement adopter chaque mode de manipulation des blocs le temps d'une pêche de 20 min)

Fig.30. Répartition des 36 pêcheurs à pied observés sur les champs de blocs des Hébihens, du Verdelet et de Piégu selon le type de comportement qu'ils adoptent.

Répartition des blocs manipulés par les pêcheurs adoptant tous types de comportement au cours d'une pêche de 20 min



- Proportion de blocs retournés non remis en place
- Proportion de blocs retournés et remis en place
- Proportion de blocs déplacés non remis en place
- Proportion de blocs déplacés et remis en place
- Proportion de blocs soulevés et remis en place

Fig.31. Blocs prospectés par 17 pêcheurs à pied (47% du nombre total de pêcheurs observés) capables d'adopter différents comportements de pêche sur une durée de 20 min. Les blocs sont classés selon leur mode de manipulation.

Compte tenu du fait que près de la moitié des pêcheurs à pied observés ne remettent pas systématiquement en place les blocs prospectés, mais aussi que 13% des blocs manipulés par cette catégorie d'utilisateurs se retrouvent retournés sans être remis en place, nous posons l'hypothèse que la *fréquence de retournement des blocs* à l'échelle d'un champ de blocs, augmente avec le nombre moyen de séances de pêche observées à l'année sur ce même champ de blocs.

2.2. Détection et quantification de la pression de pêche à pied sur l'habitat « champ de blocs » : la recherche de stations de référence appropriées

Ces travaux ont fait l'objet d'une publication soumise dans le journal *Hydrobiologia* (IF₂₀₁₀ = 1.964), et présentée ci-dessous.

A control-impact design model for monitoring the effect of recreational hand-fishing activities on intertidal boulder fields

Maud Bernard¹, Christian Hily², Alain Ponsero³, Johann Prodhomme¹, Frédéric Ysnel⁴

¹*Bureau d'études Hémisphère Sub/Biotope océans, 11 rue de Lancieux - Petit Port, 35800 Saint-Briac sur mer*

²*Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin, UMR CNRS/UBO 6539, Institut Universitaire Européen de la Mer, 29280 Plouzané*

³*Réserve Naturelle de la Baie de Saint-Brieuc, site de l'Etoile 22120 Hillion*

⁴*Equipe Biodiversité et Gestion des Territoires, UMR 7204 MNHN-CNRS & Service du Patrimoine Naturel, Université de Rennes1 35042 RENNES Cedex*

*Corresponding author: maud.bernard@univ-brest.fr

ABSTRACT - In recent years, recreational hand-fishing has increased in rocky intertidal areas. In Brittany, eulittoral boulder fields are especially targeted for crabs and abalones at the low period of spring tides. With these activities, many boulders are overturned for retrieval of the shellfish and laid on the wrong side. To assess the effects of these disturbances on the macrofauna and macroflora, a reference situation is required. The aim of this study was to identify an appropriate methodology for obtaining such a reference situation. After a preliminary field experiment to understand the ecological succession occurring after a boulder's overturning, we showed that the conventional approach using an undisturbed boulder field as reference along an increasing gradient of disturbance was not appropriate. Indeed, the between-sites comparisons were confused by the strong natural variability of this complex habitat. On the other hand, we tested within-site comparisons from mobile boulders (which can be overturned) and fixed boulders (boulders that cannot be overturned by hand-fishermen) present within one boulder field. We ultimately showed that the upper surfaces of fixed boulders can be used in a new control-impact design model for the assessment of a physical anthropogenic disturbance such as the boulder's overturning by hand-fishermen.

Keywords: reference situation; anthropogenic disturbance; recreational hand-fishing activity; rocky shore; boulder field.

Introduction

The numbers of people using the shores have increased dramatically in recent years, inducing strong physical disturbances mainly resulting from trampling and recreational or commercial harvesting of algae and animals (Crowe et al., 2000; Kingsford et al., 1991). In Brittany (France), intertidal rocky habitats are particularly sites of considerable hand-fishing activities: more than 1 million recreational hand-fishermen a year visit the shore during spring tide episodes (Ifremer and BVA investigation 2009). Among rocky habitats, high pressure is placed on boulder fields, mainly because of catching crabs or abalones. This habitat is located in the low eulittoral zone primarily in moderately exposed to sheltered conditions. Previous studies have described their heterogeneous substratum, mainly formed of boulders, pebbles, and rocks lying on coarse sediments (Chapman, 2002a,b; Sousa, 1979). Others have shown that accumulation of boulders over large surfaces creates a very complex and heterogeneous habitat with various microhabitats, thus sheltering a high biodiversity of fauna and flora (Kuklinski et al., 2006; Le Hir and Hily, 2005). During the low-tide period, crabs and abalones are hidden in the cavities and overhangs of these boulder fields. To catch these animals, most people overturn boulders and do not replace them in their original positions. Indeed, a survey of hand-fishermen behavior conducted by the VivArmor Nature Association in the north of Brittany (2011) showed that 85% of boulders during foraging by hand-fishermen were overturned without being replaced in a second step. In other words, less than one hand-fisherman in three replaces boulders after their overturning. This practice can therefore induce strong negative consequences on boulder communities, causing both death of the algal community that coated the former upper surface and of the sessile invertebrates that were on the bottom surface (e.g., Murray et al., 1999). These factors present the strong possibility that such hand-fishing practices may significantly affect shore biodiversity and consequently the conservation status of the boulder field habitat.

Low eulittoral boulder fields have been studied in different parts of the world for their high biodiversity and complex structure (Le Hir and Hily, 2005), the variability of their assemblages under natural disturbances (McGuinness, 1987a,b; Sousa, 1979a,b), and the patterns of spatial and temporal distribution and abundance of their species (Chapman, 2002a,b; McGuinness and Underwood, 1986; Londono-cruz and Tokeshi, 2007). Until now, only one study has focused on the temporary overturning of boulders by humans: Chapman and Underwood (1996) studied this disturbance in the context of the effects of ecological sampling biota by scientists under intertidal and shallow subtidal boulders. Moreover, although a few authors have already suggested the monitoring of overturning by visitors (Addison, 2008; Chapman 2002a; Kingsford et al., 1991, Le Hir and Hily, 2005; McGuinness, 1987), no study has yet addressed boulder overturning related to recreational hand-fishing

and effects on boulder communities. More generally, and except the study of trampling in the intertidal zone, studies have seldom focused on physical anthropogenic disturbances that are likely to degrade intertidal habitats. Further, little literature relates to the effects of human recreational activities on the intertidal zone and especially on rocky intertidal habitats. As a consequence, the question of a reference situation for studying the effects of physical and anthropogenic disturbances on the shore has been largely unexplored. In recent years, national and international programs such as Natura 2000 (Directive Habitats 92/43/CEE), the Water Framework Directive (WFD, 2000/60/EC), and the Marine Strategy Framework Directive (2008/56/EC), have highlighted the necessity of developing new methods and criteria for detecting intensity and consequences of anthropogenic disturbances, especially in Marine Natural Protected Areas. In this context, the choice of appropriate undisturbed areas as reference situations remains a fundamental key step. The aim of our study therefore was twofold: i) to identify a proper reference situation for any boulder field to detect the intensity of overturning caused by hand-fishing pressure, and ii) to provide a basis of knowledge on the responses of boulder field communities to different levels of this disturbance. In the future, biotic and abiotic variables that respond more to the disturbance could be integrated into a multivariate indicator for biomonitoring of these communities.

Strategy

At a regional scale, spatial variability of the intertidal community structure is explained by variations in environmental features: physical and edapho-climatic factors (e.g., hydrodynamism, emersion) are dominant in the upper eulittoral while biological factors (e.g., spatial competition, predation) progressively become dominant toward the low eulittoral (Raffaelli and Hawkins, 1996). At the eulittoral boulder field scale, faunal diversity depends on specific “macro and microstrata” relative to the complexity and heterogeneity of microhabitats (Le Hir and Hily, 2005). All these natural causes of variability are likely to mask the variability induced by anthropogenic factors along a gradient of disturbance. Consequently, a first step in properly assessing the influence of hand-fishing disturbances (i.e., overturning boulders) is to identify a reference situation that eliminates these natural confounding effects of community change.

Several studies looking for a reference situation (i.e., an undisturbed system) of benthic communities have recently been conducted in the context of the European directives. They used a classical approach consisting of selection of an existing undisturbed site as reference (Borja et al., 2007; Dauvin, 2007; Mangialajo et al., 2007; Neto et al., 2011; Sousa, 1984). This selection is based either on physical and chemical surveys that establish with precision the gradient of the perturbation (e.g., eutrophication) or on the observation of macroalgal

communities associated with the use of a reduced species list of macroalgae that are characteristic and commonly observed in undisturbed sites (Bermejo et al., 2012; Wells, 2007). If these methods are often effective for the observation of diffuse disturbances that can affect water bodies over a long distance, they are not appropriate when natural variability in community structure is high between sites.

Historical data, models, and expert judgment could represent theoretical reference conditions where undisturbed sites cannot be found (Andersen et al., 2004; Bluemel et al., 2002; Clarke et al., 2003; Muxica et al., 2007). Nevertheless, it must be stressed that such references are still not available or usable for eulittoral sites in Brittany.

In the context of hand-fishing, each boulder field consists of a set of mobile boulders (MBs) and a set of fixed boulders (FBs) (Fig. 1). FBs of large size remain fixed regardless of the hand-fishing activity while MBs of moderate size (about 0.1 m²) can be easily overturned by hand-fishermen. To distinguish recent reversal of MBs from not recently overturned or no-reversal MBs, we first performed a preliminary study to characterize the evolution of the assemblage structures of MBs during the year following their overturning. Because of the stability of the FBs, we hypothesized that they can be considered as undisturbed and consequently as the proper reference situation for each site. To test this assumption and select the most appropriate reference situation, we also experimented with i) a conventional approach, with between-sites comparisons of community structures along an increasing gradient of disturbance at a regional scale (macro-scale); and ii) the availability of a new control-impact design model that compares the community structure of MBs to that of the nearest undisturbed FBs for a single boulder field. This second approach corresponds to within-site comparisons at the habitat scale (meso-scale).

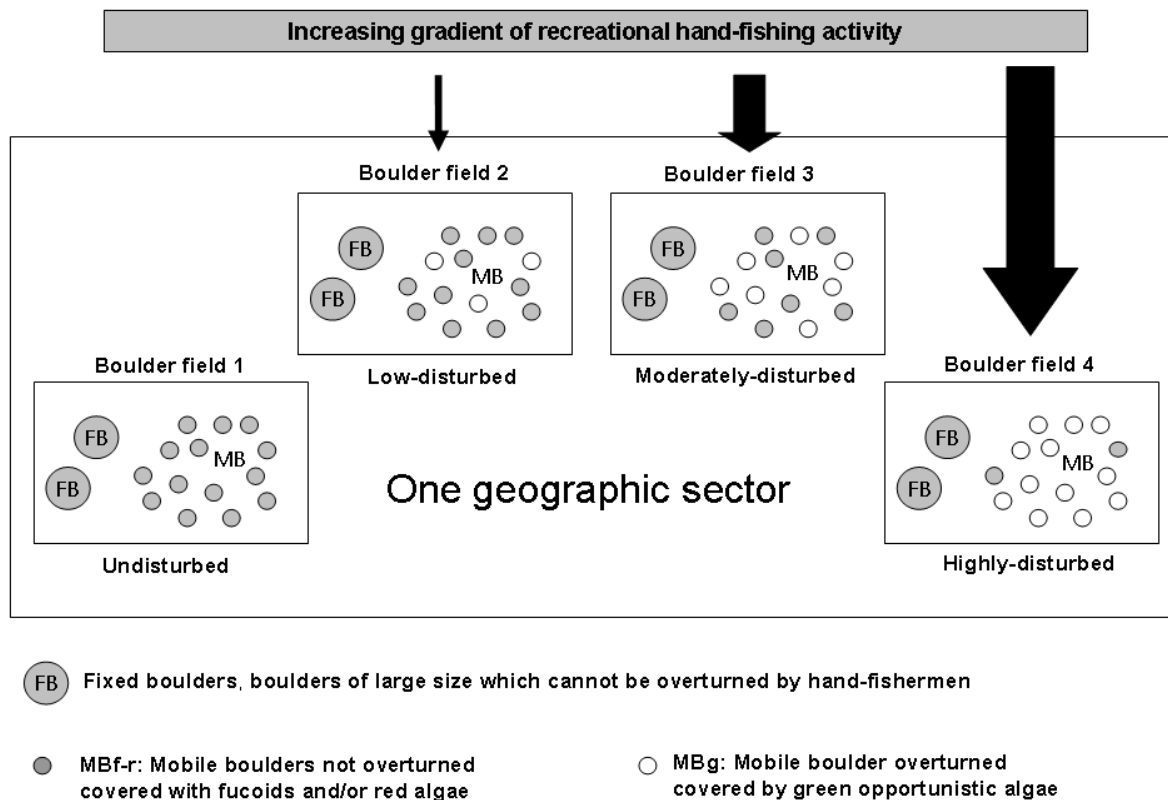


Fig. 1. Four boulder fields located in the same geographic sector and under an increasing gradient of hand-fishing activity. Each consists of a set of mobile boulders (MBs) with moderate size that are overturned (MBg) or not (MBf-r) by hand-fishermen, and of a set of fixed boulders (FBs) of large size that cannot be overturned by hand-fishermen. Note that MBg are more numerous in highly disturbed areas.

Material and methods

Study area

The study was conducted on four eulittoral boulder fields, all located in one biogeographical region, on four coastal sites of the north of Brittany (coasts of the English Channel) (Fig. 2). This part of the country is characterized by a lengthy coastline (2730 km) and high tidal amplitude (between 4.2 m and 12 m during periods of higher water). To minimize the variability induced by the environmental heterogeneity, all the studied boulder fields present the same characteristics in terms of substratum, hydrodynamism, and emersion level of the shore. All correspond to sheltered boulder fields lying on heterogeneous and coarse sediments (sand, pebbles, small boulders) in the low eulittoral zone dominated by the fucoids *Fucus serratus*, *Himantalia elongata*, and *Bifurcaria bifurcata* and a mix of red algae such as *Chondrus crispus*, *Mastocarpus stellatus*, or *Palmaria palmata*.



Fig. 2. The four sampling boulder fields on four coastal sites of North of Brittany: the undisturbed boulder field (UD) on Ile aux Moines; the low-disturbed boulder field (LD) on archipelago of Hébihens; the moderately-disturbed boulder field (MD) on Ilot du Verdelet and the highly-disturbed boulder field (HB) on Piégu.

These boulder fields are accessible only to hand-fishing activity during spring tide events, which corresponds to 12 days on average per year. According to the hand-fishermen counting over a three-year period (VivArmor Nature investigation, 2011), the four boulder fields are located along an increasing gradient of fishing activity. Because 85% of the boulders foraged by hand-fishermen were overturned without being replaced in a second step (VivArmor Nature investigation, 2011), we can argue that the frequency of overturning of MBs increases with the number of hand-fishermen observed in a single boulder field.

The first studied boulder field is on the secluded site of Ile aux Moines ($48^{\circ}52' \text{ N}$, $3^{\circ}29' \text{ W}$), included in a Marine Protected Area. It corresponds to an “undisturbed” boulder field (UD) in which hand-fishing activities are prohibited. Located on the archipelago of Hébihens ($48^{\circ}37' \text{ N}$, $2^{\circ}11' \text{ W}$) at 3 km from the coast, the second boulder field is “low disturbed” (LD) (25 hand-fishermen on average per year). The third one, situated on the shore of a small island, Ilot du Verdelet ($48^{\circ}36' \text{ N}$, $2^{\circ}33' \text{ W}$), is a “moderately disturbed” boulder field (MD) (about 250 fishermen per year). The last boulder field is located on the site of Piégu ($48^{\circ}35' \text{ N}$, $2^{\circ}33' \text{ W}$). Even

though it is separated from the MD boulder field by only 100 m, its easy accessibility leads to heavy use from hand-fishermen (400 hand-fishermen on average per year); thus, it is the “highly disturbed” boulder field (HD).

Sampling

Experimental overturning

An experimental study was conducted at the Ile aux Moines site between September 2010 and May 2011. Ten MBs with a surface of 0.1 m² on average were overturned after sampling of their upper and lower surfaces. Once a month, the recovery of each boulder by fauna and flora was observed. Cover rates (%) of erected brown, red, and green opportunistic algae (*Enteromorpha* sp., *Ulva* sp.) and percentage of bare rock were especially measured on upper surfaces.

Between- and within-sites comparisons

Sampling procedures on these selected boulder fields were possible at low tide during spring tide events with tidal coefficients higher than 95. To conduct between- and within-sites comparisons, sampling was driven during four equinox periods: March 2009 and September 2009 and March 2010 and September 2010.

At each sampling period, the timing of low tide provided the possibility of sampling 10 MBs or FBs. On the LD, MD, and HD boulder fields, five boulders covered by furoids and red algae (i.e., MBf-r) and five covered by green opportunistic algae (i.e., MBg) were randomly selected among the MBs. In the UD, because there are no MBg, 10 MBf-r were sampled. In March 2009, 10 FBs were also selected inside each boulder field according to their size (high enough not to be overturned by hand-fishermen) and the presence of large overhangs and cavities considered as their lower surfaces. The upper and lower surfaces of these MBf-r, MBg, and FBs were sampled *in situ* with one quadrat delimiting a surface unit of 0.1 m² and randomly placed on one surface. After sampling of MB lower surfaces, each boulder was then replaced in the same position and orientation from which it had been lifted to minimize disturbance to the biota inhabiting the boulders (Chapman and Underwood, 1996).

In total, 400 samples distributed on the upper and lower surfaces of MBf-r, MBg, and FB were obtained: (1) 200 with MBf-r, (2) 120 with MBg, and (3) 80 with FB. Table 1 summarizes the total number of samples carried out between March 2009 and September 2010 for each boulder field and each category of boulders.

Collecting data on fauna and flora

Two types of data were collected inside the 0.1 m² quadrat (Table 2): i) *surfaces occupied by variables* (expressed as the percentage of the surface of the quadrat): cover rates of brown and red macroalgae, opportunistic green algae (*Ulva* sp. and *Enteromorpha* sp.), coralline crust algae, encrusting algae, and colonial and fixed fauna (sponges, colonial bryozoans, and ascidians), percentage of bare rock and, for MBs, percentage of contact between the lower surface and substratum; and ii) *densities* (number of individuals per species and per unit of surface area) of sessile and mobile fauna. Because parts of the boulder directly in contact with the underlying sediment cannot be occupied by a fixed fauna, all cover rate data collected from lower surfaces of MBs were referred to 100% by using the percentage of contact with substratum. The taxonomical resolution was as accurate as possible, and species level was used whenever possible. All variables in Table 2 were used for the following analyses.

Data analyses

All computations and graphical displays were done with R (Ihaka and Gentleman, 1996) and ade4 library (Dray and Dufour, 2007). Analyses were also based on the Hellinger distance. This measure is recommended for ordination of species abundance data (e.g., densities, cover rates) because it assigns low weight to rare species (Legendre and Gallagher, 2001; Rao, 1995). To preserve the Hellinger distance instead of the Euclidean distance, a transformation was applied to raw data as defined by Legendre and Gallagher (2001):

$$D_{Hellinger}(x_1, x_2) = \sqrt{\sum_{j=1}^p \left[\sqrt{\frac{y_{1j}}{y_{1+}}} - \sqrt{\frac{y_{2j}}{y_{2+}}} \right]^2}$$

The formula calculates the Hellinger distance between samples x_1 and x_2 , where y_{1j} and y_{2j} are the species j in the sample x_1 and x_2 , respectively, and y_{1+} and y_{2+} are the total abundance of all species in the sample x_1 and x_2 , respectively.

Between-sites comparisons from an undisturbed site and within-site comparisons from the nearest undisturbed boulders (FBs) were tested using between-principal components analyses (between-PCAs) (Doledec and Chessel, 1987). Between-PCAs are used to compile and compare different types of variables.

Table 1. Numbers of samples obtained for each boulder field: undisturbed boulder field (UD), low disturbed boulder field (LD), moderately disturbed boulder field (MD) and highly disturbed boulder field (HD), and number of samples obtained for each category of boulders: mobile boulders (MBs), including mobile boulders covered by fucoids and/or red algae (MBf-r), and mobile boulders covered with green opportunistic algae (MBg), and fixed boulders (FBs).

Category of boulders	Surface considered	Number of samples				Total samples for category of boulders
Boulder field		UD	LD	MD	HD	
GPS		48°52' N, 3°29' W	48°37' N, 2°11' W	48°36' N, 2°33' W	48°35' N, 2°33' W	
MBs						
MBf-r	upper	40	20	20	20	200
	lower	40	20	20	20	
MBg	upper	0	20	20	20	120
	lower	0	20	20	20	
FBs	upper	10	10	10	10	80
	lower	10	10	10	10	
Total samples for each site		100	100	100	100	

Table 2. Biotic and abiotic variables measured in situ within the 0.1 m² quadrat on upper and lower surfaces of mobile boulders (MBs) and fixed boulders (FBs): cover rates (%), percentage of bare rock, densities (number of individuals per species) and percentage of contact with the substratum (only for MBs).

Variables			
Biotic		Abiotic	
Cover rates (%)	Densities (number of individuals per species)	Percentages (%)	
Brown algae	<i>Patella</i> spp.	Nudibranchia	Bare rock
Red algae	<i>Calliostoma zizyphinum</i>	<i>Asterina gibbosa</i>	Percentage of contact between lower surface and substratum (only for MBs)
Green algae (<i>Ulva</i> sp. and <i>Enteromorpha</i> sp.)	<i>Gibbula cineraria</i>	Ophiuroidea	
<i>Cladophora</i> sp.	<i>Gibbula pennanti</i>	<i>Psammechinus miliaris</i>	
Coralline crust algae	<i>Gibbula umbilicalis</i>	Holothuroidea	
<i>Hildenbrandia rubra</i>	<i>Littorina obtusata</i> (or <i>L. fabalis</i>)	<i>Mytilus</i> spp.	
<i>Lithophyllum incrustans</i>	<i>Nassarius reticulatus</i>	<i>Actinia equina</i>	
<i>Mastocarpus stellatus</i>	<i>Nassarius incrassatus</i>	<i>Anemonia viridis</i>	
Sponges	<i>Nassarius pygmaeus</i>	<i>Phallusia mamillata</i>	
Colonial bryozoans	<i>Nucella lapillus</i>	<i>Ostrea edulis</i>	
Erected bryozoans	<i>Ocenebra erinacea</i>	<i>Spirobranchus lamarckii</i>	
Colonial ascidians	<i>Ocenebrina aciculata</i>	Spirorbidae	
Solitary ascidians	<i>Trivia arctica</i>	Polychaeta	
<i>Anomia ehippium</i>	<i>Trivia monacha</i>	Aphrodita	
Living barnacles	Polyplacophora	<i>Pisidia longicornis</i>	
Dead barnacles	<i>Crepidula fornicata</i>	<i>Porcellana platycheles</i>	
	<i>Mimachlamys varia</i>	<i>Inachus</i> spp.	
	Aplysia	<i>Macropodia</i> spp.	
	Pleurobranchia	Pycnogonida	

The main objective of between-PCA is to reveal the differences between groups. Compared to conventional PCA (Pearson, 1901), the between-PCA ordines groups rather than individual samples. For N groups, these are $N - 1$ eigenvectors or axes that arrange the groups so as to maximize the between-group variances. The individual samples are then plotted along them. Each eigenvector can be used as a discriminator to separate one of the groups from the rest. New samples are then placed on the same axes and can be classified on an axis-by-axis basis or by proximity to the group centroids.

For the second approach (within-site comparisons), an additional analysis aims to measure the dissimilarity among communities of MBf-r, MBg, and FBs. The Bray–Curtis distance (Bray and Curtis, 1957) is applied to all variables selected and varies between 0 and 1: 0 the value 0 means that categories of boulders have the same composition, and 1 means that they do not share any species. For all boulder fields (UD, LD, MD, and HD), the Bray-Curtis distance matrix was composed with $n = 2750$ data.

The short formula for the Bray–Curtis distance is

$$BC_{ij} = \frac{S_i + S_j - 2C_{ij}}{S_i + S_j}$$

where C_{ij} is the sum of minimum abundances of the various species (abundance at the site where the species is the rarest). S_i and S_j are the total number of specimens captured at both sites.

All results of the Bray–Curtis distance are represented graphically as dendrograms on which boulder types are grouped (i.e., clustered) according to their similarity/dissimilarity values. Clusters group boulder categories with close variable composition.

Results

Preliminary study: experimental overturning

Before the boulders were overturned, cover rates of brown and red algae were respectively equal to 93% and 26% on average. In October 2010, three weeks after overturning, these rates dropped steeply while upper surfaces were colonized by a thin cover of *Enteromorpha* sp. (a mean of 27%). In January 2011, the cover rate of green opportunistic algae (*Ulva* sp. and *Enteromorpha* sp.) increased significantly and reached a mean of 93%. Rate of bare rock and cover rates of brown and red algae began to increase eight months after the overturning (spring 2011) while the cover of green opportunistic algae began to decrease. Consequently, two categories of

MBs can be distinguished inside one boulder field: MBs covered with fucoids and/or red algae (MBf-r) and MBs covered by green opportunistic algae (*Enteromorpha* sp. or *Ulva* sp.) (MBg) (Fig. 1). Results showed that it is possible to argue that green opportunistic algae dominance on the upper surfaces of MBs indicates their recent reversal while a high density of brown and/or red algae gives evidence of a distant or no overturning of MBs.

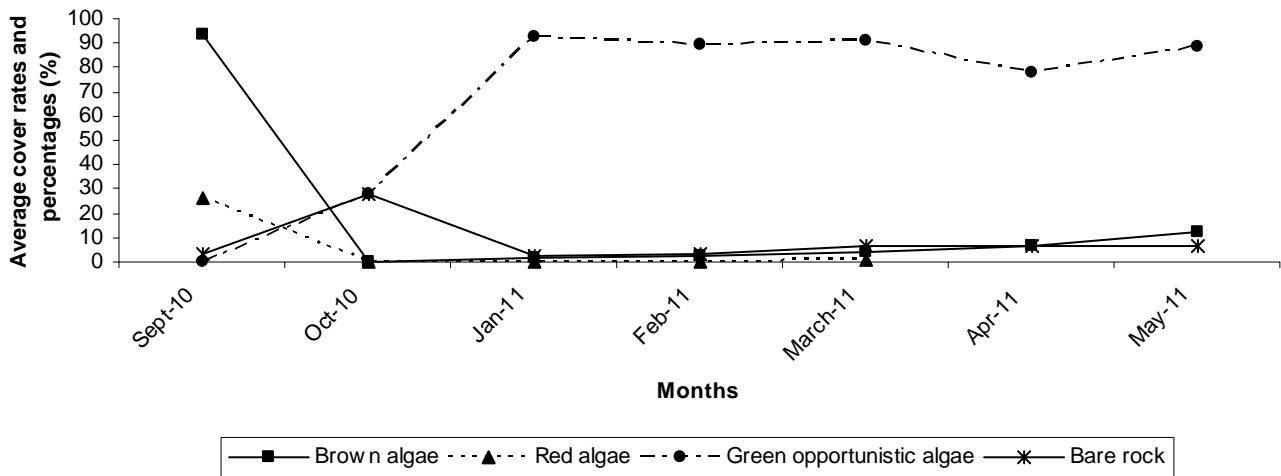


Fig. 3. Variations of average cover rates of brown, red and green opportunistic algae and average rate of bare rock between September 2010 and May 2011. Average cover rates and rate of bare rock were measured from upper surfaces of 10 boulders before and after their overturning.

Between-sites comparisons

The first between-PCA focusing on site effect and using variables of upper (Fig. 4a) and lower (Fig. 4b) FB surfaces was carried out. In the case of high similarity between communities of the four boulder fields, the four ellipses corresponding to the groups' sites defined by the Hellinger distance should be superposed on figures.

Axes F1 and F2 of the first between-PCA (Fig. 4a) express respectively an eigen value of 4.003 and 2.696 and explain about 85% of the total variation among the samples (Fig. 4 and table 3). This analysis, which uses variables of FB upper surfaces, shows no overlapping among the four ellipses. Each boulder field appears to have had a specific community structure on its upper surface. A second observation concerns the within-site variability from one boulder field to another: The lowest variability was observed for the UD boulder field and the highest for the HD boulder field. Among all the variables used, the variables with the highest relative contributions to the analysis are localized on the figure: colonial bryozoans and *Pomatoceros lamarckii* characterize the FB-HD; the cover rates of green opportunistic algae explain the axis F2 and characterize the FB-MD; and spirorbidae characterize the FB-LD and FD-UD boulder fields along axis F1.

The second between-PCA (Fig. 4b) based on FB lower surfaces expressed in the two first axes about 80% of the total variation among samples. A strong result is the opposition by the first axis F1 of the UD boulder field from the others (eigenvalue of 3.681). On the other hand, the axis F2 (eigenvalue of 1.458) separates the LD boulder field from the three others. Despite their high within-site variability, MD and HD showed strong similarities. High contributions of sponges and colonial ascidians cover rates and *Mytilus* spp. and *Calliostoma zizyphinum* densities characterized them. Other similarities were observed between some samples of HD and UD, with a strong contribution of spirorbidae. and *Cladophora* sp. As for upper surfaces, the highest within-site variability was observed for the HD boulder field.

According to the selected variables, this first step of analysis showed the strong variations among the four boulder fields, although they are located in the same region. Both upper and lower surface communities of the FBs had specific features by boulder field. The natural variability from one boulder field to another boulder field (site to site) prevented the use of between-sites comparisons to show the effects of a physical anthropogenic disturbance like hand-fishing on boulder fields. Thus, the development of a second approach based on within-site comparisons between MBs and FBs was required.

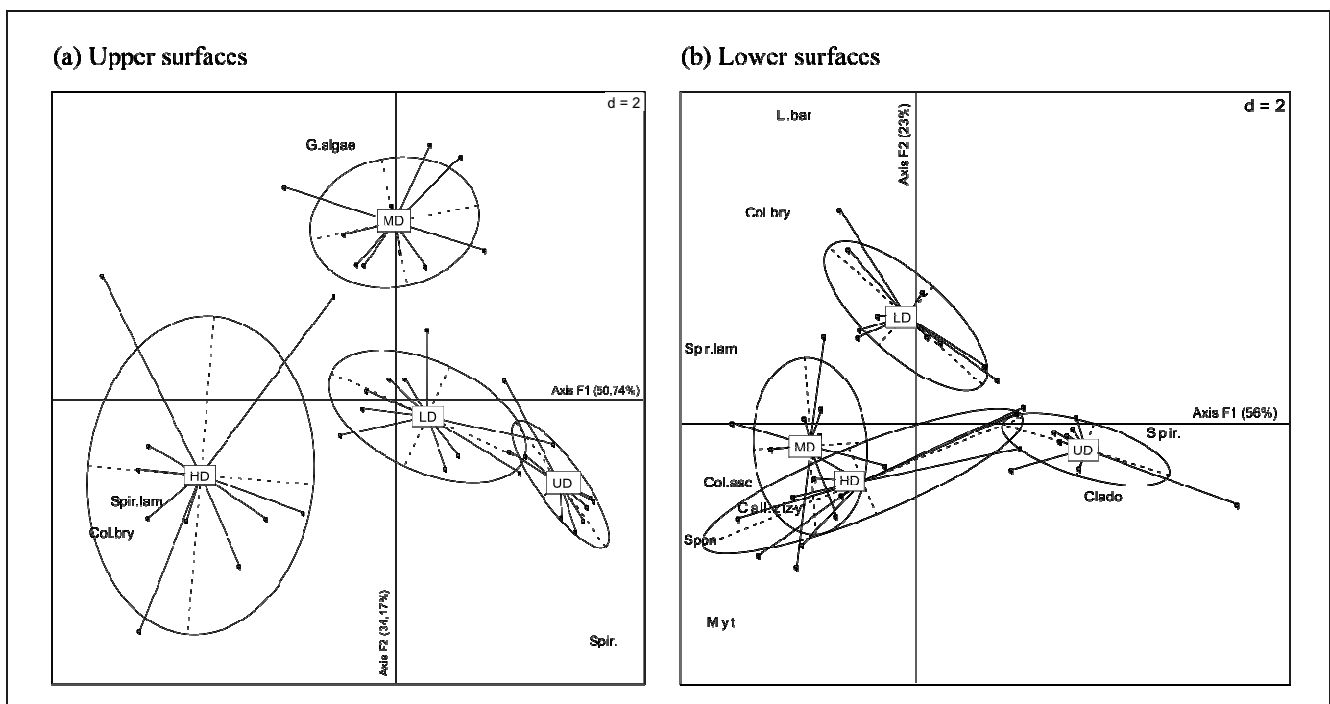


Fig. 4. Between principal component analyses comparing communities of the four boulder fields (each located on one site) on the basis of (a) variables of fixed boulders upper surfaces and (b) variables of fixed boulders lower surfaces. Ellipses correspond to the groups' sites defined by the Hellinger distance. UD: undisturbed boulder field; LD: low-disturbed boulder field; MD: moderately-disturbed boulder field and HD: highly-disturbed boulder field. Representation of variables with the highest relative contribution to the analysis: Spir: spirorbidae; Spir.lam: *Spirobranchus lamarckii*; Col.bry: colonial bryozoans; G.algae: Green algae; Spon: sponges; Col.asc: colonial ascidians; Call.zizy: *Calliostoma zizyphinum*; Myt: *Mytilus* spp.; Clado: *Cladophora* sp. and L.bar: Living barnacles.

Table 3. Numerical results of two between-PCAs for abundance variables and three axes. % var: percentage of variance.

Surfaces	Axis	Eigenvalues	% var
Upper surfaces	F1	4.003	50.74
	F2	2.696	34.17
	F3	1.191	15.09
Lower surfaces	F1	3.681	58
	F2	1.458	23
	F3	1.208	19.04

Within-site comparisons

We used within-site comparisons to evaluate communities of the MB and FB upper and lower surfaces. Between-PCA and measures of Bray-Curtis were successively applied among the three categories of boulders (FB, MBf-r, and MBg) for each boulder field, first on the upper surfaces and then on the lower surfaces.

Upper surfaces

The first between-PCA revealed a strong similarity between fauna-flora assemblages of MBf-r and FB in the UD boulder field (Fig. 5a). The measure of Bray-Curtis distance confirmed this observation a second time with a small value equal to 0.17 (Table 6). A difference in variability between samples was, however, observed between the two categories of boulders: MBf-r presented the highest variability, which may be explained by the difference in algae cover (type and rates) on their upper surfaces. Some boulders were dominated by red algae, others by brown algae, and some by bare rock and *Patella* spp., although they were not overturned. Cover rates of red, brown, and green opportunistic algae, solitary ascidians, and percentage of bare rock and densities of *Patella* sp., *Gibbula pennanti*, *Gibbula cineraria*, and spirorbidae were the variables that made the highest contributions to this analysis.

The category of MBg appeared at the LD site (Fig. 5b). The second between-PCA revealed assemblage differences between MBf-r and FB. Axis F1, which expresses 61.13% of the total variability among samples (Table 4), separates MBg at its negative part from FB at its positive part. The MBf-r category falls between them in the factorial plan. Green opportunistic algae and dead barnacles mainly characterized MBg. In contrast, FBs presented high rates of red algae, living barnacles, *Lithophyllum incrustans*, and *Nucella lapillus*, while MBf-r were associated with brown algae, sponges, colonial ascidians, *Asterina gibbosa*, or *Calliostoma zizyphinum*.

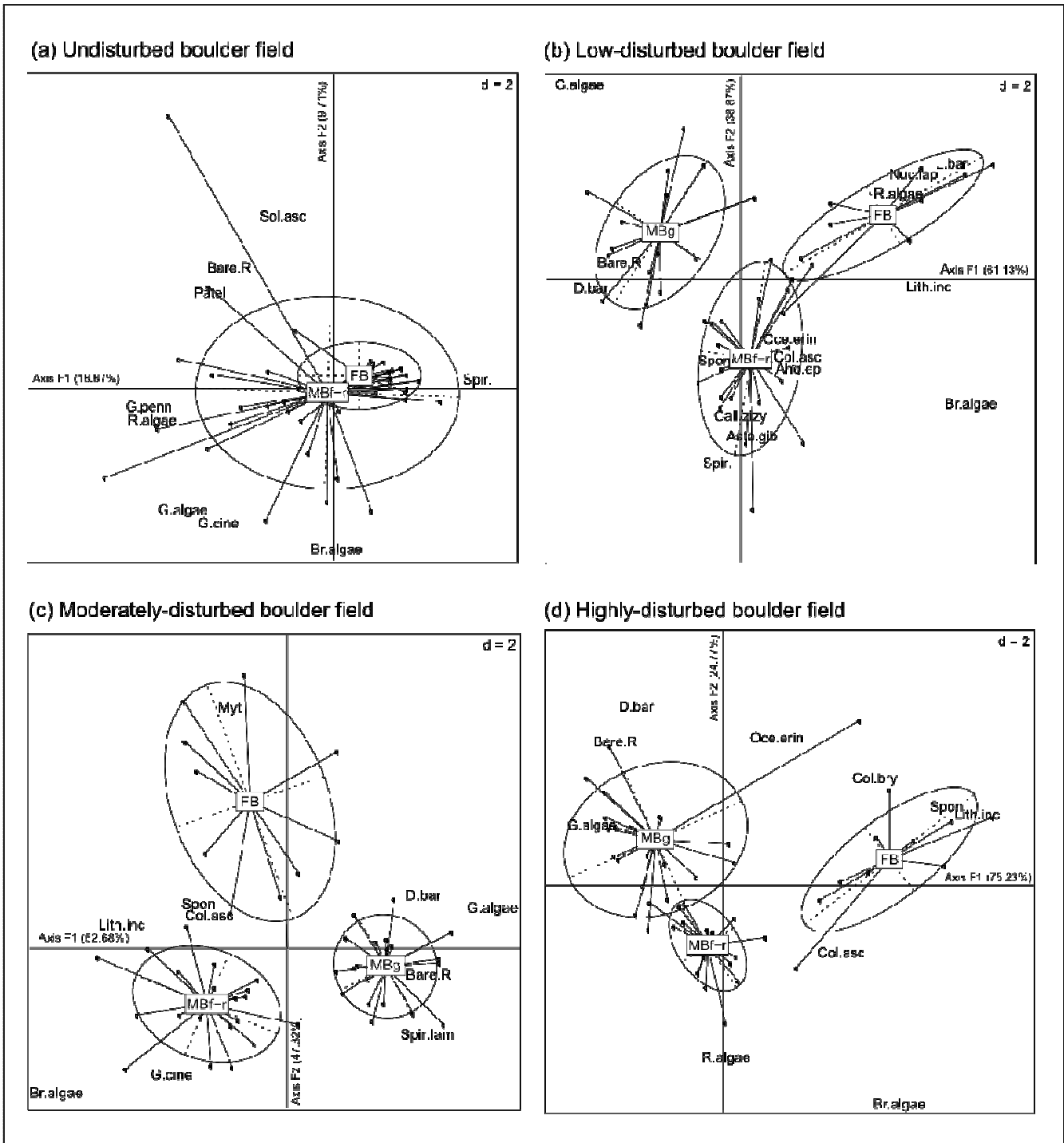


Fig. 5. Between principal component analyses comparing communities of three categories of boulders (MBf-r, MBg and FB) on the basis of their upper surfaces variables (cover rates, percentages, and densities) for: (a) the undisturbed boulder field, (b) the low-disturbed boulder field, (c) the moderately-disturbed boulder field, and (d) the highly-disturbed boulder field. Ellipses corresponded to the group's sites defined by the Hellinger distance. FBs: fixed boulders; MBf-r: mobile boulders covered with fucoids and red algae; MBg: mobile boulders covered with green opportunistic algae. Representation of variables with the highest relative contribution to the analyses: Sol.asc: solitary ascidians; Bare R: Bare rock; Patel: *Patella* spp.; G.penn: *Gibbula pennanti*; R.algae : Red algae; G.algae : Green opportunistic algae; G.cine: *Gibbula cineraria*; Br.algae: Brown algae; D.bar: Death barnacles; Spon: sponges; Call.zizy: *Calliostoma zizyphinum*; Aste.gib: *Asterina gibbosa*; Spir: spirorbidae; Oce.erin: *Ocenebra erinacea*; Col.asc: colonial ascidians; ano.ep: *Anomia ephippium*; Lith.inc: *Lithophyllum incrustans*; Nuc.lap: *Nucella lapillus*; L.bar: Living barnacles; Myt: *Mytilus* spp.; Spir.lam: *Spirobranchus lamarckii* and Col.bry: colonial bryozoans.

Table 4. Numerical results of four between-PCAs and for two axes. Each between-PCA was performed from cover rate and density variables of upper surfaces of mobile and fixed boulders at one site. % var: percentage of variance.

Site	Axis	Eigenvalues	% var
Undisturbed	F1	5.66	18.87
	F2	2.91	9.71
Low-disturbed	F1	2.32	61.13
	F2	1.47	38.87
Moderately-disturbed	F1	2.05	52.68
	F2	1.84	47.32
Highly-disturbed	F1	3.70	75.23
	F2	1.22	24.77

Dendrogram (Fig. 6a) and values of Bray-Curtis distance (Table 6) confirm previous observations with a small distance (0.31) between MBf-r and FB assemblages (grouped on dendrogram), an intermediate value (0.34) between MBf-r and MBg, and a higher distance (0.42) between MBg and FB. These results indicate that MBf-r and FB assemblages are close to each other while MBg present a different community structure.

In the MD boulder field analysis (Fig. 5c), axis F2 (47.32%) separates categories of MBs (MBg and MBf-r on the negative part) from those of FBs (on the positive part). Axis F1 (52.68%) dissociates MBg from MBf-r. As in the LD boulder field (Fig. 5b), MBg were characterized by high cover rates of green opportunistic algae, dead barnacles, and bare rock, and high densities of *Pomatoceros lamarckii*. In contrast, MBf-r were distinguished by brown algae, *Lithophyllum incrustans*, and mobile fauna such as *Gibbula cineraria*. FBs presented the highest variability with some samples dominated by *Mytilus* spp. (Table 7 and 8) and others characterized by the high rates of colonial fauna (sponges and colonial ascidians). The similarity between upper surface communities decreased progressively from MBf-r/MBg, MBf-r/FB, and MBg/FB (Bray-Curtis values respectively equal to 0.35, 0.37, and 0.41).

Differences between MB and FB upper surface communities were again observed in the HD boulder field with the last between-PCA analysis (Fig. 5d). Axes F1 and F2 explain 100% of the total variation among samples (Table 4), and axis F1 (75.23%) clearly separates communities of MB on the negative zone and FB on the positive zone. As in the previous analyses, cover rates of green opportunistic algae, dead barnacles, and a high percentage of bare rock characterized MBg, while brown and red algae, colonial ascidians and bryozoans, sponges, and *Lithophyllum incrustans* dominated the upper surfaces of FBs. In the factorial plan, upper surface communities of MBf-r were close to those of MBg. The dendrogram and the Bray-Curtis distance underline this similarity between these two categories of boulders with a small distance of 0.27. As for the MD boulder field, the similarity between upper surface communities decreased progressively from MBf-r/MBg (0.27), MBf-r/FB (0.29), and MBg/FB (0.44).

These analyses show some robust features for the upper surface community structure from the three categories of boulders in the four boulder fields. First, according to the results obtained from the between-PCA analyses, the following should be noted: The UD boulder field presents one group of samples that corresponds to the mix of MBf-r and FB upper surface communities (Fig. 5a); two groups of samples corresponding to the upper surface communities of MBg on the one hand and a mix of upper surface communities of MBf-r/FB on the other hand were distinguished on the LD boulder field (Fig. 5b); three distinct groups of samples were observed on the MD boulder field (Fig. 5c) (i.e., upper surface communities of MBg, MBf-r, and FB); and the HD boulder field (Fig. 5d) had two groups of samples consisting of upper surface communities of MBf-r/MBg on the one hand and upper surface communities of FB on the other.

Second, the Bray-Curtis values among the MBf-r, MBg, and FB upper surface communities closely followed the increasing gradient of disturbance. MBf-r and FB upper surface communities showed strong resemblances for the UD and LD boulder fields while MB and FB upper surface communities presented greater differences for the MD and HD boulder fields. In this last case, MBf-r and MBg upper surfaces displayed the greatest similarities between their community structures.

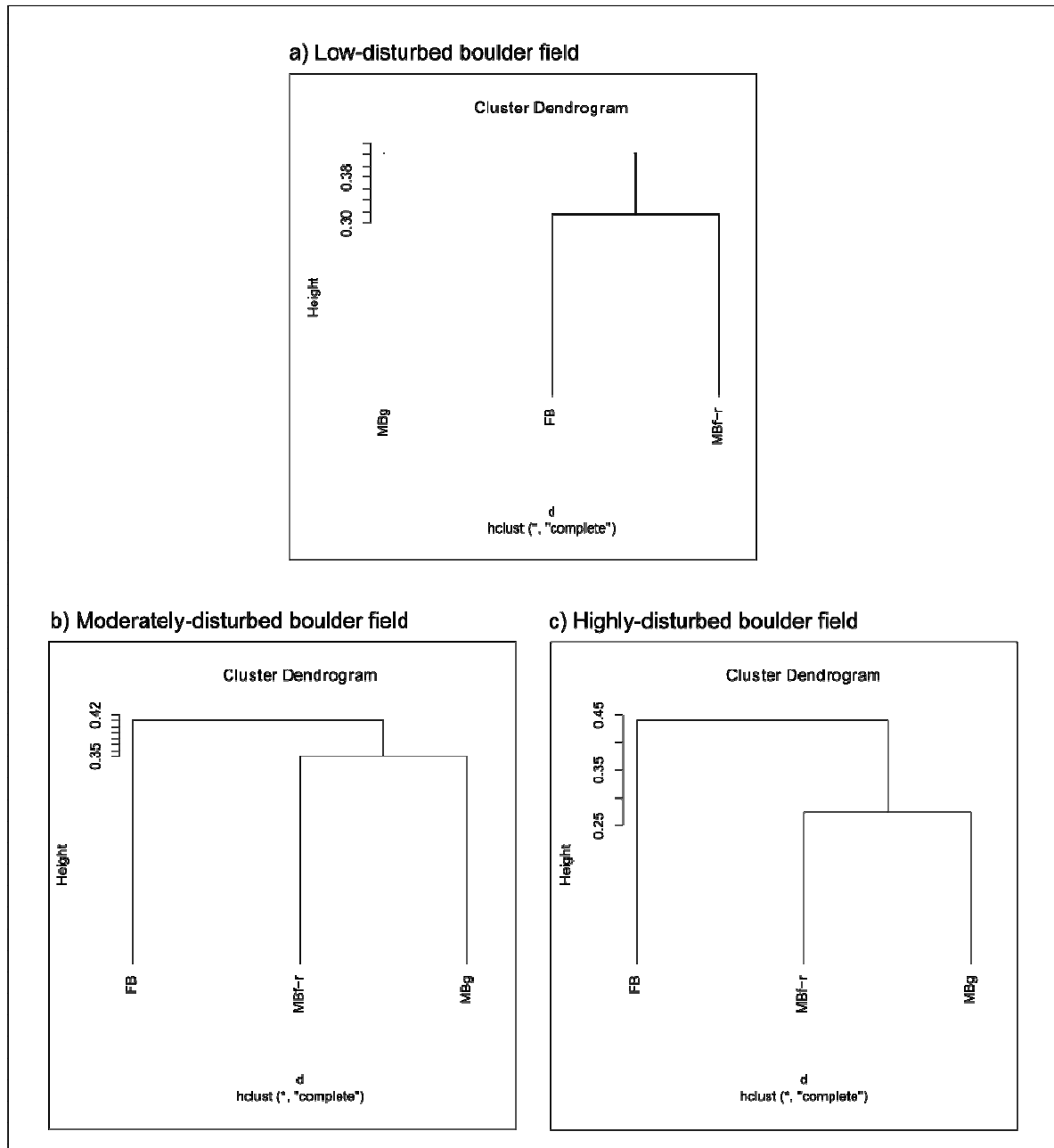


Fig. 6. Dendrograms resulting from an ascendant classification analysis with the use of the Bray-Curtis distance. Upper surfaces variables of fixed boulders (FBs), mobile boulders covered with fucoids and red algae (MBf-r) and mobile boulders covered with green opportunistic algae (MBg) were used, for a) low-disturbed boulder field, b) moderately-disturbed boulder field and c) highly-disturbed boulder field. Each dendrogram uses a Bray-Curtis distance matrix of $n = 2750$ data.

Lower surfaces

The same analyses (between-PCAs and measures of Bray-Curtis distance) were conducted on lower surface data in a second step.

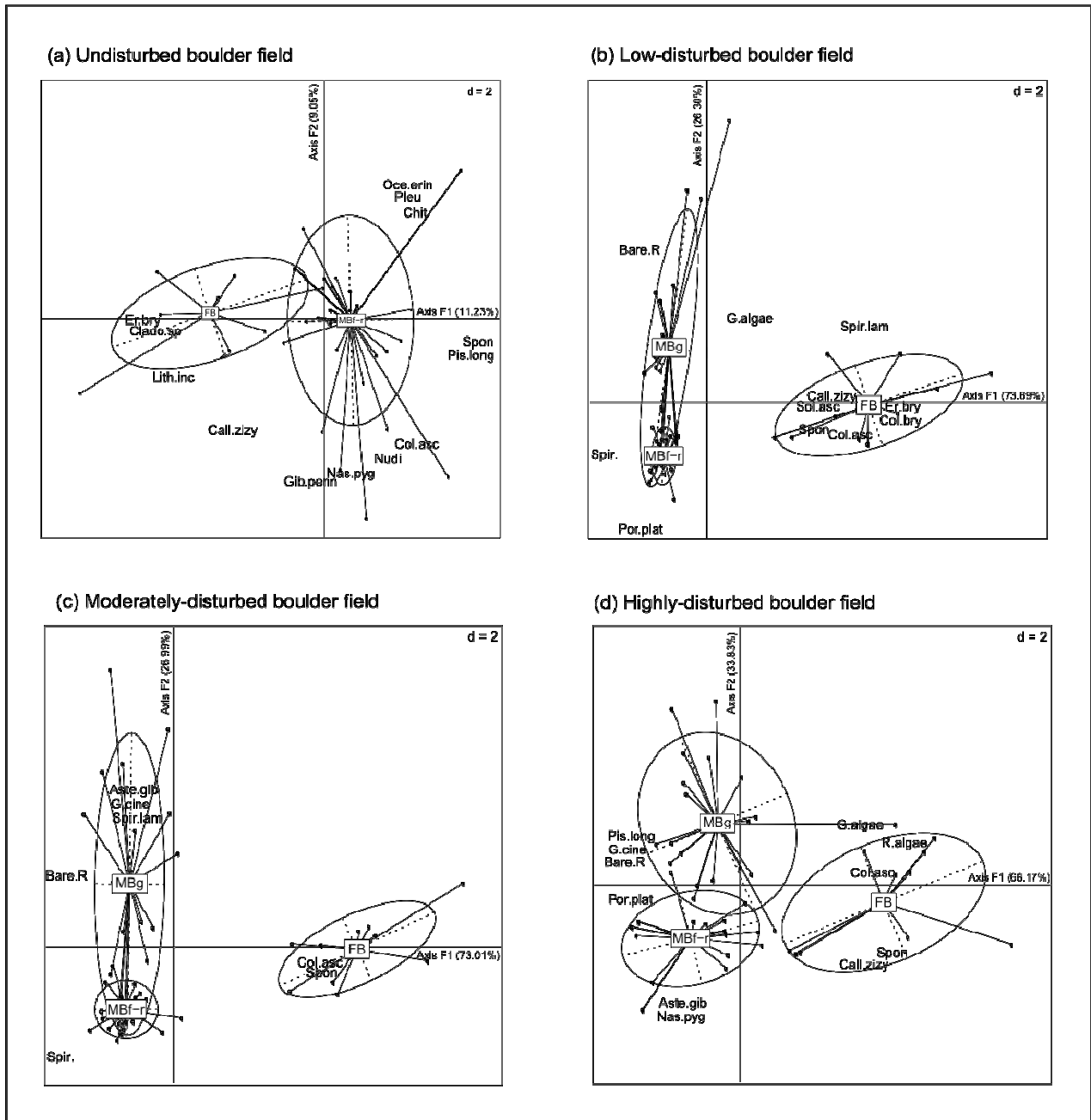


Fig. 7. Between principal component analyses comparing communities of three categories of boulders (MBf-r, MBg and FBs) on the basis of their lower surfaces variables (cover rates, percentages, and densities) for: (a) the undisturbed boulder field, (b) the low-disturbed boulder field, (c) the moderately-disturbed boulder field and (d) the highly-disturbed boulder field. Ellipses correspond to the groups' sites defined by the Hellinger distance. FBs: fixed boulders; MBf-r: mobile boulders covered by fucoids and/or red algae; MBg: mobile boulders covered by green opportunistic algae. Representation of variables with the highest relative contribution to the analyses: Er.bry: erected bryozoans; Clado: *Cladophora* sp.; Lith.inc: *Lithophyllum incrustans*; Call.zizy: *Calliostoma zizyphinum*; G.penn: *Gibbula pennanti*; Nas.pyg: *Nassarius pygmaeus*; Nudi: Nudibranchia; Col.asc: colonial ascidians; Pis.long: *Pisidia longicornis*; Spon: sponges; Bare R: Bare rock; Spir: spirorbidae; Por.plat: *Porcellana platycheles*; G.algae: Green opportunistic algae; Spir.lam: *Spirobranchus lamarekii*; Sol.asc: solitary ascidians; Col.bry: colonial bryozoans; Aste.gib: *Asterina gibbosa*; G.cine: *Gibbula cineraria* and R.algae: Red algae.

Table 5. Numerical results of four between-PCAs and for two axes. Each between-PCA was performed from cover rate and density variables of upper surfaces of mobile and fixed boulders at one site. % var: percentage of variance.

Site	Axis	Eigenvalues	% var
Undisturbed	F1	6.62	11.23
	F2	5.28	9.05
Low-disturbed	F1	5.52	73.69
	F2	1.97	26.30
Moderately-disturbed	F1	5.23	73.01
	F2	1.93	26.99
Highly-disturbed	F1	3.01	66.17
	F2	1.54	33.83

The first between-PCA (Fig. 7a) was based on the UD boulder field variables. Axis F1, which expressed 11.23% of the total variability among samples, separates the community structures of MBf-r and FB. Nevertheless, some samples of MBf-r appear on the negative part of this axis, where there are samples of FB. Thus, the analysis suggests that both categories of boulders presented some similarities. This observation was confirmed by the measure of the Bray-Curtis distance (Table 6), which indicated a small distance value of 0.15.

Regarding the LD boulder field (Fig. 7b), both categories of MBs (MBf-r and MBg) are clearly separated from FBs by axis F1 (73.69%). The positive part of F1 shows FB lower surfaces associated with colonial fauna such as sponges, bryozoans, and ascidians, erected bryozoans and solitary ascidians, and a high density of *Calliostoma zizyphinum*. On the negative part, MBf-r lower surfaces were characterized by spirorbidae and *Porcellana platycheles* and those of MBg by high surfaces of bare rock. Although these two categories of MBs are separated by axis F2 (26.30%), they remain close to each other. The dendrogram (Fig. 8a) and the Bray-Curtis distance measures (Table 6) confirm this observation with a value of 0.27 between MBf-r and MBg, while this value is 0.52 between MBg and FBs, and 0.63 between MBf-r and FB. Unlike the upper surfaces, the highest similarity was observed for MBg/MBf-r communities and the highest distance for MBf-r/FB communities.

Similar observations were noted for the MD and HD boulder fields (Fig. 7c, d and Fig. 8b, c). The Bray-Curtis values increased from MBf-r/MBg (0.29), MBg/FB (0.55), and MBf-r/FB (0.61) on the MD boulder field (Table 6). For the HD boulder field, these values varied from 0.18 (MBf-r/MBg), 0.36 (MBg/FB), and 0.39 (MBf-r/FB). Between-PCA confirmed these results for both boulder fields with a clear separation of MB and FB communities along axis F1. *Calliostoma zizyphinum* and colonial fauna (sponges and ascidians) characterized the lower surfaces of FB in both cases. MBg were dominated by bare rock and high densities of *Gibbula cineraria*, or by *Pomatoceros lamarckii* for the MB field. Many species of mobile fauna were found under MBs, such as *Pisidia longicornis* and *Porcellana platycheles* in the HD boulder field.

Unlike the within-site comparisons performed on the upper surface communities, the increasing gradient of disturbance was not really highlighted with lower surface communities. Whatever the boulder field observed, including the undisturbed boulder field, lower surface communities of FBs differed from those of MBf-r and MBg. These two categories of MBs presented more similarities between their community structures. Moreover, the LD and the MD boulder fields showed close patterns of distribution of the samples, and MBf-r had low within-site variability in both cases.

Table 6. Bray-Curtis test results for: undisturbed site, low-disturbed site, moderately-disturbed site and highly-disturbed site, and among the three categories of boulders: MBf-r: mobile boulders covered with fucoids and/or rhodophytae algae; MBg: mobile boulders dominated by green opportunistic algae; and FBs: fixed boulders.

Sites	UD	LD	MD	HD			
<i>Upper surfaces</i>							
	FB	FB	MBf-r	FB	MBf-r	FB	MBf-r
MBf-r	0.17	0.31		0.37		0.29	
MBg		0.42	0.34	0.41	0.35	0.44	0.27
<i>Lower surfaces</i>							
	FB	FB	MBf-r	FB	MBf-r	FB	MBf-r
MBf-r	0.15	0.63		0.61		0.39	
MBg		0.52	0.27	0.55	0.29	0.36	0.18

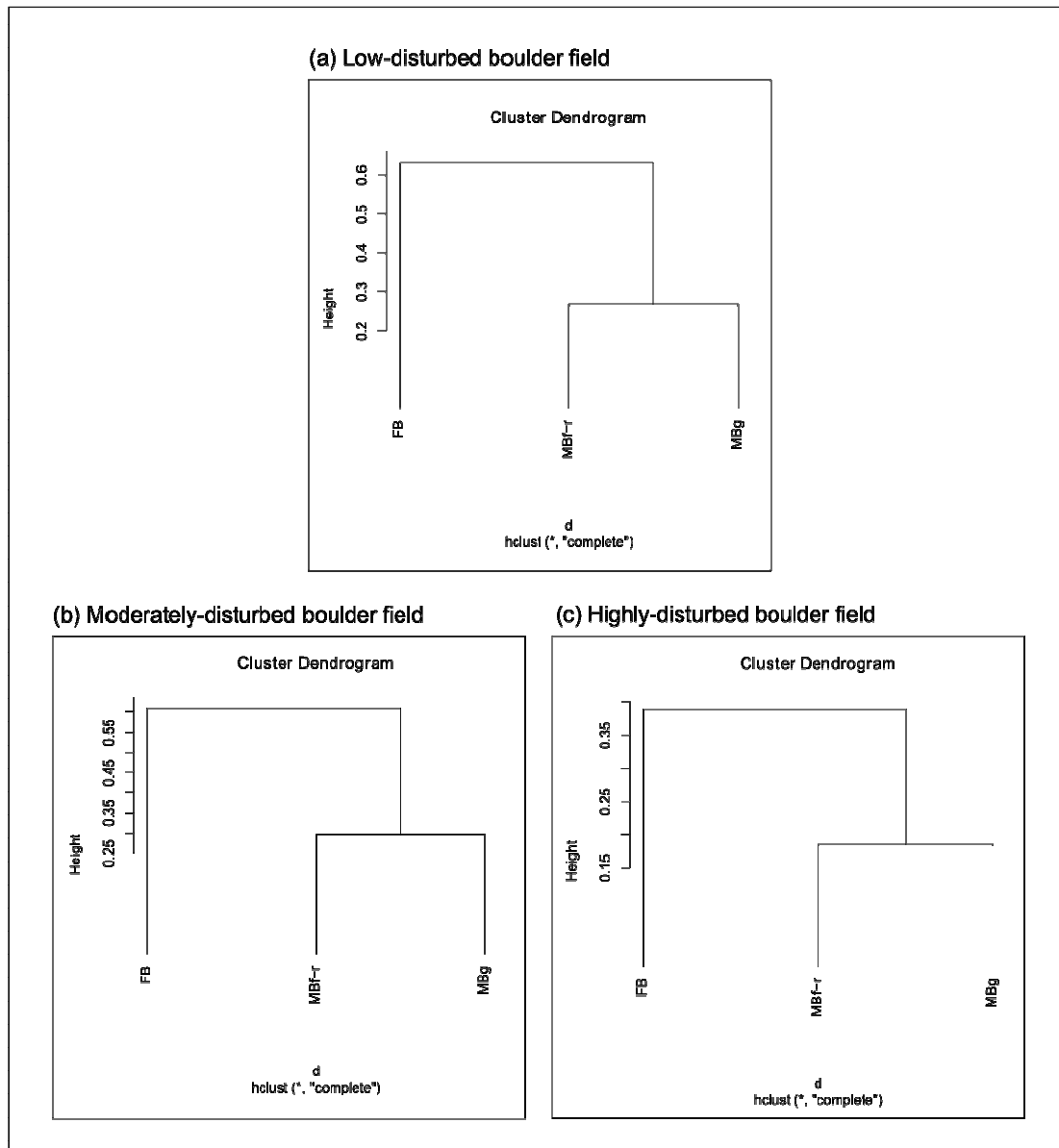


Fig. 8. Dendrograms resulting from an ascendant classification analysis with the use of the Bray-Curtis distance. Lower surface variables of fixed boulders (FBs), mobile boulders covered with fucoids and red algae (MBf-r) and mobile boulders covered with green opportunistic algae (MBg) were used, for (a) low-disturbed boulder field, (b) moderately-disturbed boulder field, and (c) highly-disturbed boulder field. Each dendrogram uses a Bray-Curtis distance matrix of $n=2750$ data.

Variables that responded more to the disturbance

One of the benefits of this study was the possibility of identifying the most sensitive variables to the disturbance. Because the observation of a boulder's upper surface (both MBs and FBs) seems to be more appropriate for detecting and quantifying the impact of overturning, only variables sampled on the upper surfaces were considered in the following evaluations.

Table 7. Mean values and standard errors for variables with a strong relative contribution to the between-PCAs based on MBf-r, MBg, and FB upper surface within-sites comparisons (Figure 5). Values are calculated from 20 samples of MBf-r, MBg, and FB upper surfaces for: (a) Undisturbed boulder field (UD) and (b) Low-disturbed boulder field (LD).

Variables	(a) UD				(b) LD					
	MBf-r		FB		MBf-r		MBg		FB	
	Mean	Standard error	Mean	Standard error	Mean	Standard error	Mean	Standard error	Mean	Standard error
Brown algae	72.63	8.45	63.7	11.44	80.75	4.48	5.15	1.43	66.00	8.39
Red algae	29.62	6.48	29.22	9.99	20.95	4.02	5.68	2.20	35.61	8.32
Green opportunistic algae	1.80	0.72	1.34	0.99	3.77	1.55	48.75	7.29	6.8	3.15
<i>Calliostoma zizyphinum</i>	0.05	0.05	0.00	0.00	0.15	0.11	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Gibbula cineraria</i>	1.45	0.35	1.80	0.65	1.00	0.24	0.65	0.22	0.20	0.13
<i>Gibbula pennanti</i>	2.35	0.65	1.00	0.47	3.40	0.97	1.85	0.65	7.60	2.36
<i>Nucella lapillus</i>	0.35	0.15	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.50	0.31
<i>Ocenebra erinacea</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	1.05	0.61	0.30	0.25	0.70	0.60
<i>Asterina gibbosa</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.35	0.15	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Patella</i> spp.	3.20	1.02	7.90	3.23	0.70	0.43	0.85	0.50	1.80	0.83
<i>Mytilus</i> spp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Lithophyllum incrustans</i>	24.62	5.54	22.70	6.69	20.95	5.73	4.10	2.49	37.00	8.28
Sponges	0.07	0.04	0.00	0.00	0.02	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00
Colonial ascidians	0.01	0.01	0.00	0.00	0.14	0.06	0.04	0.03	0.04	0.04
Solitary ascidians	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.02	0.00	0.00
<i>Anomia ephippium</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00
Living barnacles	0.00	0.00	0.00	0.00	4.17	2.62	1.86	1.31	41.01	10.81
Dead barnacles	0.00	0.00	0.00	0.00	1.31	0.67	2.11	0.85	0.04	0.04
Spirorbidae	3109	779.80	3550.45	1028.35	1194.12	393.23	364.40	195.73	224.32	153.63
<i>Spirobranchus lamarckii</i>	0.35	0.21	0.00	0.00	42.95	8.46	49.55	19.19	16.60	2.73
Bare rock	2.89	1.63	11.93	3.91	1.73	0.78	3.52	1.30	0.72	0.64

Table 8. Mean values and standard errors for variables with a strong relative contribution to the between-PCAs based on MBf-r, MBg, and FB upper surface within-sites comparisons (Figure 5). Values are calculated from 20 samples of MBf-r, MBg, and FB upper surfaces for: (a) Moderately-disturbed boulder field (MD) and (b) Highly disturbed-boulder field.

Variables	(a) MD						(b) HD					
	MBf-r		MBg		FB		MBf-r		MBg		FB	
	Mean	Standard error	Mean	Standard error	Mean	Standard error	Mean	Standard error	Mean	Standard error	Mean	Standard error
Brown algae	71.00	5.33	4.37	1.30	13.88	7.79	44.00	6.81	1.86	0.64	73.10	10.24
Red algae	12.22	3.01	5.85	1.79	33.59	7.01	29.07	6.03	5.18	1.74	10.21	4.56
Green opportunistic algae	6.93	1.87	43.80	8.51	12.43	2.81	7.67	1.73	9.74	3.17	2.00	0.73
<i>Calliostoma zizyphinum</i>	0.05	0.05	0.05	0.05	0.10	0.10	0.00	0.00	0.05	0.05	0.10	0.10
<i>Gibbula cineraria</i>	0.95	0.29	0.10	0.07	0.00	0.00	0.15	0.11	0.10	0.07	0.10	0.10
<i>Gibbula pennanti</i>	2.80	0.57	2.60	0.74	1.70	0.56	0.95	0.23	1.70	0.60	3.40	1.00
<i>Nucella lapillus</i>	0.05	0.05	0.00	0.00	0.20	0.13	0.00	0.00	0.10	0.07	0.50	0.40
<i>Ocenebra erinacea</i>	0.10	0.10	0.30	0.21	0.00	0.00	0.00	0.00	0.25	0.14	0.80	0.39
<i>Asterina gibbosa</i>	0.10	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.10	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Patella</i> spp.	0.45	0.18	0.55	0.18	0.10	0.10	1.70	0.64	2.40	0.67	2.00	1.12
<i>Mytilus</i> spp.	0.10	0.07	0.15	0.11	6.60	3.34	2.05	1.30	1.90	1.49	8.00	5.90
<i>Lithophyllum incrustans</i>	9.57	5.27	0.19	0.16	2.12	0.75	0.28	0.10	0.02	0.02	14.50	3.09
Sponges	0.315	0.29	0.00	0.00	0.20	0.12	0.17	0.08	0.09	0.07	1.94	0.45
Colonial ascidians	0.22	0.08	0.11	0.059	0.66	0.51	0.39	0.12	0.14	0.08	0.56	0.18
Solitary ascidians	0.04	0.03	0.05	0.03	0.24	0.20	0.20	0.07	0.17	0.10	1.06	0.88
<i>Anomia ephippium</i>	0.08	0.05	0.30	0.12	0.49	0.27	0.10	0.06	0.09	0.05	0.16	0.16
Living barnacles	15.69	3.64	5.44	1.02	13.88	5.80	33.72	3.98	25.18	6.63	12.61	3.25
Dead barnacles	0.21	0.07	3.71	2.99	0.78	0.46	1.01	0.34	5.36	1.88	0.85	0.25
Spirorbidae	72.96	34.18	102.45	69.38	0.00	0.00	0.00	0.00	2.40	1.94	0.00	0.00
<i>Spirobranchus lamarckii</i>	15.80	4.13	24.85	7.15	2.20	1.08	31.60	9.35	27.00	11.60	19.70	6.30
Bare rock	3.16	1.12	3.55	0.87	2.46	2.23	5.04	1.28	10.48	2.96	1.38	0.41

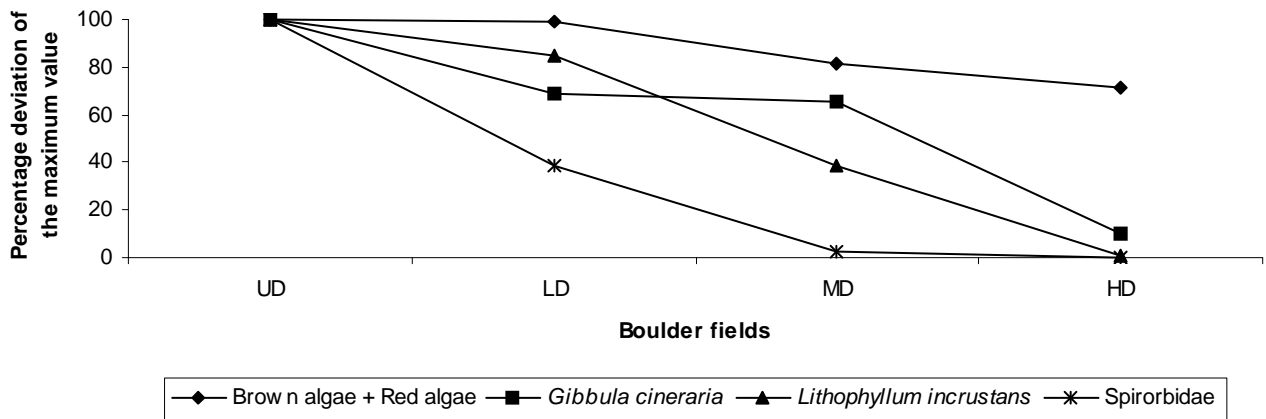
Tables 7 and 8 present means and standard errors of cover rates, densities, and rate of bare rock calculated from 20 samples of upper surfaces for each boulder's category (MBf-r, MBg, and FB) and inside each boulder field (UD, LD, MD, HD). Among all variables sampled, some presented average cover rates, densities, or percentages that increased or, conversely, decreased with the gradient of disturbance. Others showed variations that did not seem related to the effects of disturbance but corresponded more to natural variations.

The evolution of variables along the increasing gradient of disturbance is represented in Figures 9 and 10. To minimize scale differences, average cover rates, densities, and rate of bare rock are reported in these figures as a percentage deviation of the maximum value. The latter corresponds to a percentage of 100%.

Figure 9 presents variables that decreased with the increasing gradient of disturbance. Average cover rates of brown + red algae and *Lithophyllum incrustans* and average densities of *Gibbula cineraria* and spirorbidae decreased both on MBf-r and MBg upper surfaces along the gradient of disturbance. On MBg upper surfaces, the average cover rate of green opportunistic algae (*Ulva* sp., *Enteromorpha* sp.) was also involved in this evolutionary trend (Fig. 9b). The most dramatic decrease from one boulder field to another was observed in both cases for spirorbidae and *Lithophyllum incrustans*. Their means respectively varied from 3109 and 24.6% on MBf-r-UD to 0 and 0.28% on MBf-r-HD and from 364 and 4.1% on MBg-LD to 2.4 and 0.02% on MBg-HD (Table 7 and 8). At the HD boulder field scale, *Gibbula cineraria* and green opportunistic algae also presented low average values (Table 8). The decrease of brown + red algae cover rates was less pronounced, from 102.2% on MBf-r-UD to 73.1% on MBf-r-HD and from 10.8% on MBg-LD to 7% on MBg-HD (Tables 7 and 8).

Figure 10 concerns variables that increased with the increasing gradient of disturbance. Colonial ascidians, solitary ascidians, living barnacles, and bare rock corresponded to the four variables whose average cover rates or rate for bare rock increased with the gradient of disturbance in both categories of MB (MBf-r and MBg upper surfaces). Only the average rate of bare rock did not exactly follow the gradient with a higher value on MBf-r-UD upper surfaces (mean of 2.89%, Table 7) compared to MBf-r-LD (mean of 1.73%, Table 7). On MBf-r upper surfaces, cover rates of green opportunistic algae and *Anomia ephippium* were also involved in this increase. The cover rate of solitary ascidians began to increase from the MD boulder field, and MBg upper surfaces also presented an increase of dead barnacle cover rate.

a) MBf-r upper surfaces



b) MBg upper surfaces

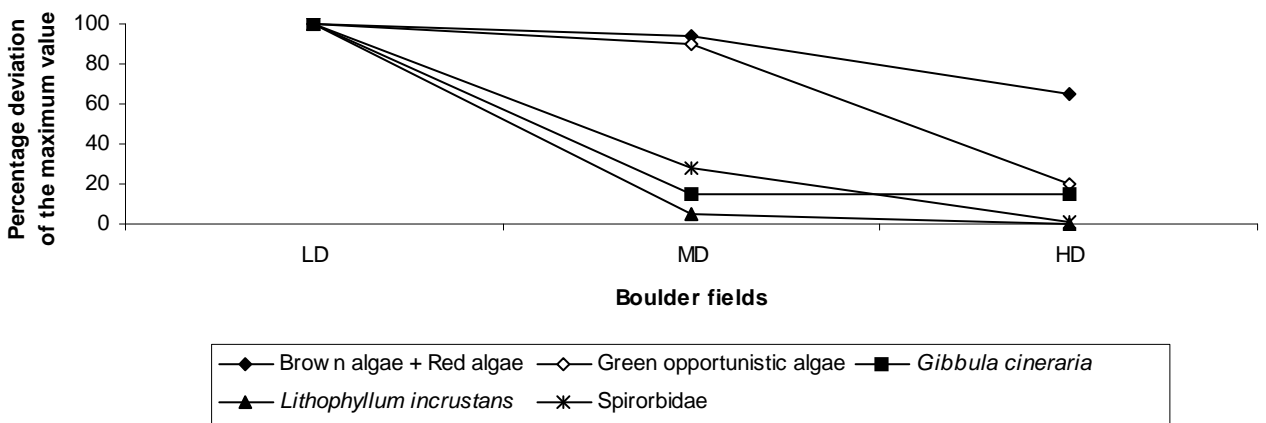


Fig. 9. Variables whose average cover rate or average density decreased with the increasing gradient of disturbance: a) for the MBf-r upper surfaces from the UD boulder field to the HD boulder field; b) for the MBg upper surfaces from the LD boulder field to the HD boulder field.

In both cases, the high increase was observed for an average cover rate of living barnacles (from 0 to 33.73% on MBf-r upper surfaces, and from 1.87% to 25.18% on MBg upper surfaces; [Table 7 and 8](#)). The increase in green opportunistic algae was also significant on MBf-r upper surfaces (average cover rate equal to 1.80% on MBf-r-UD and to 7.68% on MBf-r-HD; [Tables 7 and 8](#)), and the average rate of bare rock greater on the MBg upper surfaces (from 3.53% on MBg-LD to 10.49% on MBg-HD; [Tables 7 and 8](#)).

Discussion

This study showed that the overturning of boulders by humans to catch crabs or abalones affects the upper and lower surface communities on the boulders. The assessment of this physical disturbance on communities and the choice of an appropriate reference situation were tested at three spatial scales: a macro-scale (i.e., between-sites comparisons) with the use of one undisturbed boulder field as the reference situation; a meso-scale (i.e., within-site comparisons) with the use of FBs as the reference situation; and a micro-scale (i.e., within-site comparisons) with the use of upper surfaces of FBs as the reference situation.

The immediate recovery of hard substratum by ephemeral algae after a natural or anthropogenic physical disturbance that liberates space has already been demonstrated by previous studies: after the overturning of a natural or experimental boulder by waves (Littler and Littler, 1984; Sousa, 1979a,b), after the impact of trampling (Fletcher and Frid, 1996; Silbernagel, 2008), or after the use of high-pressure water jets during the cleaning operation of an oil spill (e.g., Hawkins et al., 1994; Smith, 1968; Southward and Southward, 1978). Because small boulders are more likely to be overturned by waves, FBs remain stable and some boulders with moderate or large size are more attractive than others for hand-fishermen; thus, boulder fields are a mosaic of successional stages.

The monitoring of an anthropogenic and physical disturbance and the context of the Water Framework Directive

The implementation of the WFD to achieve a “good ecological status” for all waters by 2015 was an opportunity for many authors to focus on this issue. The eutrophication and contamination of water bodies by heavy metals or sewage are conventionally assessed with between-sites comparisons along an increasing gradient of disturbance and an undisturbed site as a reference situation (Borja et al., 2007; Dauvin, 2007; Mangialajo et al., 2007; Neto et al., 2011). This choice may indeed be relevant for assessing chemical or organic disturbances that are relatively diffuse and can affect water body communities over many kilometers. However, with this approach, an inescapable step is to be sure that there is not too much natural variability from one site to another that could mask the variations induced in the community structures by the disturbance factor being tested. Physicochemical data are also required to establish properly the gradient of disturbance and the selection of the reference site.

To assess the effects of hand-fishing activity on boulder fields, the first approach tested in this study was that conventionally used in the WFD. The choice of an undisturbed boulder field as the reference situation and for between-sites comparisons along an increasing gradient of hand-fishing activity is discussed first.

Observation at a macro-scale: between-sites comparisons and the undisturbed boulder field as the reference situation

Despite the selection of four sheltered boulder fields located at the same level of the shore and in a small biogeographical sector of the north of Brittany, first between-sites comparisons based on the data set of FBs showed a natural spatial variability between fauna-flora assemblage structure from one boulder field to another. This result was found both from the upper and lower surface variables of FBs. At a broad scale, the spatial and temporal variability of these assemblages is often considered to be similar to that of the intertidal rock platforms located at the same level of shore (Chapman, 2002a). It is frequently linked to the availability of species (e.g., Bustamante and Branch, 1996), the variability of environmental factors such as exposure to waves (Menge, 1976), and the biological interactions such as predation or competition (Menge, 1978a,b). Nevertheless, many studies have shown that intertidal rocky organisms are extremely patchily distributed at a range of spatial scales (Dayton, 1971; Paine, 1966; Sousa, 1979a,b). Among sites (macro-scale) or among the same habitats within a site (meso-scale), patterns of this distribution may be related to the existence of microhabitats (i.e., it depends of their number and types) (e.g., Crowe, 1996; Le Hir and Hily, 2005); micro-environmental gradients of temperature, light, or salinity (especially at the microhabitat-scale at the lower surfaces of boulders, overhangs, cavities, or rock pools; Menge and Branch, 2001); behavior of species (e.g., Chapman and Underwood, 1994); recruitment (e.g., Chapman and Underwood, 1998; Grosberg, 1982); and competition for space (e.g., Branch et al., 1992; Hawkins et al., 1992).

The spatial variability observed between community structures of FB can manifest in different ways, including the presence, absence, or dominance of species or groups of species. The insularity of the UD boulder field (Ile aux Moines) can also explain the high distance between this boulder field relative to the three others in the factorial plan of the two first between-PCA analyses. This factor is likely to play a role in the occurrence or dominance of some organisms such as spirorbidae and *Cladophora* sp. highly present on FB upper and lower surfaces.

Further, the differences existing in the physical structure of cavities or overhangs of FB are likely to cause large variations in fauna assemblages at the meso- and small spatial scales. Although the selection of the 10 FBs was performed at the same level for each boulder field and, therefore, approximately at the same level of the shore from one boulder field to another, their cavities or overhangs may differ in terms of global area, depth, and roughness. The very large and deep overhangs provide high humidity and low light conditions favorable to the establishment of a fixed and encrusting fauna such as sponges, colonial and solitary ascidians, and erected and colonial bryozoans. In contrast, the small overhangs are mainly colonized by bryozoans, spirorbidae, barnacles, and encrusting algae.

From the results obtained, we can argue that the detection and quantification of the physical disturbance induced by overturning a boulder cannot be performed with the use of between-sites comparisons and an undisturbed site (i.e., the conventional approach used in the context of WFD). The selection of a reference boulder field is impossible because of the spatial and natural variability of the FB community structure observed at the macro-scale.

Observation at the meso-scale: within-site comparisons and FBs as reference situations

From the analysis of the variability of the species composition observed for MBf-r, MBg, and FB upper surfaces of each boulder field, we identified the variables that were most sensitive to the overturning of boulders: when overturning by hand-fishermen is absent or low at the scale of a boulder field, the MBf-r presents an upper surface very similar to that of the FB, which remains undisturbed regardless of the hand-fishing activity. The latter are mainly covered by the late successional red and brown erected and encrusting algae. In the low eulittoral boulder fields of Brittany, *Mastocarpus stellatus*, *Fucus serratus*, *Himantalia elongata*, *Bifurcaria bifurcata*, and *Lithophyllum incrustans* are the dominant macroalgae of MBf-r and FB upper surfaces. Among and under these dense algal covers, the community is mainly composed of fixed and mobile organisms of mollusks, echinoderms, barnacles, and a high abundance of spirorbidae, leaving little open space.

In contrast, the community structure of MBf-r upper surfaces stands out sharply from that of the MBg. At the scale of the LD boulder field, the MBs are seldom overturned. The MBg consists therefore of boulders that have been recently and probably only once overturned by hand-fishermen during one low tide. Immediately after the overturning, the newly upper surfaces of these boulders were almost entirely bare and/or covered by a colonial and fixed fauna previously attributed to the lower surfaces. After a few weeks, upper surfaces were

colonized by green opportunistic algae (*Ulva* sp. and *Enteromorpha* sp.), resulting in a dominant early successional community.

On the other hand, when the frequency of overturning is moderate to high (i.e., hand-fishing conditions in the MD and HD boulder fields), the community structures of MBg and MBf-r upper surfaces are more similar to each other. In this hand-fishing context, all MBs are likely to be overturned. Unlike those of the UD and LD boulder fields, most MBf-r of the MD and HD boulder fields correspond to boulders that were overturned a few months ago. As a consequence, their upper surfaces are covered by a mixture of early, middle, and late successional species. Their algal covers are usually sparse and scattered, with a high level of open space. In some cases, it is also difficult to separate this MB category from that of MBg. This is especially true for the HD boulder field, which presents some MBf-r and MBg with very low differences in community structure (i.e., the dominance in brown, red, and green opportunistic algae on the upper surfaces is not clear). In this case, the upper surfaces are partially covered by green and red opportunistic algae (*Ulva* sp., *Enteromorpha* sp., *Caulacanthus ustulatus*) mixed with some small and perennial red and brown algae in their first stages of recolonization. Under this scattered cover of algae, high numbers of *Pomatoceros lamarckii*, living and dead barnacles, some tracks of colonial and solitary ascidians, and above all large patches of bare rock can be observed. At the scale of this boulder field, only the very recently overturned boulders can be quickly distinguished from others; their upper surfaces are still covered by the colonial and fixed fauna previously developed on the lower surface. Finally, the few MBs that are still dominated by high cover of brown and red algae are all located in the lowest level of the boulder field. The emersion of this level occurs exceptionally during spring tides that correspond to the MBs located at this level as a natural “protection” against hand-fishing activity.

From these results, we can argue that the more frequently boulder overturning occurs, the more the upper surfaces of MBs lose their original community structure and deviate from that of the upper surfaces of FBs in a single boulder field.

Very different results were observed with within-site comparisons based on the lower surfaces of MB and FB. A higher similarity was systematically observed between the community structures MBg and MBf-r, regardless of the level of disturbance applied to the boulder field. At the scale of the UD boulder field, some differences between the communities of MBf-r and FB were also observed.

At the start of the study, we hypothesized that the contact of MB lower surfaces with an underlying substratum could be a natural bias in the within-site comparisons with the FB lower surfaces (i.e., not disturbed by an apposition on the substratum). Therefore, all cover rate data collected from the lower surfaces of MBs

were referred to 100% by using the percentage of contact with the substratum. In fact, the percentage of contact of MB with the substratum depended largely on the type of underlying substrate observed. Although the four boulder fields selected had roughly the same physical structure (i.e., boulders on heterogeneous sediments) some small differences in the composition of their underlying substratum may have been present. Indeed, Le Hir and Hily (2005) identified three spatial levels of habitat structure along the Brittany coast (Fig. 11): i) at the lowest level of spatial organization, eight “microhabitats” can be observed; ii) at a middle level, the existence of three “habitats” combining previous microhabitats has been demonstrated (open rock, protected rock, and sediment); and iii) the uppermost level finally can be defined by three categories of “macrohabitats” corresponding either to boulders on boulders, or boulders on bedrock, or boulders on sediment. Their results showed that the level of species richness increased with the level of the structure complexity. Thus, each category of “microhabitats,” “habitats,” or “macrohabitats” is defined by a specific assemblage of species, and a high biodiversity is observed for the “boulders on boulders” category.

In our study, the level of complexity of each boulder field was not assessed as precisely. Small differences at the microhabitat or habitat level can consequently cause small spatial variability of fauna and flora assemblages between MBs of each category. Furthermore, it appears that the transformation of data expressed in cover rates was not sufficient to achieve the high percentages of sponges, ascidians, and bryozoans usually observed on overhang surfaces. The growth of these organisms requires space and stable environmental conditions (low light, high humidity, stable temperature). Most overhangs located at the lowest level of the shore provide these conditions. In contrast, these environmental factors were observed only under MBf-r with a large size that were never overturned.

From our results and analyses, we can argue that for a single boulder field and in the absence of human disturbance by hand-fishing activity, the same species or species groups are found on the lower surfaces of MBs and FBs but with high differences in densities and cover rates and, consequently, in dominant assemblages. Colonial, encrusting, and fixed fauna are usually dominant on FB overhangs. On the other hand, the mobile fauna such as *Porcellana platycheles*, *Pisidia longicornis*, and *Gibbula* spp. are seldom observed at this level.

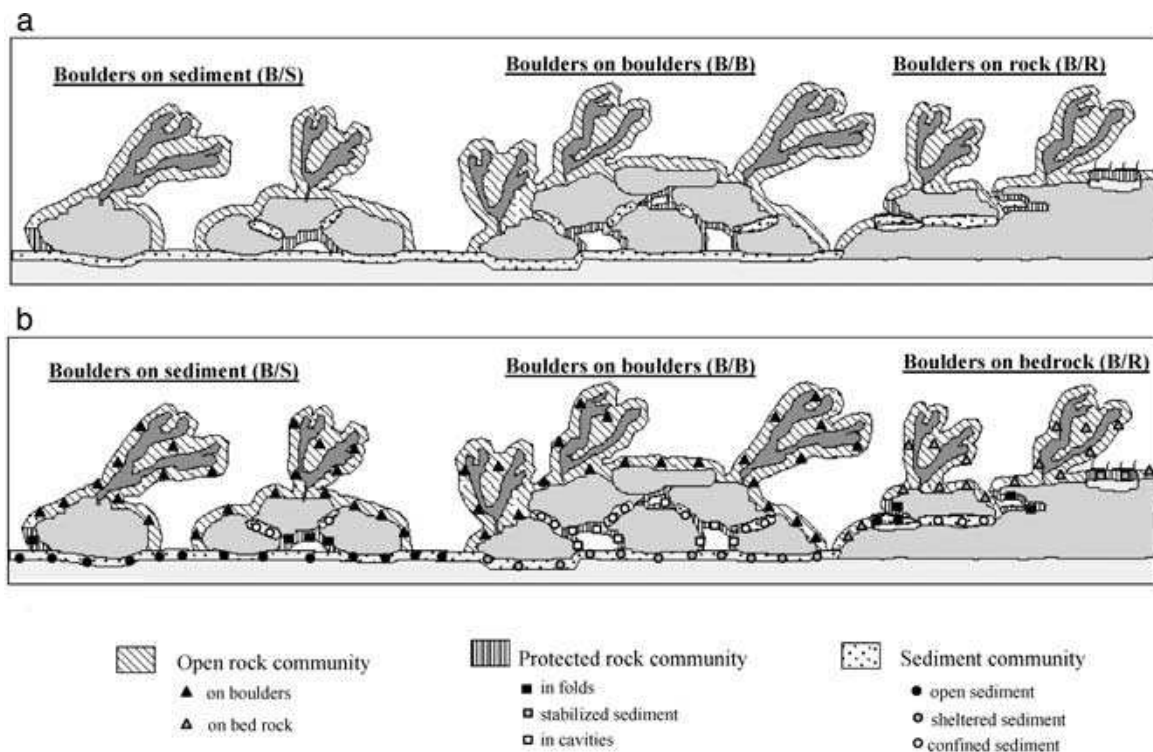


Fig. 11. Schematic representation of (a) the three communities of the boulder field and (b) the subcommunities identified (Le Hir and Hily, 2005).

The choice of a micro-scale for assessing the effects of boulder overturning by hand-fishermen: within-site comparisons and upper surfaces of FBs as the reference situation

Our results show that the assessment of the impact of boulder overturning is not pertinent at a macro-scale (i.e., an undisturbed boulder field and with between-sites comparisons). The spatial variations of boulder field communities may be very large at a broad scale (Chapman, 2002a; Londono-cruz and Tokeshi, 2007) and depend mainly on the architectural structure of habitats (Le Hir and Hily, 2005) and the existence of local natural disturbances (McGuinness, 1987; Sousa, 1979a,b). As a consequence, the new control–impact design model proposed in this study uses within-site comparisons: the community structure of MBs (which can be overturned) was compared to one of the nearest undisturbed FBs (which cannot be overturned) for a single boulder field (i.e., meso-scale observation). The observation of variables sampled on MB and FB upper and lower surfaces showed that only the use of upper surface communities appears to be significant for detecting the intensity of boulder overturning by hand-fishermen. Along the increasing gradient of disturbance (i.e., the frequency of boulder

overturning related to the average number of hand-fishermen), a significant increase in the percentage of bare rock, living barnacles, and colonial and solitary ascidians was observed both on MBf-r and MBg upper surfaces.

In contrast, perennial brown and red algae, *Lithophyllum incrustans*, spirorbidae, and *Gibbula cineraria* showed a decrease in their cover rates and densities. The cover rate of green opportunistic algae presented different variations according to the category of MBs observed. On the MBf-r upper surfaces, this cover rate increased with the gradient of disturbance. In contrast, it decreased on the MBg upper surfaces. In fact, when the MBg corresponded to very frequently overturned boulders (e.g., several times per spring tide), the recolonization of their upper surfaces by macroalgae was often interrupted and the level of open space consequently high (Table 8). Some similar observations were previously described by Sousa (1979) and McGuinness (1987a, b). High cover rates of *Ulva* sp. and barnacles were observed on the top of boulders frequently overturned by wave actions (i.e., small MBs), and seldom overturned boulders (i.e., MBs of moderate to large size) showed a dominance of perennial and thick red and brown algae cover.

In our study, 10 variables sampled on the upper surfaces had a high sensibility to boulder overturning and followed the gradient of disturbance. In the future, we reasonably could envisage the monitoring of boulder overturning by hand-fishermen using an indicator of disturbance that integrates these variables.

One of the main results of this study is the identification of an appropriate observation scale (i.e., micro-scale observation), appropriate variables, and appropriate reference situations (i.e., upper surfaces of FBs in a single boulder field) for the detection of the physical and anthropogenic disturbance studied. This control model can be compared to the control plots conventionally used for experimental studies, which assess the effects of trampling on intertidal rocky habitats (e.g., Fletcher and Frid, 1996; Huff, 2011; Schiel and Taylor, 1999). The main difference is that rock platforms are physically stable and cannot be overturned as boulders can under anthropogenic disturbances or wave action. Further, although control plots are relevant in an experimental study where most natural and anthropogenic parameters are controlled in a fixed area, that is not always the case in an “uncontrolled” study such as ours. In their study, Chapman and Underwood (1996), who assessed impacts of boulder overturning on mobile and sessile lower surface fauna during sampling biota, also highlighted the difficulty of selecting a proper reference situation. Their reference situation corresponded to undisturbed boulders not previously sampled. As for our study, it was also the nearest undisturbed habitat inside a single boulder field (meso-scale observation). However, the relevance of their reference situation raises questions because it also corresponded to MBs, which can be naturally overturned or moved by wave action. For assessments of physical and anthropogenic impacts on marine habitats and their communities, we consequently

recommend a reference situation and an observation scale in accordance with the surface of the habitat affected and that is as stable as possible regardless of natural disturbances.

Acknowledgments

We thank the VivArmor Nature Association for providing us with data on the hand-fishermen numbers for each site studied, and especially F. Delisle, A. Sturbois, and J. Allain, who assisted us in the field.

2.3. Détection et quantification de la pression de pêche à pied sur l'habitat « champ de blocs » : la recherche d'un indicateur de qualité écologique

La mise au point d'un indicateur capable d'évaluer *l'état écologique* de l'habitat « champ de blocs » répond à une demande forte des gestionnaires. Dans ce contexte, nous avons opté pour le développement d'un *indicateur de type SMART*, soit « Simple, Mesurable, Achievable, Realistic, and Time limited indicator » (Dauvin 2007). La future utilisation de l'indice par les agents et gestionnaires d'espaces protégés sera en effet favorisée s'il comprend un petit nombre de descripteurs biotiques et abiotiques rapidement et facilement identifiables sur le terrain.

Par conséquent, seules les espèces qui répondent le plus à la perturbation « retournement des blocs » seront intégrées dans l'indicateur. Les paramètres environnementaux susceptibles de constituer un biais dans la détection et la mesure de la perturbation seront également pris en compte.

Cette sélection est progressive et nécessite au préalable de bien connaître la communauté faune/flore de l'habitat (environ 90 variables échantillonnées par bloc observé). Elle requiert également un certain nombre d'observations de terrain à différentes échelles (échelle champ de blocs, bloc, faces supérieures, faces inférieures) et l'application d'analyses statistiques détaillées ci-après.

2.3.1. Comparaison des assemblages faune/flore des faces supérieures de blocs mobiles et fixés

L'existence d'une *variabilité naturelle* « *inter-champs de blocs* » a été démontrée à travers les précédents résultats (point 2.2.). Ainsi, le choix d'une « macro-échelle » d'observation des communautés et la sélection d'un champ de blocs de référence ne constituent pas une approche pertinente pour détecter et quantifier la fréquence de retournement des blocs à l'échelle d'un champ de blocs.

Nous avons aussi rappelé la *complexité architecturale* de l'habitat, source de variabilités spatiales à méso et micro-échelles. Cela est particulièrement vrai pour la composition en espèces des faces inférieures de blocs, en contact direct avec le substrat sous-jacent.

Cependant, tous les champs de blocs ne présentent pas le même niveau de complexité. Cette dernière est dépendante du *nombre et des catégories de microhabitats* rencontrés à l'échelle de l'habitat.

Ces paramètres structuraux varient avec le type de substrat dominant observé sous chaque bloc mobile, en fonction du degré d'accolement « *faces inférieures de blocs – substrat sous jacent* », de la taille dominante des blocs à l'échelle de l'habitat, de leur nombre et, enfin, de leur mode de répartition les uns par rapport aux autres (accolés, dispersés, amoncelés les uns sur les autres).

En *l'absence de perturbation par la pêche à pied*, les précédents résultats ont aussi montré que les assemblages des faces supérieures de blocs mobiles présentent *une faible variabilité intra-site* et sont *globalement similaires à ceux des faces supérieures de blocs fixés* (i.e. espèces de macroalgues pérennes et caractéristiques des stades terminaux de colonisation des substrats rocheux). Notons que ce résultat n'est valable que pour les blocs de taille moyenne à élevée, non retournables par l'action des vagues. Ces derniers, de petite taille, sont dominés toute l'année par des zones de roches nue, balanes, algues vertes opportunistes (mieux représentées en période estivale) (Sousa 1979a,b, Littler & Littler 1984).

A partir de la publication présentée dans le **point 2.2.**, nous pouvons avancer que la sélection des faces supérieures de blocs fixés en tant que « stations de référence », constitue un *choix pertinent* pour évaluer la pression de retournement exercée sur les blocs mobiles au sein d'un champ de blocs. Cela revient à réaliser une observation des impacts à *micro-échelle*.

2.3.2. Caractérisation des faces supérieures de blocs mobiles et fixés

a) *Rappel des résultats du point 2.2.*

Parmi les variables échantillonnées sur les faces supérieures de blocs mobiles, *dix d'entre elles* semblent présenter une forte sensibilité au retournement (Cf. **Point 2.2.**).

Le long du gradient de perturbation existant entre les quatre champs de blocs observés (i.e. augmentation de la fréquence de retournement des blocs d'un site à l'autre), les faces supérieures de BMb-r et de BMb-v présentent une *augmentation* du pourcentage de *roche nue*, de recouvrement en *balanes vivantes* et de recouvrement en *ascidies coloniales et fixées*. Les BMb-v montrent également un *taux de balanes mortes* plus élevé sur les champs de blocs les plus fréquentés.

A l'inverse, les recouvrements en *algues brunes et rouges*, en *Lithophyllum incrustans*, en *spirorbes* et les densités de *Gibbula cineraria* *diminuent* considérablement sur ces faces supérieures. Seuls les *recouvrements en algues vertes opportunistes* (*Ulva* sp. et *Enteromorpha* sp.) présentent des évolutions différentes selon la catégorie de blocs observée. Au niveau des faces supérieures de BMb-r, le recouvrement moyen augmente avec le gradient de perturbation, il diminue à l'inverse lorsque les faces supérieures de BMb-v sont observées.

Ces premiers résultats ne nous permettent pas de répondre aux questions suivantes :

- Les dix variables des faces supérieures de blocs identifiées comme « sensibles » au retournement présentent-elles des différences de pourcentages, de recouvrements ou de densités *significatives* entre deux catégories de blocs observées (BMb-r, BMb-v et BF) ?
- D'*autres variables* sont-elles concernées par des différences d'abondances significatives au niveau des faces supérieures de blocs?
- Ce nombre de variables varie-t-il avec *la fréquence de retournement des blocs* observée à l'échelle de chaque champ de blocs ?

b) Observation des différences significatives d'assemblages faune/flore entre BMb-r, BMb-v et BF pour chaque champ de blocs étudié

Les résultats d'ANOVA présentés en [annexe 3](#) et les [tableaux 5 à 7](#) qui reprennent les variables et leurs moyennes pour lesquelles des différences significatives ont été observées, permettent de répondre aux précédentes questions.

Au niveau du **champ de blocs de l'île aux Moines (non fréquenté)**, aucune différence significative de recouvrement ou de densité n'est observée entre les faces supérieures de BMb-r et BF ([Tableau 1 de l'annexe 3](#)). Leurs assemblages faune/flore sont, par conséquent, très similaires, ce qui témoigne de l'absence d'impact lié à la pêche à pied à l'échelle du champ de blocs.

Au niveau du **champ de blocs des Hébihens (peu fréquenté)**, plusieurs variables échantillonnées sur les faces supérieures des blocs mobiles et fixés témoignent en revanche de différences significatives ([Tableau 2 de l'annexe 3 et tableau 5](#)).

A l'instar des résultats observés dans le **point 2.2.**, les taux de recouvrement en algues brunes, rouges et vertes opportunistes semblent être de bons indicateurs de la perturbation « retournement ». Les ANOVA « BMb-r – BMb-v » et « BMb-v – BF » montrent en effet des dominances significatives d'algues brunes sur les BMb-r ou BF, et d'algues vertes au niveau des BMb-v. Concernant les algues rouges, ce sont systématiquement les BF qui affichent les meilleurs recouvrements.

Des résultats similaires sont observés avec le taux de recouvrement moyen de *Lithophyllum incrustans*, significativement plus élevé sur les faces supérieures de BF puis de BMb-r, comparativement aux BMb-v.

Tableau 5

Variabes dont les densités, taux de recouvrement ou pourcentages moyens sont significativement différents d'une catégorie de blocs à l'autre au sein du champ de blocs des Hébihens (Résultats ANOVA [tableau 2 de l'annexe 3](#)). Les moyennes sont indiquées entre parenthèses pour chaque variable et chaque catégorie de bloc observée.

(a) Hébihens (champ de blocs peu fréquenté)

BMb-r & BMb-v	BMb-r & BF	BMb-v & BF
Algues brunes (80,75% / 5,15%)	Algues rouges (20,95% / 35,61%)	Algues brunes (5,15% / 66%)
Algues vertes opportunistes (3,77% / 48,75%)	Gibbula pennanti (3,40 / 7,60)	Algues rouges (5,68% / 35,61%)
Asterina gibbosa (0,35 / 0,00)	Nucella lapilus (0,00 / 0,50)	Algues vertes opportunistes (48,75% / 6,8%)
Polychaeta (1,90 / 0,00)	Patella spp. (0,70 / 1,80)	Nucella lapillus (0,00 / 0,50)
Ocenebra erinacea (1,05 / 0,30)	Nassarius reticulatus (0,20 / 1,00)	Lithophyllum incrustans (4,10% / 37%)
Lithophyllum incrustans (20,95% / 4,10%)	Hildenbrandia rubra (0,05% / 1,22%)	Balanes vivantes (1,86% / 41,01%)
Spirorbidae (1194,12 / 364,40)	Lithophyllum incrustans (20,95% / 37,00%)	Balanes mortes (2,11% / 41,01%)
	Balanes vivantes (4,17% / 41,01%)	
	Balanes mortes (1,31% / 0,04%)	
	Spirorbidae (1194,12 / 224,32)	

Sur le site des Hébihens, les résultats d'ANOVA et de moyennes indiquent également des recouvrements en balanes vivantes très élevés à la surface des BF. Ce sont en revanche les blocs mobiles qui témoignent des plus forts recouvrements en balanes mortes, quant aux densités moyennes de spirorbes, elles sont toujours plus élevées sur les faces supérieures de BMb-r.

Enfin, concernant la faune mobile, les densités moyennes d'*Asterina gibbosa*, de Polychètes et d'*Ocenebra erinacea* sont toutes significativement plus élevées au niveau des faces supérieures de BMb-r. Quant aux densités de *Nucella lapillus*, *Nassarius reticulatus* et *Patella* sp., elles sont retrouvées en plus grand nombre au niveau des BF.

En résumé: Au niveau du *champ de blocs des Hébihens*, les ANOVA « *BMb-r – BMb-v* » ; « *BMb-r – BF* » et « *BMb-v – BF* » font apparaître des abondances significativement différentes pour respectivement 7, 10 et 7 variables.

Les *blocs mobiles « blancs-verts »* affichent des recouvrements significativement plus élevés en algues vertes opportunistes et en balanes mortes.

Les *blocs mobiles et fixés* présentent des recouvrements en algues brunes, rouges et en *Lithophyllum incrustans* plus élevés que les *BMb-v* et davantage de faune mobile.

Les *blocs mobiles « bruns-rouges »* montrent des densités moyennes de spirorbes significativement plus élevées que celles des *BMb-v* et *BF*, et ces derniers des recouvrements en balanes vivantes plus importants.

Au niveau de l'**îlot du Verdelet (moyennement à très fréquenté)**, les recouvrements en algues brunes et vertes opportunistes sont de nouveau significativement plus élevés sur les *BMb-r* comparativement aux *BMb-v* (tableau 6 et tableau 3 de l'annexe 3). Il faut en revanche noter que les faces supérieures de *BF* présentent un recouvrement moyen en algues vertes plus élevé que celui des *BMb-r* mais bien moins élevé que celui des *BMb-v*. A l'échelle des *BF*, l'apparition des algues vertes opportunistes n'est pas à relier avec la perturbation « retournement des blocs » puisque ces derniers ne peuvent être retournés.

De nouveau, les faces supérieures de *BMb-r* ou *BF* montrent des recouvrements moyens en *Lithophyllum incrustans* significativement plus élevés que les *BMb-v*, tandis que ces derniers sont caractérisés par des recouvrements en balanes mortes bien plus importants. Tout comme le champ de blocs des Hébihens, la faune mobile est également mieux représentée sur les faces supérieures de *BF* ou de *BMb-r* et la densité moyenne de spirorbes plus élevée au niveau des faces supérieures de *BM*.

Comparativement au champ de blocs des Hébihens, de nouvelles variables font leur apparition : *Mytilus* spp. présente une densité moyenne significativement plus élevée au niveau des *BF* ; il en est de même pour les algues corallinacées (ANOVA « *BMb-r – BF* »), *Spirobranchus lamarckii* et le pourcentage de roche nue en revanche, sont plus importants au niveau des blocs mobiles et en particulier au niveau des *BMb-v*.

Tableau 6

Variables dont les densités, taux de recouvrement ou pourcentages moyens sont significativement différents d'une catégorie de blocs à l'autre au sein du champ de blocs du Verdelet (Résultats ANOVA [tableau 3 de l'annexe 3](#)). Les moyennes sont indiquées entre parenthèses pour chaque variable et chaque catégorie de bloc observée.

(b) Verdelet (champ de blocs moyennement à très fréquenté)

BMb-r & BMb-v	BMb-r & BF	BMb-v & BF
Algues brunes (71,00% / 4,37%)	Algues brunes (71,00% / 13,88%)	Algues rouges (5,85% / 33,59%)
Algues vertes opportunistes (6,93% / 43,80%)	Algues rouges (12,22% / 33,59%)	Nucella lapillus (0,00 / 0,20)
Gibbula cineraria (0,95 / 0,10)	Algues vertes opportunistes (6,93% / 12,43%)	Mytilus spp. (0,15 / 6,60)
Crepidula fornicata (0,50 / 0,10)	Gibbula cineraria (0,95 / 0,00)	Lithophyllum incrustans (0,19% / 2,12%)
Lithophyllum incrustans (9,57% / 0,19%)	Mytilus spp. (0,10 / 6,60)	Eponges (0,00% / 0,20%)
Anomia ephippium (0,08% / 0,30%)	Algues corallinacées (0,00% / 0,77%)	Balanes vivantes (5,44% / 13,88%)
Balanes mortes (0,21% / 3,71%)	Anomia ephippium (0,08% / 0,49%)	Spirobranchus lamarckii (24,85 / 2,20)
Roche nue (3,16% / 3,55%)	Balanes mortes (0,21% / 0,78%)	Spirorbidae (102,45 / 0,00)
	Pomatoceros lamarckii (15,80 / 2,20)	
	Spirorbidae (72,96 / 0,00)	

En résumé: Au niveau du *champ de blocs du Verdelet*, les ANOVA « *BMb-r – BMb-v* » ; « *BMb-r – BF* » et « *BMb-v – BF* » font apparaître des abondances significativement différentes pour respectivement 8, 10 et 8 variables.

Les *blocs mobiles* « *blancs-verts* » affichent des recouvrements en algues vertes opportunistes et en balanes mortes, mais également des densités de *Spirobranchus lamarckii* et un taux de roche nue significativement plus élevés que ceux des *BMb-r* et *BF*.

Les recouvrements en algues brunes, rouges et en *Lithophyllum incrustans*, mais aussi les densités moyennes de faune mobile sont significativement plus élevés au niveau des *BMb-r* et *blocs fixés*.

Les *blocs fixés* enfin, montrent des recouvrements en algues corallinacées et des densités en *Mytilus* spp. plus importants que ceux des BM et ces derniers des densités moyennes de spirorbes plus élevées que celles des BF.

Les ANOVA réalisées à partir des données de **Piégu (champ de blocs extrêmement fréquenté)** montrent un plus grand nombre de variables concernées par des densités, recouvrements ou pourcentages significativement différents d'une catégorie de bloc à l'autre (Tableau 7 et tableau 4 de l'annexe 3).

Les recouvrements en algues brunes sont systématiquement plus élevés sur les faces supérieures de BF, y compris lors de la comparaison « BMb-r – BF ». Les taux d'algues rouges sont en revanche plus élevés au niveau des faces supérieures de BMb-r. Aucune différence significative de recouvrement en algues vertes opportunistes n'est observée entre les BMb-r et BMb-v ; en revanche les BM affichent des taux plus élevés comparativement aux BF.

Concernant les balanes, les taux de balanes mortes sont systématiquement plus élevés à la surface des BMb-v, et ceux de balanes vivantes systématiquement plus élevés à la surface des BMb-r. Le pourcentage de roche nue présente un taux très élevé à la surface des BMb-v et très faible à la surface des BF.

Les recouvrements de *Lithophyllum incrustans* sont significativement plus élevés à la surface des BMb-r lors de l'ANOVA « BMb-r – BMb-v », mais plus faibles comparativement aux BF. Des différences significatives de recouvrements en *Hildenbrandia rubra* et *Mastocarpus stellatus* apparaissent également lors des comparaisons BM – BF, avec des recouvrements plus élevés à la surface des BF.

La faune encroûtante et coloniale fait également son apparition dans les résultats d'ANOVA lors des comparaisons « BMb-r – BF » et « BMb-v – BF » ; elle affiche des taux de recouvrements plus élevés à la surface des BF. A ce niveau-là, l'épaisse couverture d'algues brunes et rouges confère à ces organismes des conditions d'humidité et de luminosité propices à leur développement.

Concernant la faune mobile enfin, les densités moyennes de *Gibbula pennanti*, *Littorina obtusata* (ou *Littorina fabalis*), *Nassarius reticulatus*, *Nucella lapillus* et *Ocenebra erinacea* sont significativement plus élevées sur les faces supérieures de BF comparativement aux faces supérieures de BM (BMb-r et BMb-v).

Tableau 7

Variables dont les densités, taux de recouvrement ou pourcentages moyens sont significativement différents d'une catégorie de blocs à l'autre au sein du champ de blocs de Piégu (Résultats ANOVA [tableau 4 de l'annexe 3](#)). Les moyennes sont indiquées entre parenthèses pour chaque variable et chaque catégorie de bloc observée.

(c) Piégu (champ de blocs extrêmement fréquenté)

BMb-r & BMb-v	BMb-r & BF	BMb-v & BF
Algues brunes (44,00% / 1,86%)	Algues brunes (44,00% / 73,10%)	Algues brunes (1,86% / 73,10%)
Algues rouges (29,07% / 5,18%)	Algues vertes opportunistes (7,67% / 2,00%)	Algues vertes opportunistes (9,74% / 2,00%)
<i>Ocenebra erinacea</i> (0,00 / 0,25)	<i>Gibbula pennanti</i> (0,95 / 3,40)	<i>Gibbula pennanti</i> (0,60 / 3,40)
<i>Lithophyllum incrustans</i> (0,28% / 0,02%)	<i>Littorina obtusata (L. fabalis)</i> (0,00 / 0,30)	<i>Littorina obtusata (L. fabalis)</i> (0,00 / 0,30)
Balanes mortes (1,01% / 5,36%)	<i>Nucella lapillus</i> (0,00 / 0,50)	<i>Nassarius reticulatus</i> (0,05 / 2,20)
Roche nue (5,04% / 10,48%)	<i>Ocenebra erinacea</i> (0,00 / 0,80)	<i>Hildenbrandia rubra</i> (0,31% / 1,19%)
	<i>Hildenbrandia rubra</i> (0,52% / 1,19%)	<i>Lithophyllum incrustans</i> (0,02% / 14,50%)
	<i>Lithophyllum incrustans</i> (0,28% / 14,50%)	<i>Mastocarpus stellatus</i> (0,12% / 0,65%)
	<i>Mastocarpus stellatus</i> (0,07% / 0,65%)	Eponges (0,09% / 1,94%)
	Eponges (0,17% / 1,94%)	Ascidies coloniales (0,14% / 0,56%)
	Bryozoaires coloniaux (0,24% / 1,64%)	Bryozoaires coloniaux (0,40% / 1,64%)
	Balanes vivantes (33,72% / 12,61%)	Balanes mortes (5,36% / 0,85%)
		Roche nue (10,48% / 1,38%)

En résumé: Au niveau du *champ de blocs de Piégu*, les ANOVA « *BMb-r – BMb-v* » ; « *BMb-r – BF* » et « *BMb-v – BF* » font apparaître des abondances significativement différentes pour respectivement **6, 12 et 14 variables**. Les *blocs mobiles « blancs-verts »* affichent des recouvrements en algues vertes opportunistes, en balanes mortes et un taux moyen de roche nue significativement plus élevés que ceux des BMb-r et/ou BF.

Les *blocs mobiles* « *bruns-rouges* » des recouvrements en algues brunes, rouges et en *Lithophyllum incrustans* significativement plus élevés que ceux des BMb-v, mais significativement moins élevés que ceux des BF.

Les *blocs fixés* affichent des densités de faune mobile, mais aussi des recouvrements en algues dressées (brunes, rouges) encroûtantes (*Lithophyllum incrustans*, *Hildenbrandia rubra* et *Mastocarpus stellatus*), ainsi qu'en faune coloniale et encroûtante (éponges, ascidies coloniales, bryozoaires coloniaux) significativement plus élevés que ceux des *blocs mobiles*.

Les *blocs mobiles* en revanche, affichent des recouvrements en balanes vivantes et mortes, ainsi que des taux moyens de roche nue, significativement plus élevés que ceux des BF.

c) Bilan des résultats obtenus à partir des variables échantillonnées sur les faces supérieures de blocs mobiles et fixés

Les 10 variables échantillonnées sur les faces supérieures de blocs et préalablement identifiées comme « sensibles » au retournement des blocs (i.e. dont les densités, recouvrements ou pourcentages moyens diminuent ou augmentent avec la fréquence de retournement des blocs), sont retrouvées dans les résultats d'ANOVA.

Cependant, toutes ne manifestent pas systématiquement des différences significatives de densités, recouvrements ou pourcentages entre deux catégories de blocs. Cette significativité des différences varie *selon l'intensité de la perturbation observée* à l'échelle du champ de blocs considéré. Certaines variables très abondantes sur les faces supérieures des blocs mobiles lorsque la perturbation est faible (i.e. champ de blocs des Hébihens) indiquent à ce niveau-là des différences significatives de densité, recouvrement ou pourcentage entre les BM et BF, puis, à mesure que leurs abondances ou pourcentages diminuent avec l'intensité de perturbation, ne présentent plus ces différences. C'est le cas des *spirorbes* par exemple ou encore des *algues vertes opportunistes*. Leur densité et le recouvrement respectifs ne sont plus significativement différents entre les faces supérieures de BMb-r et BMb-v à l'échelle du champ de blocs de Piégu (i.e. fréquence de retournement des blocs la plus élevée).

A l'inverse, le *taux de roche nue*, ou encore les *recouvrements en balanes mortes* qui étaient non significativement différents entre les faces supérieures des BMb-r et BMb-v sur le champ de blocs des Hébihens, le deviennent lorsque la fréquence de retournement des blocs mobiles augmente à l'échelle d'un champ de blocs (Verdelet et Piégu).

Enfin, certaines variables dont les évolutions de densités ou de recouvrements ne suivent pas le gradient de perturbation, vont présenter des différences significatives entre « BMb-r et BMb-v » ou « BM et BF » à partir d'un *certain seuil de perturbation* (i.e. champ de blocs du Verdelet ou Piégu.). *Spirobranchus lamarckii* par exemple, les éponges ou encore

les *algues corallinacées* (**Corallina officinalis**), présentent des densités significativement différentes entre les faces supérieures de BM et BF à partir d'un *seuil de perturbation intermédiaire* (i.e. champ de blocs du Verdelet). Les individus de *Spirobranchus lamarckii* sont plus nombreux sur les blocs mobiles et les algues corallinacées et éponges plus abondantes sur les BF.

Il faut en revanche attendre le niveau de perturbation maximal (i.e. champ de blocs de Piégu) pour voir apparaître des différences significatives de recouvrements en *Mastocarpus stellatus* ou encore en *ascidies* et *bryozoaires coloniaux* entre les faces supérieures de BM et BF.

Globalement, les *différences de densités en faune mobile* (mollusques brouteurs *Gibbula pennanti* et *Littorina obtusata*, gastéropodes *Nassarius reticulatus* et *Ocenebra erinacea*) sont également plus élevées entre BM et BF lorsque la perturbation du champ de blocs est élevée (i.e. Verdelet et Piégu).

A la vue des résultats obtenus, il est possible d'avancer que le nombre de variables qui présentent des densités, recouvrements ou pourcentages significativement différents, *augmente considérablement avec la fréquence de retournement des blocs entre les BM et les BF*. A l'inverse, le nombre de différences significatives *diminue entre les BMB-r et les BMB-v* à mesure que la fréquence de retournement des blocs augmente à l'échelle d'un champ de blocs.

2.3.3. Caractérisation des faces inférieures des blocs mobiles

Bien qu'elles ne soient pas comparables aux communautés des cavités et surplombs des blocs fixés et ne peuvent être utilisées au moment des comparaisons intra-sites « BM - BF », les communautés des faces inférieures de blocs mobiles peuvent être, au même titre que celles des faces supérieures, impactées par le retournement. Les variables qui répondent le plus à cette perturbation mais aussi le rôle que jouent les facteurs « accollement au substrat » et « type de substrat » sur les recouvrements et densités moyennes des organismes mobiles, encroûtants ou fixés au niveau des faces inférieures de BM, vont être ici présentés.

a) Evolution des assemblages faune/flore le long du gradient de perturbation

A l'instar des **tableaux 8a** et **8b** présentés dans la publication du **point 2.2.**, les **tableaux 1 à 4a** présentés en **annexe 4** reprennent les densités, recouvrements et pourcentages moyens obtenus pour les variables échantillonnées sur les faces inférieures de blocs mobiles et fixés.

Parmi les variables échantillonnées sur les faces inférieures de blocs mobiles, **13 d'entre elles** suivent le gradient de perturbation existant d'un champ de blocs à l'autre.

Le long du gradient de perturbation en effet, les faces inférieures de BMb-v présentent à la fois des diminutions de densités en *spirorbes* et *Gibbula pennanti* et de recouvrements en *algues rouges* et *Lithophyllum incrustans* (Fig.32b). Les différences de recouvrements de ces deux dernières variables sont particulièrement fortes entre les BMb-v du champ de blocs des Hébihens et ceux du champ de blocs de Piégu. Les tableaux 2a à 4a de l'annexe 4 montrent en effet un recouvrement moyen en algues rouges qui passe de 10,55% sur les faces inférieures de BMb-v des Hébihens à 2,44% sur les BMb-v de Piégu, et un recouvrement moyen en *Lithophyllum incrustans* qui évolue de 1,68% sur les faces inférieures de BMb-v des Hébihens à 0.01% au niveau des BMb-v de Piégu.

Au niveau des faces inférieures de BMb-r, seules les densités moyennes de *spirorbes* diminuent avec le gradient de perturbation (Fig.32a), passant de 15216 individus en moyenne sur les faces inférieures de BMb-r de l'île aux Moines (tableau 1, annexe 4) à 786 individus en moyenne sur les faces inférieures de BMb-r de Piégu (tableau 4b, annexe 4).

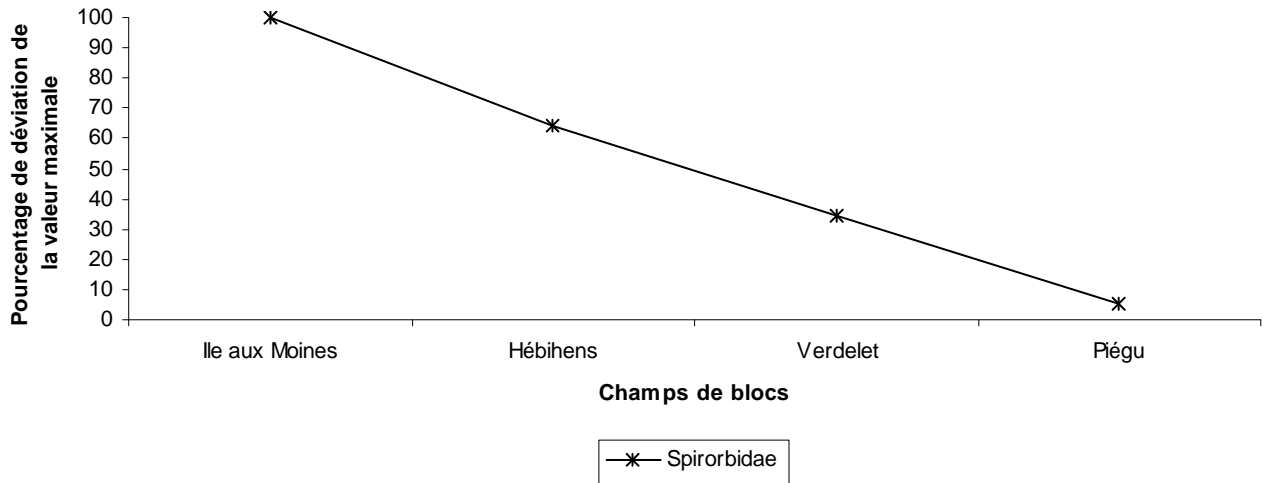
D'autres variables vont présenter une **augmentation** de leurs taux de recouvrements, pourcentages ou densités moyennes le long du gradient de perturbation. C'est le cas du pourcentage de *roche nue* sur les faces inférieures de BMb-r et BMb-v (Fig.33a,b).

L'évolution de la densité moyenne de *Spirobranchus lamarckii* sur les faces inférieures de ces 2 catégories de blocs est originale : elle augmente jusqu'à un *seuil de perturbation intermédiaire* (blocs mobiles du champ de blocs du Verdelet), avant de diminuer lorsque la fréquence de retournement des blocs est plus élevée (i.e. champ de blocs de Piégu) (Fig.33a,b).

La figure 33b révèle également des résultats surprenants à l'échelle des faces inférieures de BMb-v : une augmentation des recouvrements moyens en ascidies coloniales, bryozoaires coloniaux, ascidies solitaires et bryozoaires dressés est en effet observée le long du gradient de perturbation pour ces faces inférieures.

Ce résultat constitue-t-il une conséquence du retournement des blocs par les pêcheurs à pied ou est-il le reflet de variations inter-sites et inter-blocs liées à des variations de facteurs physiques environnementaux ?

a) Faces inférieures de BMb-r



b) Faces inférieures de BMb-v

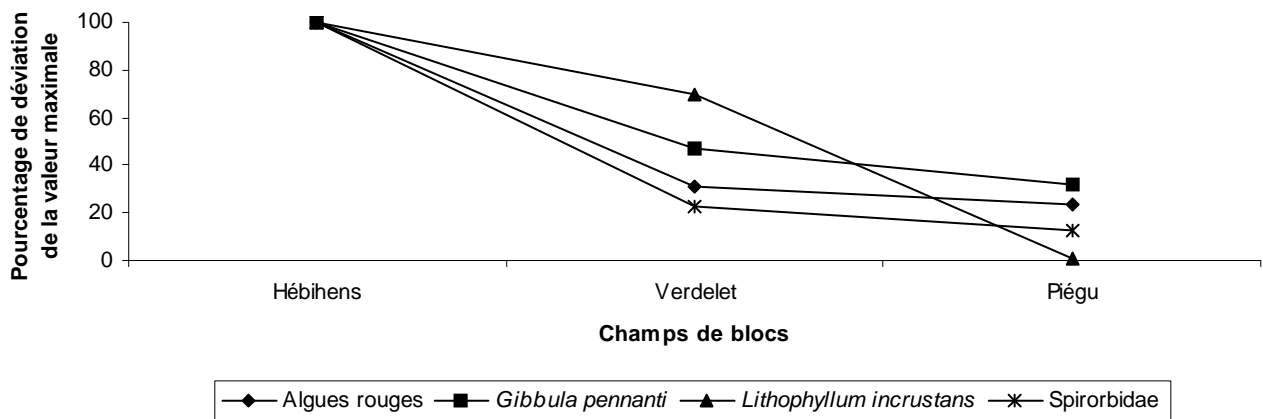
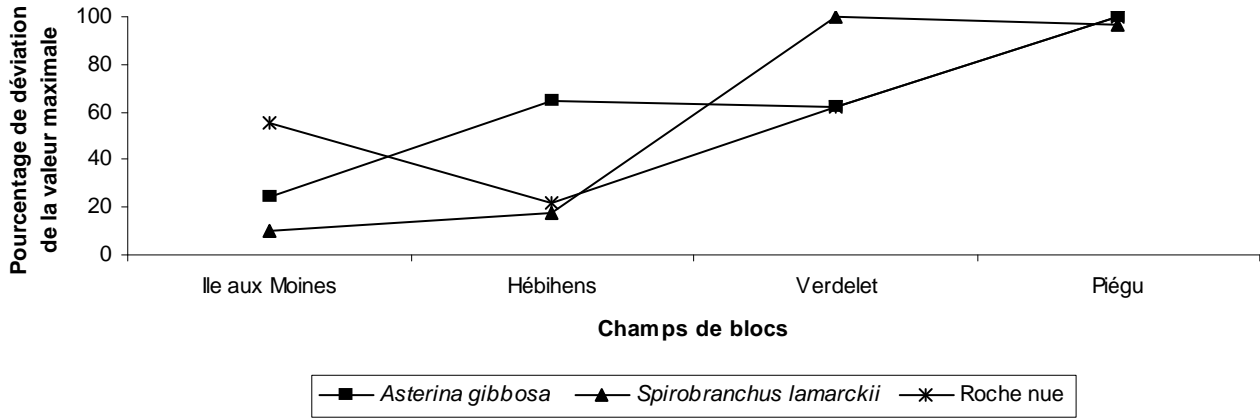


Fig.32. Variables dont les taux de recouvrement ou les densités moyennes diminuent le long du gradient de perturbation: a) du champ de blocs non fréquenté (Ile aux Moines) au champ de blocs extrêmement fréquenté (Piégu) pour les faces inférieures de BMb-r, et b) du champ de blocs peu fréquenté (Hébihens) au champ de blocs extrêmement fréquenté (Piégu) au niveau des faces inférieures de BMb-v. Les unités de mesure étant différentes d'une variable à l'autre (taux de recouvrement ou densités), ce sont les pourcentages de déviation à la valeur maximale (représentée par 100%) qui sont ici présentés.

a) Faces inférieures de BMB-r



b) Faces inférieures de BMB-v

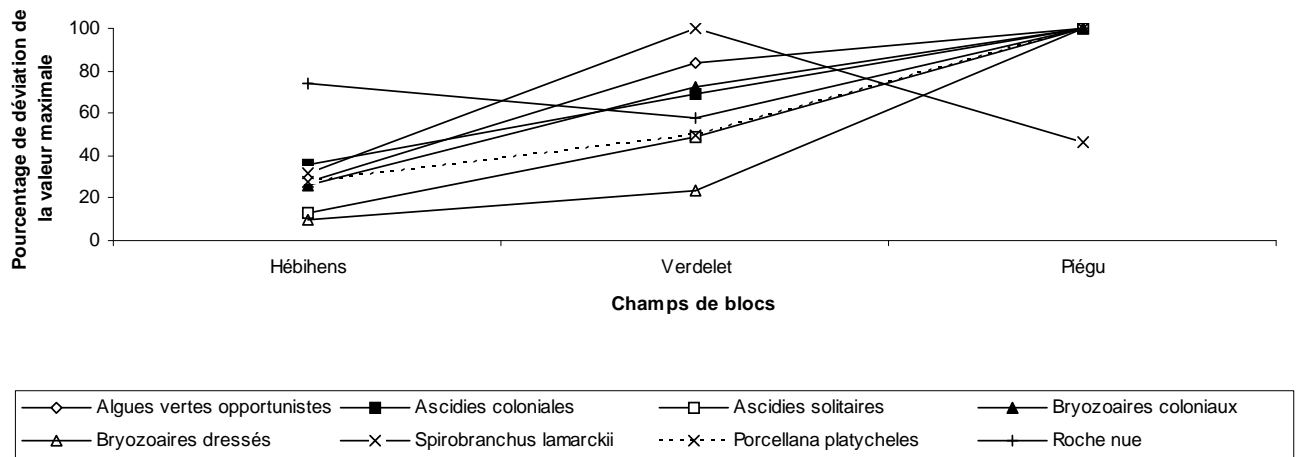


Fig.33. Variables dont les taux de recouvrement ou les densités moyennes augmentent le long du gradient de perturbation : a) du champ de blocs non fréquenté (Ile aux Moines) au champ de blocs extrêmement fréquenté (Piégu) pour les faces inférieures de BMB-r et b) du champ de blocs peu fréquenté (Hébihens) au champ de blocs extrêmement fréquenté (Piégu) au niveau des faces inférieures de BMB-v. Les unités de mesure étant différentes d'une variable à l'autre (taux de recouvrement ou densités), ce sont les pourcentages de déviation à la valeur maximale (représentée par 100%) qui sont ici présentés.

Les travaux présentés dans le **point 2.2.** (publication), ont en effet émis *l'hypothèse suivante* : les recouvrements en faune encroûtante, coloniale et fixée des faces inférieures de blocs mobiles sont étroitement liés au pourcentage de contact des faces inférieures avec le substrat sous-jacent, mais aussi au type de substrat sous-jacent lui-même.

Ces premiers résultats permettent difficilement d'identifier les variables de « dessous de blocs » les plus sensibles à la perturbation anthropique. L'augmentation du pourcentage de *roche nue*, de la densité de *Spirobranchus lamarckii* (jusqu'à un certain seuil de perturbation) mais aussi les diminutions de *spirorbes* ou encore de *Lithophyllum incrustans* constituent néanmoins des résultats attendus, à l'image des évolutions observées sur les faces supérieures de blocs. Il semble en revanche plus délicat d'établir un lien entre les variations de recouvrements ou de densité de la faune (encroûtante, coloniale, fixée et mobile) à ce niveau-là avec la perturbation « retournement des blocs par les pêcheurs à pied ».

Les prochaines analyses cherchent à répondre aux questions suivantes : *les recouvrements en faune encroûtante, coloniale et fixée notamment présentent-ils des différences entre les faces inférieures de BMb-r et BMb-v ? Est-il possible d'établir un lien entre leurs variations et le facteur « retournement des blocs par les pêcheurs à pied » ? Le facteur physique « taux d'accolement au substrat sous-jacent » joue-t-il un rôle prépondérant dans l'apparition de ces recouvrements et dans leurs variations ?*

Si l'observation du « **type de substrat sous-jacent** » a été systématiquement menée au cours des relevés de terrain (e.g. blocs sur blocs, blocs sur roche, blocs sur sable grossier...), elle n'a pas donné lieu à des mesures sédimentologiques ni au dénombrement des microhabitats présents. Ce facteur physique susceptible de faire varier la composition en espèces des faces inférieures, demeure par conséquent difficile à évaluer dans notre étude et ne sera pas considéré dans la suite des analyses.

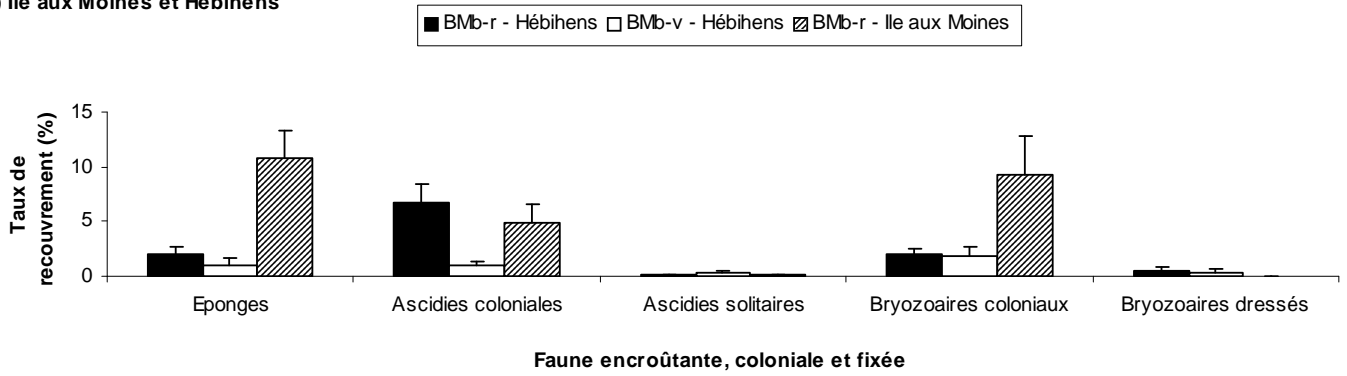
b) *Différences et similarités des assemblages des faces inférieures de BMb-r et BMb-v*

Les résultats présentés en **figure 34** comparent les recouvrements moyens de faune encroûtante, coloniale et fixée obtenus sur les faces inférieures de BMb-r et BMb-v de chaque champ de blocs.

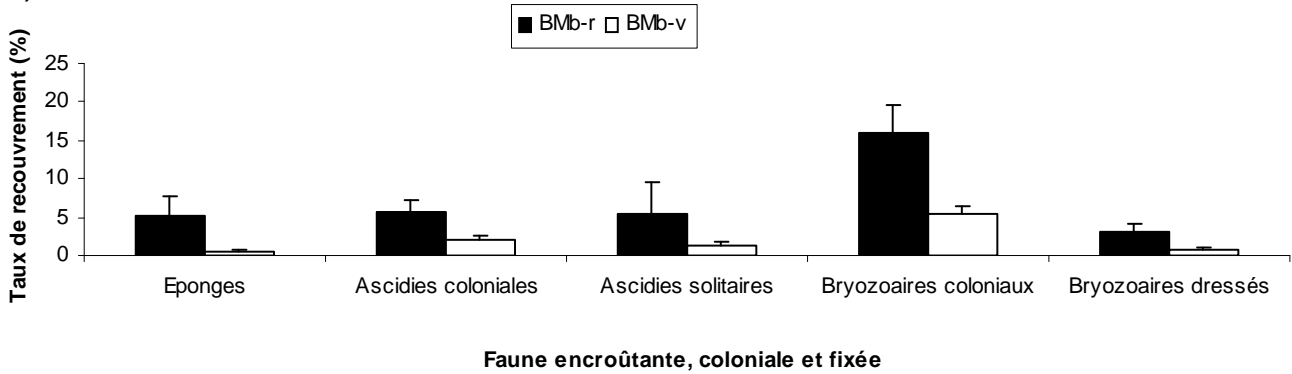
Quel que soit le champ de blocs observé, les *faces inférieures de BMb-r présentent des taux de recouvrements en éponges, ascidies coloniales, bryozoaires coloniaux et bryozoaires dressés plus élevés que ceux des faces inférieures de BMb-v* (Fig.34). Seules les ascidies solitaires au niveau du champ de blocs des Hébihens ne suivent pas cette tendance en présentant un recouvrement moyen de 0,36% sur les faces inférieures de BMb-v et égal à 0,17% sur les faces inférieures de BMb-r (Fig.34a, tableau 2b de l'annexe 4). Une seconde exception est observée au niveau du champ de blocs de Piégu : les bryozoaires dressés sont

plus nombreux sur les BMb-v avec un recouvrement de 3,40% comparativement aux 1,17% observés sur les faces inférieures de BMb-r (Fig.34c, tableau 4b de l'annexe 4).

a) Ile aux Moines et Hébihens



b) Verdelet



c) Piégu

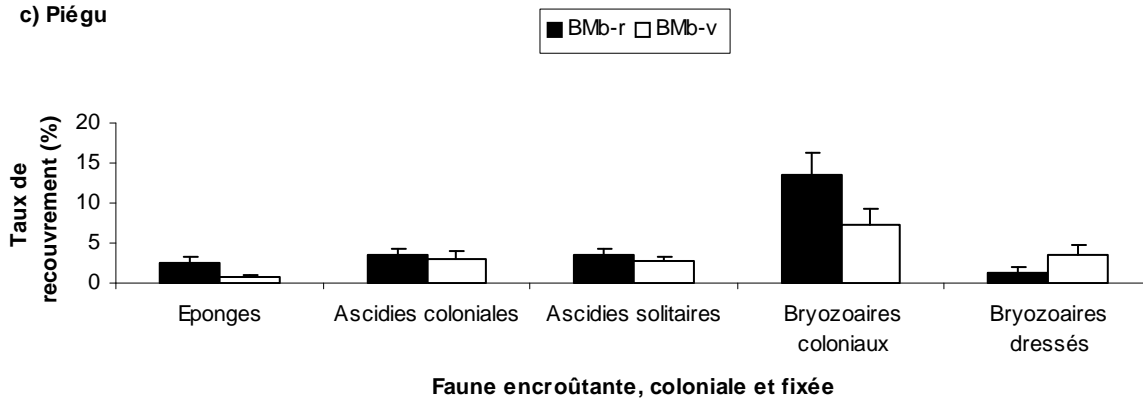


Fig.34. Comparaisons des taux de recouvrement en faune encroûtante, coloniale et fixée des faces inférieures de BMb-r et BMb-v au niveau a) des champs de blocs de l'île aux Moines et des Hébihens, b) du champ de blocs du Verdelet et c) du champ de blocs de Piégu.

Il faut aussi souligner que *les écarts de recouvrements* entre BMb-r et BMb-v *diminuent avec le gradient de perturbation*.

Enfin nous pouvons noter que les faces inférieures de BMb-r sur les champs de blocs non ou peu perturbés sont *généralement dominées par un ou deux groupes d'espèces de faune encroûtante ou coloniale*, tandis qu'au niveau des BMb-r des champs de blocs moyennement à extrêmement perturbés, *les groupes d'espèces sont représentés dans des proportions plus similaires*.

Ainsi, les BMb-r de l'île aux Moines montrent par exemple des recouvrements moyens d'éponges et de bryozoaires coloniaux s'élevant respectivement à 10,81% et 9,29% contre 4,91% d'ascidies coloniales et 0,09% d'ascidies solitaires (Fig.34, tableau 1 de l'annexe 4). A l'échelle du Verdelet, le recouvrement en éponges est égal à 5,05% et les recouvrements en ascidies coloniales et solitaires atteignent respectivement 5,79% et 5,50% (Fig.34, tableau 3b de l'annexe 4).

Notons également que le groupe des bryozoaires coloniaux est très bien représenté au niveau des champs de blocs du Verdelet et de Piégu.

c) Effet du facteur « taux d'accolement au substrat sous-jacent »

Le pourcentage d'accolement des faces inférieures de blocs à leur substrat sous-jacent a été systématiquement mesuré au moment de l'échantillonnage des blocs mobiles. Comme pour les autres relevés (taux de recouvrement, densités, pourcentage de roche nue), cette mesure est effectuée à l'intérieur de la surface définie par le quadrat de 0,1m². Il est ensuite possible de définir un Indice d'Accolement au Substrat (IAS) pour chaque face inférieure de bloc mobile, basé sur des classes de pourcentages et qui varie de 1 à 5 :

0% < IAS=1 ≤ 5%
5% < IAS=2 ≤ 25%
25% < IAS=3 ≤ 50%
50% < IAS=4 ≤ 75 %
75% < IAS=5 ≤ 100%

Afin d'estimer quel rôle joue le facteur « taux d'accolement au substrat » sur les recouvrements faune/flore des faces inférieures de BM ainsi que sur le pourcentage de roche nue, nous avons réalisé une ACP (Fig.35 et tableau 8) qui utilise à la fois les valeurs des IAS, et les variables précédemment identifiées comme « sensibles » au retournement des blocs. Parmi les algues encroûtantes, seul le recouvrement en *Lithophyllum incrustans* est donc utilisé. La faune fixée compte les recouvrements de balanes vivantes et mortes, des ascidies solitaires, des bryozoaires dressés et les densités de *Spirobranchus lamarckii*. Parmi la faune coloniale et encroûtante enfin, nous avons retenu les recouvrements d'éponges, d'ascidies coloniales et de bryozoaires coloniaux.

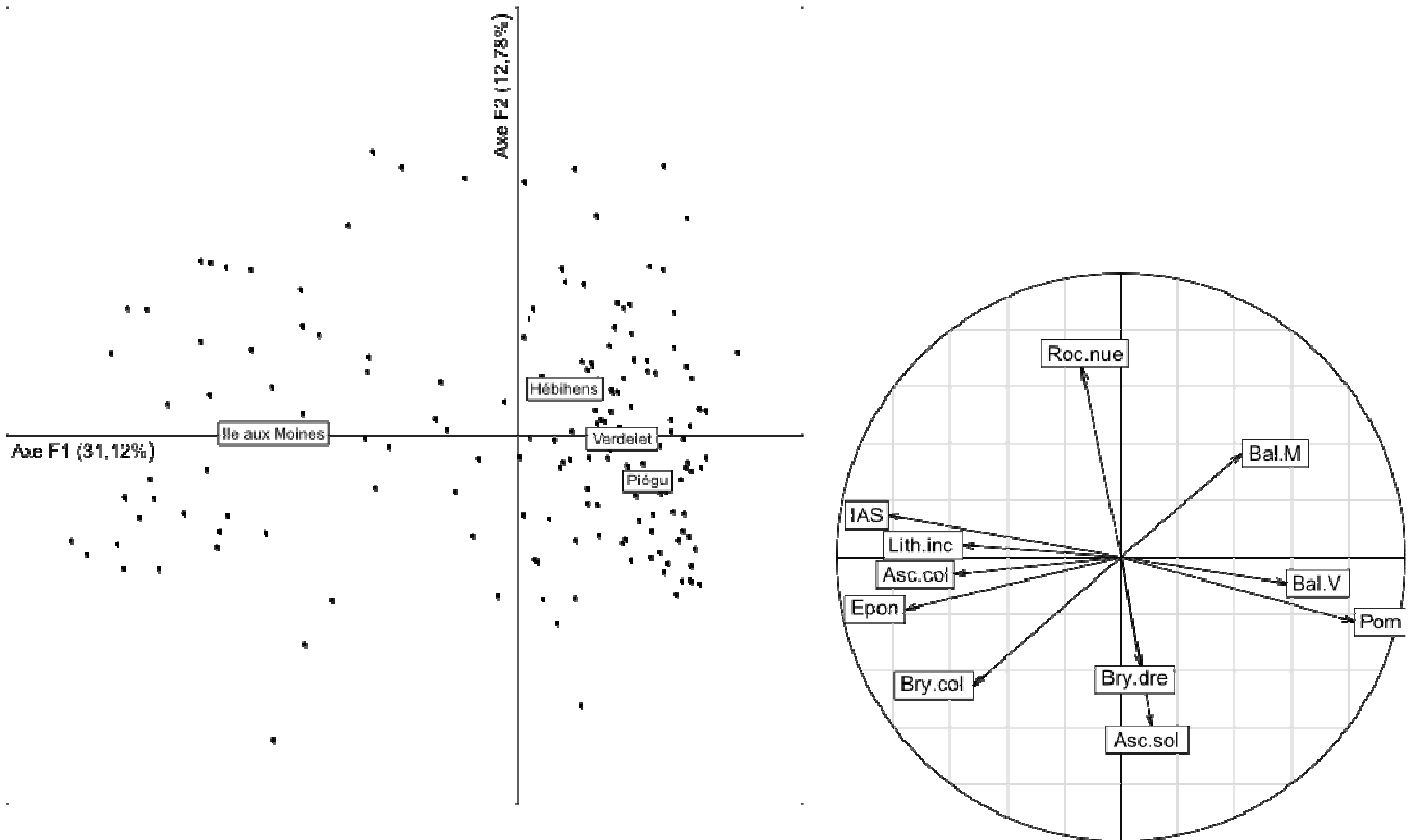


Fig.35. Analyse en Composantes Principales réalisée à partir des taux de recouvrements en *Lithophyllum incrustans* (Lith.inc), éponges (Epon), ascidies coloniales (Asc.col), ascidies solitaires (Asc.sol), bryozoaires coloniaux (Bry.col), bryozoaires dressés (Bry.dre), balanes vivantes (Bal.V), balanes mortes (Bal.M), du pourcentage de roche nue (Roc.nue), de la densité de *Pomatoceros lamarckii* (Pom) et des Indices d'Accolement au Substrat (IAS), relevés sur les faces inférieures de blocs mobiles des champs de blocs de Ile aux Moines, des Hébihens, du Verdelet et de Piégu (n= 160 faces inférieures entre 2009 et 2010).

Tableau 8

Résultats numériques de l'ACP pour les deux axes F1 et F2. L'analyse est réalisée à partir des pourcentages de recouvrement faune/flore, des pourcentages de roche nue et des Indices d'Accolement au Substrat (IAS) obtenus sur les faces inférieures de blocs mobiles des 4 champs de blocs observés (Ile aux Moines, Hébihens, Verdelet et Piégu). % var : pourcentage de variance.

Axes	Valeurs propres	% var
F1	3,423	31,12
F2	1,406	9,71

A partir de la figure 35, il est possible d'avancer que les blocs mobiles de l'île aux Moines présentent globalement des valeurs d'IAS plus élevées que les blocs mobiles des Hébihens, du Verdelet et de Piégu (partie négative de l'axe F1 qui exprime 31,12% de la variance totale).

Il s'agit pourtant des « dessous de blocs » qui affichent les recouvrements en éponges et ascidies coloniales les plus élevés. Ces dernières semblent par conséquent plus indifférentes aux valeurs d'IAS élevées que les bryozoaires dressés, les ascidies solitaires, les balanes vivantes et mortes et les *Spirobranchus lamarckii* qui se trouvent à l'opposé des forts taux d'accolement dans le plan factoriel (partie positive de l'axe F1).

Les recouvrements en *Lithophyllum incrustans* semblent également peu sensibles aux pourcentages d'accolement élevés. Les variables « roche nue » et bryozoaires coloniaux se trouvent elles aussi sur la partie négative de l'axe F1 ; en ce sens elles peuvent être reliées aux valeurs d'IAS élevées, mais dans une moindre mesure comparativement aux précédentes variables. Notons par ailleurs que la variable « roche nue » est davantage reliée à l'axe F2 dans sa partie positive (12,78% de la variance totale), et directement opposée aux variables « bryozoaires dressés » et « ascidies solitaires ».

A partir de ces résultats, nous pouvons avancer que la faune fixée (ascidies solitaires, bryozoaires dressés, balanes et *Spirobranchus lamarckii*) semble se trouver préférentiellement sur les faces inférieures de blocs mobiles *peu accolées au substrat sous-jacent*. Les ascidies coloniales, les éponges, les bryozoaires coloniaux et le *Lithophyllum incrustans* présentent moins de sensibilité à ce facteur. Le pourcentage de roche nue qui apparaît sur les faces inférieures de blocs mobiles varie aussi en partie avec le pourcentage d'accolement au substrat. Cependant, comme le montre l'ACP, il n'y est pas complètement dépendant. Il semble donc que d'autres facteurs physiques et environnementaux puissent aussi influencer l'apparition de roche nue : l'abrasion par les sédiments, une fréquence de retournement des blocs élevée ou encore des interactions biologiques entre espèces animales (compétition pour l'espace, la ressource).

2.3.4. Comparaison d'assemblages faune/flore entre les faces supérieures et inférieures de blocs mobiles

En l'absence de perturbation naturelle ou anthropique, les faces supérieures des BM sont dominées par des algues brunes et rouges dressées, caractérisées par de fortes densités de mollusques brouteurs (gibbules, littorines), d'échinodermes (e.g. *Psammechinus miliaris*), de petits crabes (e.g. *Pisa tetraodon*, *Inachus* spp., *Macropodia* spp.) ou encore de faune fixée (e.g. *Mytilus* spp., *Phallusia mammillata*, *Corynactis viridis*). Elles présentent également une tolérance et une résistance élevée aux variations de température, de luminosité et de salinité. Les assemblages faunistiques et floristiques des faces inférieures sont, en revanche, dominés par de la faune encroûtante, coloniale et fixée (éponges, ascidies coloniales et solitaires, bryozoaires coloniaux et dressés), de petits crabes de type *Pisidia longicornis* et *Porcellana*

platycheles, des spirorbes, des échinodermes de type *Asterina gibbosa*, *Antedon bifida* et les ophiures ou encore par des pleurobranches et nudibranches. La faune mobile des faces supérieures et inférieures peut rapidement se déplacer d'un bloc à l'autre en cas de perturbation. La faune fixée et encroûtante ainsi que les algues, se retrouvent en revanche directement soumises à l'impact, sans possibilité d'y échapper.

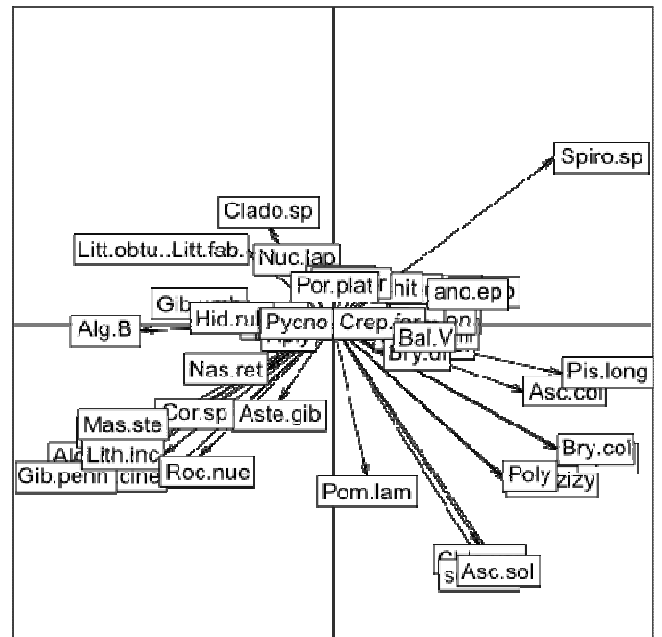
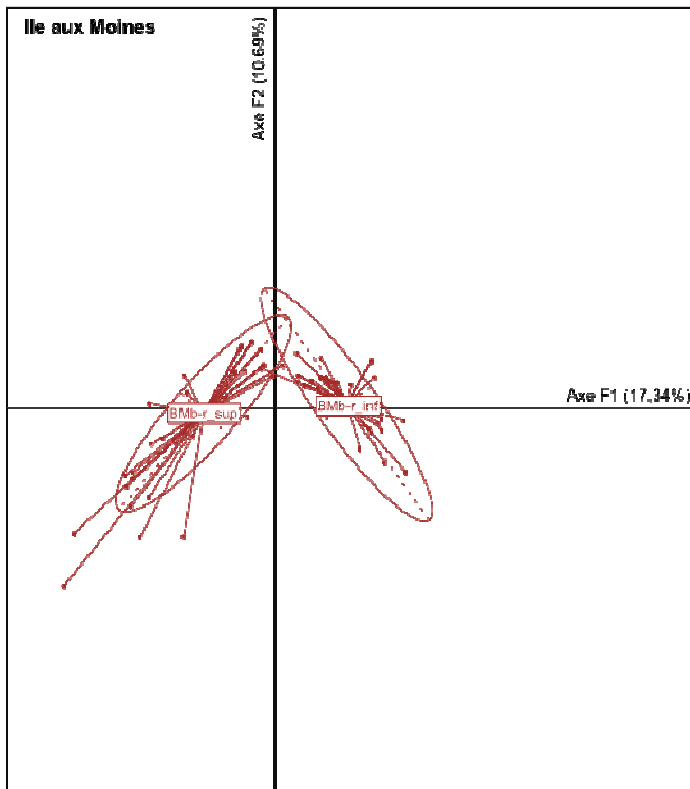
Lorsqu'un bloc est retourné sans être remis en place, sa face inférieure devient alors « face supérieure » et inversement. Si le bloc reste dans cette position, les deux faces subissent dans un premier temps une perte d'espèces puis, dans un second temps, différentes phases de recolonisation (ce point sera abordé dans le **point 2.5. de la partie III**). Lorsque le bloc est, en revanche, de nouveau retourné quelques jours, quelques semaines ou quelques mois plus tard, les processus de recolonisation sont à nouveau interrompus. D'après ces observations et à l'instar des travaux menés par Hily et Le Hir en 2004, nous avançons l'hypothèse suivante : *les différences d'assemblages faune/flore observées entre les faces supérieures et inférieures de blocs mobiles sont très élevées en l'absence de perturbation, mais diminuent progressivement à mesure que le bloc est fréquemment retourné.*

Pour tester cette hypothèse, quatre ACP intergroupes ont été réalisées à partir des variables échantillonnées sur les faces supérieures et inférieures de BMb-r et BMb-v des quatre champs de blocs (Fig.36 et 37 et tableau 9).

Au niveau du **champ de blocs de l'île aux Moines** (non fréquenté) (Fig.36), seule la catégorie « BMb-r » est représentée parmi les blocs mobiles.

Les faces supérieures et inférieures de blocs sont séparées par l'axe F1 (17,34% de la variance totale) dans le plan factoriel (faces supérieures dans la partie négative et faces inférieures dans la partie positive). Comme attendu, les faces supérieures sont dominées par les variables « algues brunes », « algues rouges », « *Lithophyllum incrustans* », les mollusques brouteurs *Gibbula pennanti*, *Gibbula cineraria* et *Littorina obtusata* ou *fabalis*, mais aussi des recouvrements en *Cladophora* sp., en *Mastocarpus stellatus* (encroûtant) et en algues corallinacées. La roche nue est parfois bien représentée sur certaines faces supérieures de BMb-r. Les faces inférieures sont caractérisées par les spirorbes, les bryozoaires coloniaux, les ascidies coloniales et solitaires, les éponges, les *Pisidia longicornis*, les *Calliostoma zizyphinum* et de nombreux polychètes.

a)



b)

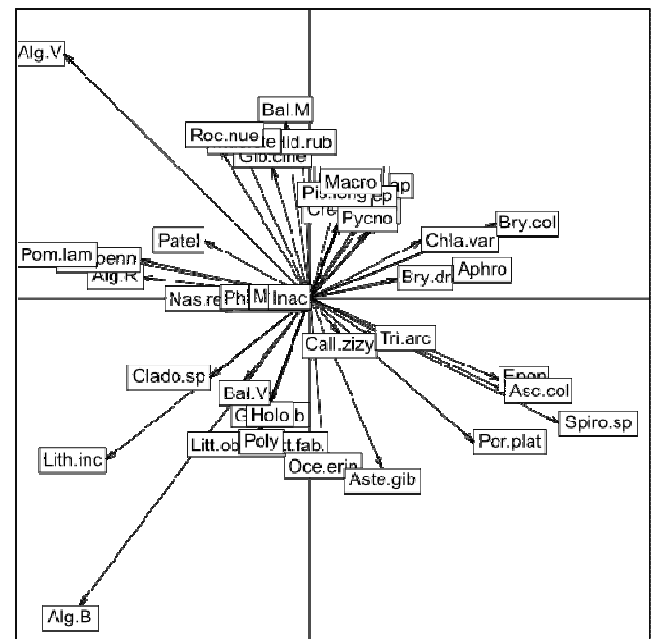
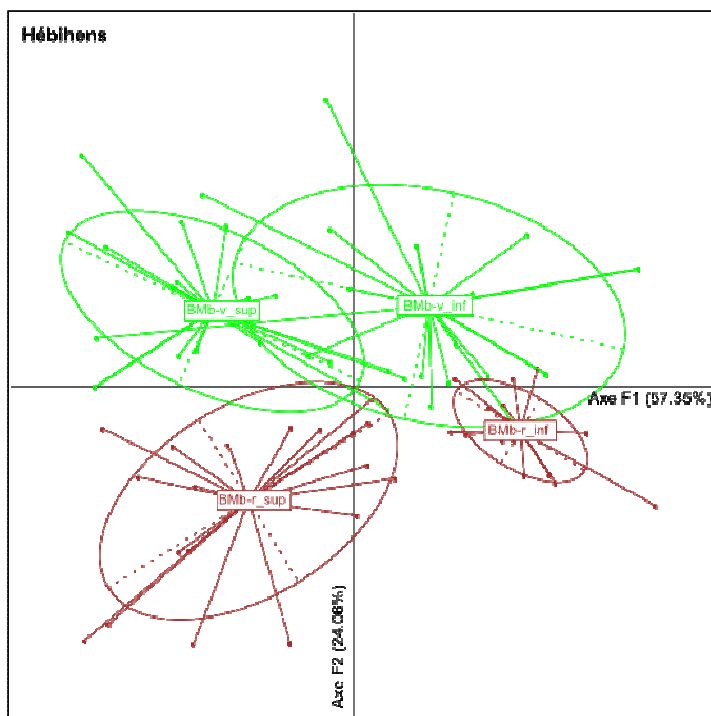
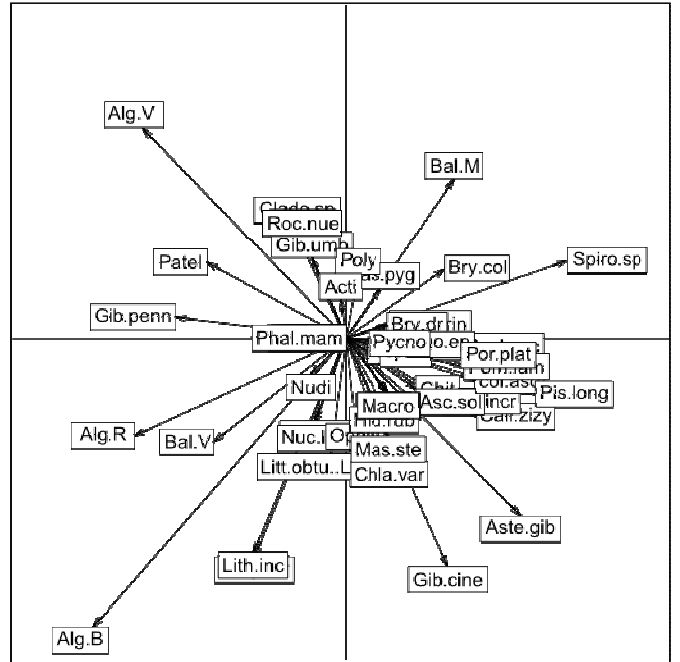
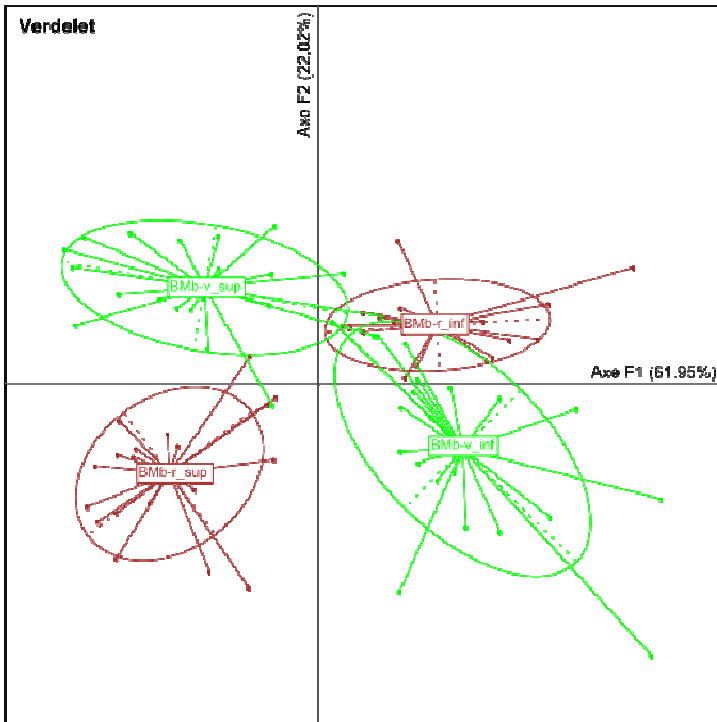


Fig.36. Analyses en Composantes Principales réalisées à partir de la totalité des variables exprimées en taux de recouvrement ou densités et échantillonnées sur les faces supérieures et inférieures de BMB-r et BMB-v pour a) le champ de blocs de l’île aux Moines et b) le champ de blocs des Hébihens. A l’échelle du champ de blocs de l’île aux Moines, seule la catégorie BMB-r est existant.

a)



b)

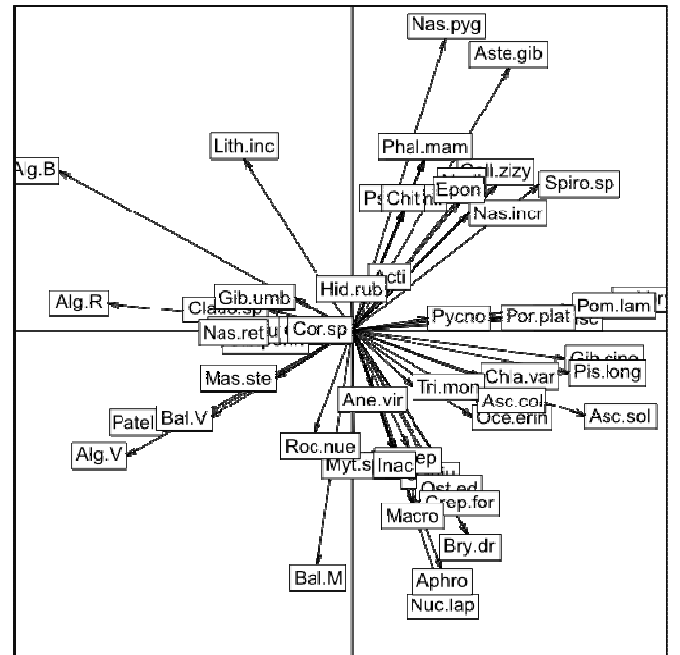
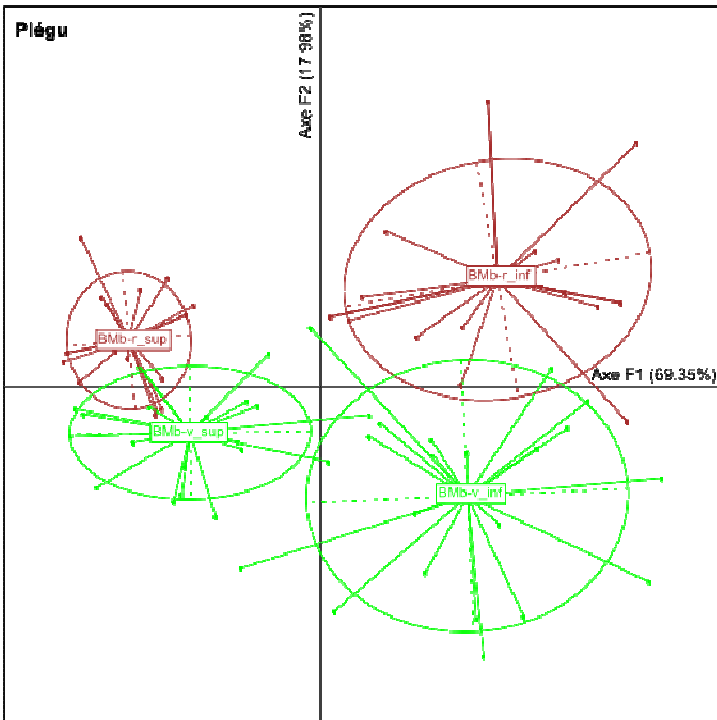


Fig.37. Analyses en Composantes Principales réalisées à partir de la totalité des variables exprimées en taux de recouvrement ou densités et échantillonnées sur les faces supérieures et inférieures de BMb-r et BMb-v pour a) le champ de blocs de l'îlot du Verdelet et b) le champ de blocs de Piégu.

Tableau 9

Résultats numériques des quatre ACP intergroupes et pour deux axes. Chaque ACP intergroupe est réalisée à partir des variables échantillonnées sur les faces supérieures et inférieures de BMb-r et BMb-v, sauf pour le champ de blocs de l'île aux Moines qui ne présente que la catégorie BMb-r. % var : pourcentage de variance.

Champ de blocs	Axes	Valeurs propres	% var
Ile aux Moines	F1	7,804	17,34
	F2	4,813	10,69
Hébihens	F1	3,177	57,35
	F2	1,333	24,06
Verdelet	F1	4,21	61,95
	F2	1,497	22,02
Piégu	F1	4,951	69,35
	F2	1,283	17,97

Le **champ de blocs des Hébihens** (peu fréquenté) présente la catégorie de blocs « BMb-v ». Dans le plan factoriel de la [figure 36](#), les **BMb-v sont nettement séparés des BMb-r par l'axe F2** (24,06% de la variance totale), particulièrement au niveau de **leurs faces supérieures**.

Pour les BMb-v en revanche, deux catégories de faces supérieures peuvent être distinguées : celles qui sont dominées par les variables « algues vertes », « *Spirobranchus lamarckii* », « patelles », « algues rouges », « *Gibbula pennanti* » et « roche nue », toutes situées sur la partie négative de l'axe F1 (57,35%), et celles qui sont davantage caractérisées par les variables situées sur la partie positive de l'axe, soit la faune coloniale (bryozoaires, ascidies éponges), les *Calliostoma zizyphinum* ou encore les *Trivia arctica*, généralement inféodés aux faces inférieures. Les faces inférieures de BMb-v suivent le même schéma : une partie d'entre elles est caractérisée par les variables « bryozoaires coloniaux », « bryozoaires dressés », « *Mimachlamys varia* » et « polychète » sur la partie positive de l'axe F1, et l'autre partie par les variables « roche nue », « patelles », « *Gibbula cineraria* », « balanes mortes », « algues vertes » et « algues rouges ».

Aux vu de ces résultats, nous pouvons donc avancer que les BMb-v des Hébihens correspondent : soit à des blocs très fréquemment retournés (i.e. faces supérieures et inférieures relativement similaires), soit à des blocs très récemment retournés (faces supérieures caractérisées par de la faune encroûtante et coloniale).

Au croisement des parties négatives des axes F2 et F1, les faces supérieures de BMb-r se retrouvent dominées par les algues brunes, *Lithophyllum incrustans*, *Cladophora* sp. et *Littorina obtusata* ou *fabalis*. Leurs faces inférieures sont caractérisées par les variables « éponges », « ascidies coloniales », « spirorbes », « *Asterina gibbosa* » et « *Porcellana platycheles* ». Les **BMb-r des Hébihens présentent globalement les mêmes caractéristiques que ceux de l'île aux Moines** et leurs faces supérieures et inférieures sont nettement distinguées dans le plan factoriel le long de l'axe F1.

Au niveau du **champ de blocs du Verdelet** (moyennement à très fréquenté), les faces supérieures de BMb-v et BMb-r sont également différentes (séparées par l'axe F2). Les BMb-v sont de nouveau caractérisés par les algues brunes, rouges, *Lithophyllum incrustans*, les balanes vivantes et les mollusques brouteurs (*Gibbula pennanti* et *Littorina obtusata*). Quant aux BMb-v, ils se démarquent par leurs forts recouvrements en algues vertes, en roche nue, par la présence de patelles et, sur certains d'entre eux, de la faune coloniale et/ou fixée.

Les faces inférieures de ces deux catégories de blocs sont également séparées par l'axe F2 (22,02%) dans le plan factoriel mais certaines faces inférieures de BMb-v présentent des similarités avec celles de BMb-r ou les faces supérieures de BMb-v (bryozoaires dressés, coloniaux, polychètes, *Nassarius pygmaeus*, *Gibbula umbilicalis*, roche nue...). Notons enfin que contrairement aux faces supérieures et inférieures de BMb-v qui peuvent présenter quelques similarités entre elles, celles des BMb-r sont très différentes.

Le **champ de blocs de Piégu** (extrêmement fréquenté) se démarque des précédents champs de blocs en présentant des faces supérieures de BMb-r et BMb-v assez similaires entre elles : ces dernières sont caractérisées par un mélange d'algues rouges et vertes, par de fortes densités de patelles et *Gibbula umbilicalis*, des recouvrements en balanes vivantes ou encore *Cladophora* sp.. Notons néanmoins que certains BMb-r restent caractérisés par des algues brunes et *Lithophyllum incrustans* tandis que certains BMb-v sont toujours dominés par de fortes proportions d'algues vertes, de la roche nue et des balanes mortes.

De la même manière que pour les précédents champs de blocs, les BMb-v montrent également des différences d'assemblages « dessus/dessous » nettement moins élevées que celles observées au niveau des BMb-r (elles demeurent importantes).

Les faces inférieures de BMb-r sont dominées par les éponges, *Asterina gibbosa*, *Calliostoma zizyphinum* et les spirorbes, tandis que celles des BMb-v sont davantage caractérisées par les ascidies et bryozoaires coloniaux, *Nucella lapillus*, *Gibbula cineraria*, la roche nue, les balanes mortes, *Pisidia longicornis* et *Porcellana platycheles*.

En résumé : L'hypothèse de départ est en partie confirmée : *les assemblages faune/flore des faces supérieures et inférieures de BM présentent effectivement plus de différences au niveau des blocs mobiles non retournés (BMb-r) qu'au niveau des blocs mobiles retournés (BMb-v).*

Des BMb-v dont les faces supérieures et inférieures sont relativement similaires (i.e. BMb-v très fréquemment retournés) peuvent être observés au sein des champs de blocs des Hébihens, du Verdelet et de Piégu. En revanche, l'analyse ne montre pas clairement une meilleure représentation de cette catégorie de blocs à l'échelle des champs de blocs les plus fréquentés (Verdelet et Piégu). Elle met néanmoins en évidence que les faces supérieures de BMb-v et BMb-r à ce niveau-là, et notamment à l'échelle du champ de blocs de Piégu, présentent *davantage de similarités entre elles*.

Rappelons également que seule une petite zone dans la partie nord-est du champ de blocs des Hébihens présente des BMb-v très fréquemment retournés (par les pêcheurs de crevettes). Les champs de blocs du Verdelet et de Piégu sont, quant à eux, parcourus sur toute leur surface par les pêcheurs de crabes.

2.3.5. Mise au point de l'Indicateur de Qualité Ecologique des Champs de Blocs : indice QECB

Les résultats obtenus à travers les précédentes analyses nous permettent d'identifier **16 variables biotiques ou abiotiques** qui répondent à la perturbation « retournement des blocs » de manière robuste (Tableau 10).

Tableau 10

Variables retenues pour le calcul de l'indicateur de Qualité Ecologique des Champs de Blocs (QECB), nécessitant d'être échantillonnées au sein d'un champ de blocs à l'échelle des faces supérieures et inférieures de 10 blocs mobiles et à l'échelle des faces supérieures d'au moins cinq blocs fixes (BF).

Taux de recouvrement	Densités	Paramètres abiotiques
Algues brunes	<i>Littorina obtusata</i> ou <i>fabalis</i>	Pourcentage de roche nue
Algues rouges	<i>Gibbula cineraria</i>	Pourcentage d'accolement des
Algues vertes opportunistes	<i>Gibbula pennanti</i>	faces inférieures de blocs mobiles
<i>Lithophyllum incrustans</i>	<i>Gibbula umbilicalis</i>	au substrat sous-jacent
Eponges	Spirorbidae	
Ascidies coloniales	<i>Spirobranchus lamarckii</i>	
Ascidies solitaires		
Balanes vivantes		

Au sein d'un champ de blocs, ces 16 variables vont être échantillonnées sur les faces supérieures et inférieures de **dix blocs mobiles** et sur les faces supérieures d'au moins cinq **blocs fixés** (maximum : 10 faces supérieures de blocs fixés). La mesure du pourcentage d'accolement au substrat en revanche, ne concerne que les faces inférieures de blocs mobiles.

Parmi ces 16 variables et selon la face de bloc considérée, certaines sont indicatrices d'un « bon état écologique » du bloc et d'autres d'une « dégradation » du bloc. Le [tableau 11](#) reprend ces différentes catégories.

L'indice QECB mis au point par Hily et Le Hir en 2004 n'utilisait pas forcément les mêmes variables et descripteurs (Cf. **Rapport final Programme national sur la diversité biologique – Programme de recherche espaces protégés 2004**), mais constitue une excellente base de travail pour la mise au point de la nouvelle formule de l'indice.

Pour rappel, la qualité écologique d'un champ de blocs (QECB) était alors égale à la qualité écologique d'un bloc (QEB) moyennée sur dix blocs. Chaque QECB était calculé de la façon suivante :

$$\text{QECB} = [(A + B - C + D - 5E) \text{ bloc } 1 + \dots + (A + B - C + D - 5E) \text{ bloc } n]/10$$

A : Différence dessus/dessous (écarts de recouvrement entre le dessus et le dessous d'un bloc, sur la base des types d'organismes montrant une sensibilité au retournement)

B : Pourcentage de recouvrement total entre faune et flore (sans algue verte)

C : Pourcentage total de recouvrement en algues vertes (indice algues vertes)

D : Indice taxonomique (présence/absence des organismes fixés)

E : Indice d'abondance de taxons identifiés comme bio-indicateurs (indice spirorbes)

Le calcul de l'indice QECB proposé dans notre étude se base également sur une **moyenne des valeurs de Qualité Ecologique de dix Blocs Mobiles** (i.e. dix valeurs QEBM).

Le calcul de la valeur de Qualité Ecologique d'un Bloc Mobile (QEBM) utilise deux formules présentées ci-après.

La **première formule** proposée permet de calculer la **valeur QEBM¹**, soit une valeur de QEBM **sans pondération** avec les mesures effectuées sur les faces supérieures de blocs fixés :

$$\text{QEBM}^1 = [(A + B + C + D) - (E + F)] + [(D' + B') - (A' + C' + E' + F')] + (G - (H + I))$$

⏟

**Valeur
Face supérieure BM
(VFS_{BM})**

⏟

**Valeur
Face inférieure BM
(VFI_{BM})**

⏟

**Valeur
Face supérieure + inférieure
BM (VFSI_{BM})**

Calcul de la valeur « Face supérieure de bloc mobile » (VFS_{BM}) :

A : Somme des taux de recouvrement en algues brunes + rouges

B : Taux de recouvrement total en *Lithophyllum incrustans*

C : Somme des densités de mollusques brouteurs *Littorina obtusata* ou *fabalis* + *Gibbula cineraria* + *Gibbula pennanti* + *Gibbula umbilicalis*

D : Somme des taux de recouvrement en éponges + ascidies coloniales + ascidies solitaires

E : Taux de recouvrement total en algues vertes opportunistes (*Ulva* sp. et *Enteromorpha* sp.)

F : Pourcentage de roche nue

Calcul de la valeur « Face inférieure de bloc mobile » (VFI_{BM}) :

A' : Somme des taux de recouvrement en algues brunes + rouges

B' : Taux de recouvrement total en *Lithophyllum incrustans*

C' : Somme des densités de mollusques brouteurs *Littorina obtusata* ou *fabalis* + *Gibbula cineraria* + *Gibbula pennanti* + *Gibbula umbilicalis*

D' : Somme des taux de recouvrement en éponges + ascidies coloniales + ascidies solitaires

E' : Taux de recouvrement total en algues vertes opportunistes

F' : Pourcentage de roche nue

Calcul de la valeur « Face supérieure + inférieure de bloc mobile » (VFSI_{BM}) :

G : (Somme des densités de spirorbes dessus-dessous) / 1000

H : (Somme des taux de recouvrement en balanes vivantes dessus-dessous) / 100

I : (Somme des densités de *Spirobranchus lamarckii* dessus-dessous) / 100

Au sein de la formule, la **mise en relation des variables** échantillonnées au niveau des faces supérieures et inférieures de blocs mobiles suit la même logique que celle proposée dans la formule de QECB initiale : les variables indicatrices d'un « bon état écologique » des blocs sont regroupées ensemble, et celles qui témoignent d'une « dégradation » des blocs leur

sont soustraites. Notons que la signification des variables ainsi que leur regroupement diffèrent selon la face de bloc considérée (Tableau 11).

De manière à **comparer** les assemblages faune/flore des faces supérieures et inférieures de BM, la formule additionne les valeurs « VFS_{BM} » et « VFI_{BM} ». Leur somme témoigne de la « **distance** » ou « **écart** » entre les assemblages « dessus/dessous » de blocs mobiles.

Les densités de spirorbes (G), de *Spirobranchus lamarckii* (I) et les taux de recouvrements en balanes vivantes (H), peuvent présenter des valeurs d'abondance très élevées, à la fois sur les faces supérieures et inférieures de blocs (e.g. jusque 24840 spirorbes dénombrés à l'échelle d'un bloc des Hébihens et jusque 1038 *Spirobranchus lamarckii* à l'échelle d'un bloc du Verdelet). Par conséquent, ces variables sont regroupées ensemble pour le calcul de la valeur « $VFSI_{BM}$ ». Néanmoins, de manière à ce que la valeur $VFSI_{BM}$ ne soit pas trop élevée par rapport aux valeurs VFS_{BM} et VFI_{BM} , la **formule $QEBM^1$** propose une division de la densité totale de spirorbes par 1000 et une division des densités et taux de recouvrements totaux de *Spirobranchus lamarckii* et balanes vivantes par 100. Cette pondération permet d'obtenir des valeurs théoriques de ce troisième terme de la formule de l'indice, **du même ordre de grandeur** que les deux premiers termes.

Enfin, puisque les zones de « dessous de blocs » en contact direct avec le substrat sous-jacent ne peuvent être colonisées par les organismes encroûtants, fixés ou coloniaux, toutes les mesures de pourcentages effectuées sur les faces inférieures de blocs mobiles sont ramenées à **une surface colonisable à 100%**. Cette transformation est possible en utilisant les « pourcentages d'accolement des faces inférieures avec le substrat sous-jacent ».

La **seconde formule** permet de calculer la **valeur finale $QEBM^2$** pondérée par les mesures effectuées sur les faces supérieures de blocs fixés. Elle utilise la valeur $QEBM^1$ multipliée par la valeur absolue du ratio VFS_{BM} / VFS_{BF} :

$$QEBM^2 = QEBM^1 * (| VFS_{BM} / VFS_{BF} |)$$

Où

$$VFS_{BF} = VFS_{BF} \text{ moyenne} + (G - (H + I))$$

VFS_{BF} moyenne : Valeur moyenne des cinq VFS_{BF} obtenues à partir des relevés effectués sur les faces supérieures de blocs fixés (BF)

G : (Densité totale de spirorbes) / 1000

H : (Taux de recouvrement total en balanes vivantes) / 100

I : (Densité totale de *Spirobranchus lamarckii*) / 100

Tableau 11

Variables collectées sur les faces supérieures et inférieures des blocs mobiles ou sur les faces supérieures uniquement des blocs fixés. Elles sont soit indicatrices d'un "bon état écologique", soit indicatrices d'une "dégradation" de la face de bloc considérée.

Face supérieure des blocs (mobiles ou fixés)

Variables indicatrices d'un "bon état écologique"

A	Recouvrement en algues brunes + algues rouges
B	Recouvrement en <i>Lithophyllum incrustans</i>
C	Densités de mollusques brouteurs : <i>Littorina obtusata</i> (ou <i>Littorina fabalis</i>) + <i>Gibbula cineraria</i> + <i>Gibbula pennanti</i> + <i>Gibbula umbilicalis</i>
D	Recouvrement en éponges + ascidies coloniales + ascidies solitaires

Variables indicatrices d'une "dégradation"

E	Recouvrement en algues vertes opportunistes (<i>Ulva</i> sp. et <i>Enteromorpha</i> sp.)
F	Pourcentage de roche nue

Face inférieure des blocs mobiles

Variables indicatrices d'un "bon état écologique"

D'	Recouvrement en éponges + ascidies coloniales + ascidies solitaires
B'	Recouvrement en <i>Lithophyllum incrustans</i>

Variables indicatrices d'une "dégradation"

A'	Recouvrement en algues brunes + algues rouges
C'	Densités de mollusques brouteurs : <i>Littorina obtusata</i> (ou <i>Littorina fabalis</i>) + <i>Gibbula cineraria</i> + <i>Gibbula pennanti</i> + <i>Gibbula umbilicalis</i>
E'	Recouvrement en algues vertes opportunistes (<i>Ulva</i> sp. et <i>Enteromorpha</i> sp.)
F'	Pourcentage de roche nue

Face supérieure + inférieure des blocs mobiles Face supérieure uniquement des blocs fixés

Variables indicatrices d'un "bon état écologique"

G	Densité de spirorbes
----------	----------------------

Variables indicatrices d'une "dégradation"

H	Recouvrement en balanes vivantes
I	Densité de <i>Spirobranchus lamarckii</i>

A partir des valeurs de Qualité Ecologique des Blocs Mobiles obtenues pour 10 blocs mobiles à l'échelle d'un champ de blocs, il est ensuite possible de calculer la valeur **QECB du champ de blocs** considéré:

$$\text{QECB} = [\text{QEBM}^2_{\text{bloc 1}} + \dots + \text{QEBM}^2_{\text{bloc n}}]/10$$

De façon théorique, l'indice QECB peut varier entre -420 et +420*

*Bornes calculées à partir des valeurs théoriques maximales et minimales des éléments de la formule QEBM¹

2.3.6. Valeurs de QECB obtenues pour les quatre champs de blocs costarmoricains au cours de l'année 2009-2010

Le [tableau 12](#) présente les résultats de QECB obtenus pour les champs de blocs suivis (île aux Moines, Hébihens, Verdelet et Piégu), en mars et septembre 2009 puis en mars et septembre 2010 (marées d'équinoxe sur deux années consécutives).

Tableau 12

Valeurs de Qualité Ecologique de Champs de Blocs (QECB) obtenues pour l'île aux Moines (champ de blocs non fréquenté à l'année), les Hébihens (champ de blocs peu fréquenté à l'année), le Verdelet (champ de blocs moyennement à très fréquenté à l'année) et Piégu (champ de blocs extrêmement fréquenté à l'année), au printemps et automne 2009 puis au printemps et automne 2010.

Champ de blocs	mars 2009	septembre 2009	mars 2010	septembre 2010
Ile aux Moines	184	169	139	170
Hébihens	32	30	63	67
Verdelet	175	125	27	-22
Piégu	2	22	14	22

Les valeurs de QECB obtenues pour chaque champ de blocs montrent que seul le mois de mars 2010 *reflète parfaitement le gradient de perturbation* observé d'un site à l'autre. Le champ de blocs de l'île aux Moines affiche alors une valeur de QECB relativement élevée (égale à 139) et les trois autres champs de blocs des valeurs de plus en plus faibles à mesure qu'ils sont fréquentés par les pêcheurs à pied (QECB_{Ile aux Moines} > QECB_{Hébihens} > QECB_{Verdelet} > QECB_{Piégu}).

Nous remarquons aussi que les champs de blocs de l'île aux Moines et de Piégu, situés chacun à une extrémité du gradient de perturbation, présentent des valeurs de QECB *plus stables dans le temps* que celles des champs de blocs des Hébihens et du Verdelet.

Ces derniers subissent en effet un niveau de perturbation peu à moyennement élevé. Cette situation intermédiaire semble à l'origine de fortes variations de QECB. Le Verdelet notamment, affiche un QECB égal à 175 en mars 2009, à 125 en septembre 2009, à 27 en mars 2010 et à -22 en septembre 2010. Ces variations laissent à penser que le champ de blocs est de plus en plus fréquenté et que sa qualité écologique diminue en conséquence. Pourtant, les comptages de pêcheurs à pied réalisés par VivArmor Nature montrent une *fréquentation régulière et constante de l'habitat* en 2009. L'aspect « visuel » du champ de blocs (nous y reviendrons dans le **point 2.4.** des résultats) est également toujours le même : les proportions de BMb-r et BMb-v à l'échelle de l'habitat sont globalement identiques.

Les fortes valeurs de QECB obtenues pour ce champ de blocs en mars et septembre 2009, peuvent, par conséquent, s'expliquer de la manière suivante : une observation fine des données montre que les BMb-r échantillonnés à ces périodes, correspondent à des *blocs qui n'ont jamais subi de retournement ou sont en phase finale de recolonisation*. En effet, au niveau de leurs faces inférieures, la faune coloniale + fixée peut atteindre 60% de recouvrement. Les pourcentages de roche nue sur les faces supérieures et inférieures sont également très faibles, et la couverture d'algues brunes + rouges au niveau des faces supérieures se rapproche souvent de 100%.

Par ailleurs, le **tableau 13** montre que les valeurs moyennes des ratios VFS_{BM} / VFS_{BF} obtenues pour le Verdelet, sont relativement plus élevées que celles calculées pour les autres champs de blocs. Plus la valeur du ratio est proche de 1, plus la similarité des faces supérieures de BM avec celles des BF est forte. Les valeurs de ratio du Verdelet sont souvent plus proches de 2, cela signifie que la valeur VFS_{BM} est plus élevée que la valeur VFS_{BF} .

A l'échelle d'un champ de blocs moyennement à très fréquenté, l'échantillonnage aléatoire des BMb-r et BMb-v peut en effet conduire à la sélection de blocs de bonne à très bonne qualité écologique. Ce cas de figure est en revanche plus rare à l'échelle d'un champ de blocs extrêmement fréquenté qui ne présente presque plus de BMb-r (cas de Piégu). A l'inverse, un champ de blocs non à peu fréquenté peut également présenter des BMb-r de moins bonne qualité, sans qu'ils aient pour autant subi un retournement. C'est le cas de certains blocs de l'île aux Moines, abrasés puis polis par les sédiments environnants et qui présentent des taux de roche nue plus élevés au niveau de leurs faces supérieures. Les BMb-r des Hébihens montrent également des taux d'accolement relativement élevés, d'où une valeur de QECB parfois moins élevée que celle du Verdelet.

Par ailleurs, bien que les champs de blocs soient généralement plus fréquentés l'été, les résultats de QECB ne montrent aucune variation saisonnière.

Partie III – Résultats

Tableau 13

Valeurs moyennes des ratios VFSBM / VFSBF obtenues à partir des BMb-r et BMb-v de chaque champ de blocs, pour les mois de mars et septembre 2009 puis mars et septembre 2010.

	Valeur moyenne du ratio VFSBM / VFSBF pour les BMb-r	Valeur moyenne du ratio VFSBM / VFSBF pour les BMb-v		Valeur moyenne du ratio VFSBM / VFSBF pour les BMb-r	Valeur moyenne du ratio VFSBM / VFSBF pour les BMb-v
Mars 2009			Mars 2010		
Ile aux Moines	1,10		Ile aux Moines	0,90	
Hébihens	0,71	0,34	Hébihens	0,96	0,27
Ilot du Verdelet	2,57	0,76	Ilot du Verdelet	1,91	1,24
Piégu	0,39	0,13	Piégu	0,55	0,12
Septembre 2009			Septembre 2010		
Ile aux Moines	1,06		Ile aux Moines	1,17	
Hébihens	0,73	0,35	Hébihens	0,85	0,08
Ilot du Verdelet	2,04	0,18	Ilot du Verdelet	1,94	0,47
Piégu	0,57	0,14	Piégu	0,66	0,16

2.4. Quantification de la pression de pêche à pied sur l’habitat « champ de blocs » : application de l’Indice Visuel de Retournement des blocs (IVR)

2.4.1. Présentation des valeurs théoriques d’IVR

Comme précisé dans le **point 1.4.1.b** de la partie Matériel et Méthodes, l’application de l’Indice Visuel de Retournement des blocs (IVR) redéfini et recalibré, se base sur une *stratification des champs de blocs* et le *dénombrement* de leurs blocs mobiles « bruns-rouges » et « blancs-verts » (BMb-r et BMb-v). Les différentes étapes du protocole de terrain ont été détaillées dans le **point 1.4.1.b**. Nous pouvons néanmoins rappeler la **figure 28** qui correspond à un exemple théorique de champ de blocs et d’application de l’IVR à cette échelle :

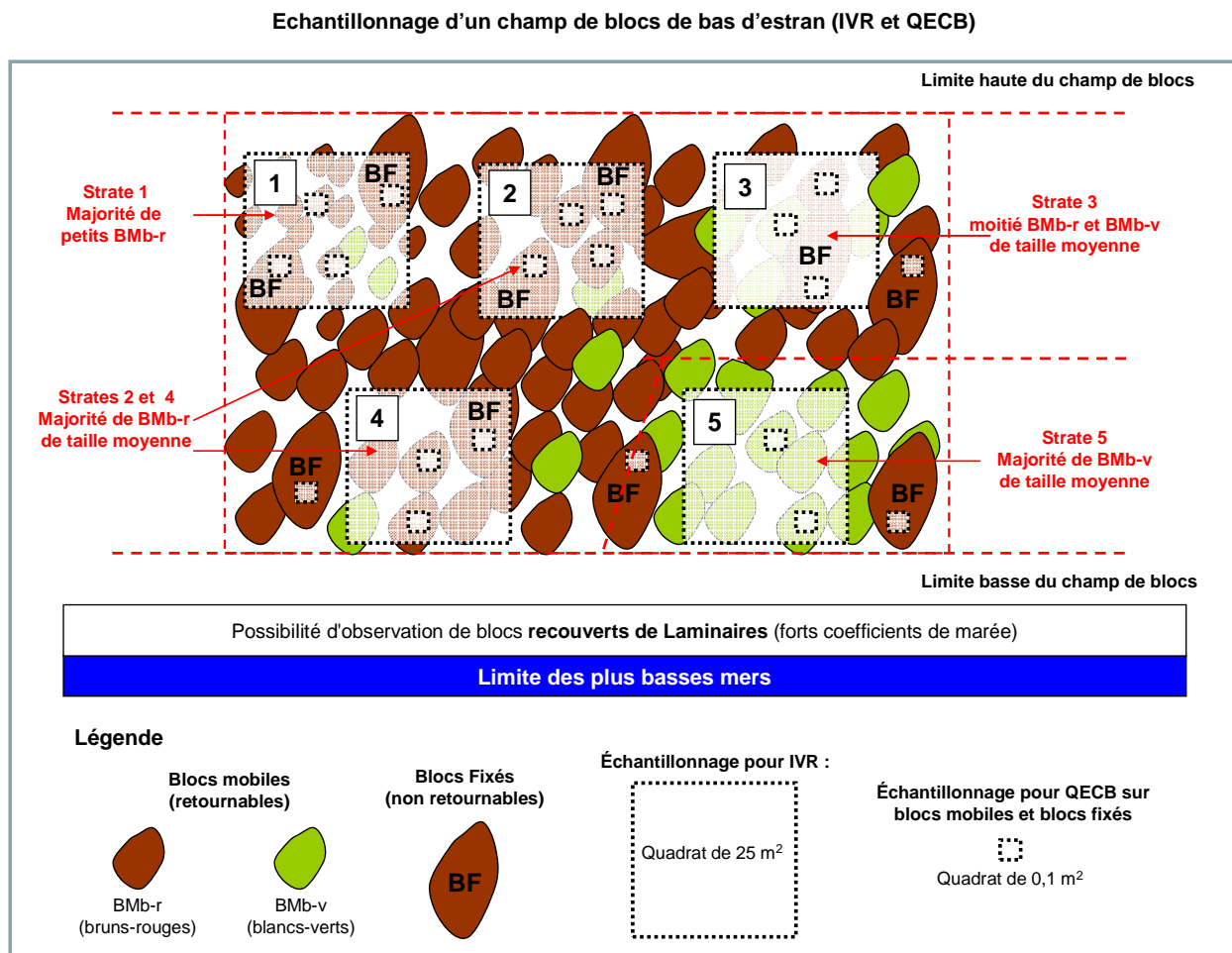


Fig.28. Exemple de stratification d’un champ de blocs de bas d’estran. La pose des quadrats de 25m² pour la mesure de l’IVR suit la stratification définie. L’échantillonnage des faces supérieures et inférieures des blocs mobiles (BMb-r et BMb-v) et fixés (BF) peut se faire à l’intérieur de ces quadrats.

Dans cet exemple, la sélection des **dix blocs mobiles** et des **dix (ou au minimum cinq) blocs fixés** à échantillonner pour l’obtention de l’indice QECB, est également représentée.

Nous préconisons en effet une *sélection aléatoire* de deux blocs mobiles *à l'intérieur de chaque quadrat de 25 m²*. De cette manière, nous entendons favoriser la prise en compte de toutes les catégories de blocs mobiles existant à l'échelle du champ de blocs considéré (petits blocs, grands blocs, blocs « bruns-rouges », blocs « blancs-verts »).

Les quadrats de 25 m² en revanche, sont susceptibles de ne pas abriter de blocs fixés. Les faces supérieures de ces derniers peuvent donc être échantillonnées à l'extérieur des grands quadrats.

Les dénombrements de BMb-r et BMb-v effectués dans chaque quadrat de 25m² sont ensuite ramenés à *des pourcentages* à l'échelle d'un champ de blocs. A partir des proportions de BMb-r et BMb-v obtenues, **une note d'IVR, qui varie entre 0 et 5**, peut être attribuée au champ de blocs (Tableaux 14 à 19).

L'Indice Visuel de Retournement permet finalement de caractériser la pression de pêche à pied à l'échelle du « paysage » champ de blocs. Plus celui-ci est de couleur « blanche-verte », plus cela signifie que la perturbation est forte et donc, plus la valeur de l'IVR est élevée. L'approche paysagère en milieu intertidal est encore nouvelle et reste à définir précisément d'un point de vue écologique. Le manuscrit "*Can we use a landscape approach to assess natural and anthropogenic perturbations of the rocky shore ecosystems?*" est présenté en annexe 5. Consacré au compte rendu de l'atelier "Paysages sous-marin" (Brest, mars 2011) et en cours de publication dans un ouvrage spécial (ed. Springer), il mène une première réflexion sur les possibilités d'analyse paysagère des estrans rocheux. Il rappelle notamment l'IVR qui utilise les changements visuels des champs de blocs comme indicateurs de perturbation et qui permet de suivre les variations de l'habitat au cours du temps.

Les tableaux 14 à 19 présentent une description « paysagère » de la perturbation pour chaque valeur d'IVR. Ils reprennent également les principales caractéristiques des faces supérieures et inférieures de BMb-r et BMb-v.

Plus la perturbation de pêche à pied augmente à l'échelle d'un champ de blocs (i.e. augmentation de la valeur d'IVR), plus les assemblages faunistiques et floristiques des BMb-r et BMb-v ont tendance à s'appauvrir. Sur un champ de blocs d'IVR égal à 4 ou 5, la fréquence de retournement des blocs mobiles est en général très élevée. Par conséquent, les faces supérieures et inférieures des BMb-v sont généralement très ressemblantes. La plupart des blocs « bruns-rouges » (BMb-r) sont, quant à eux, en cours de recolonisation. Cependant, il faut noter qu'un champ de blocs d'IVR égal à 3, 4 ou 5, est aussi susceptible d'abriter des BMb-r qui n'ont jamais subi de retournement.

Tableau 14

Présentation de la valeur 0 de l'Indice Visuel de Retournement des blocs (IVR) et des caractéristiques des BMb-r et BMb-v associées à cette valeur.

Valeur IVR	IVR = 0
Pourcentages de blocs "bruns/rouges" (BMb-r)	Entre 96% et 100%
Pourcentages de blocs "blancs/verts" (BMb-v)	Entre 0% et 4%
Description paysagère de la perturbation à l'échelle du champ de blocs	<p>Pas d'impact visible. La couverture d'algues brunes et rouges est uniforme à la surface des blocs sur l'ensemble du champ de blocs. L'observation de quelques blocs retournés reste exceptionnelle.</p> <p>Pas de blocs ou de rares blocs retournés par les pêcheurs à pied, présence quasi-exclusive de blocs "bruns/rouges"</p>
Caractéristiques des faces supérieures des BMb-r	<ul style="list-style-type: none"> • Algues brunes et rouges: Taux de recouvrement très élevés • Faune peu à moyennement mobile (Trochidae, Nassariidae, Muricidae, Littorinidae...): Densités et diversité élevées
Caractéristiques des faces inférieures des BMb-r	<ul style="list-style-type: none"> • Très colorées, très forte diversité de couleurs • Espèces coloniales et encroûtantes (éponges, ascidies, bryozoaires): Taux de recouvrement élevés • Espèces dressées (ascidies solitaires, bryozoaires dressés): Densités élevées • Faune mobile (Opisthobranches, Echinodermes, Trochidae, Nassariidae, Muricidae, Triviidae, Pectinidae, Acanthochitonidae,...): Densité élevée • Spirorbes : Densités très élevées
Caractéristiques des faces supérieures des BMb-v	<ul style="list-style-type: none"> • Blocs retournés une seule fois, processus de recolonisation en cours et non interrompus • Selon le stade de recolonisation : Présence d'espèces coloniales et encroûtantes (éponges, ascidies, bryozoaires) en cours de dessiccation; Pourcentages de roche nue élevés; Fins tapis d'<i>Enteromorpha</i> sp. ou tapis épais d'<i>Enteromorpha</i> sp. ou <i>Ulva</i> sp.; Petites zones de recolonisation par les algues brunes et rouges; Faune mobile peu abondante et commune (e.g. <i>Patella</i> sp., <i>Gibbula</i> spp., Amphipodes).
Caractéristiques des faces inférieures des BMb-v	<ul style="list-style-type: none"> • Blocs retournés une seule fois, processus de recolonisation en cours et non interrompus • Selon le stade de recolonisation : Algues brunes et rouges en décomposition; Présence de nombreux décomposeurs (e.g. Amphipodes) et mollusques brouteurs (e.g. <i>Gibbula</i> spp.); Forte mortalité des spirorbes; Pourcentages de roche nue élevés; Recolonisation progressive des faces inférieures par la faune encroûtante, coloniale, fixée et mobile. • Spirorbes : Densités très faibles • Possibilité de sédiment azoïque et noir sous les blocs qui viennent d'être retournés

Tableau 15

Présentation de la valeur 1 de l'Indice Visuel de Retournement des blocs (IVR) et des caractéristiques des BMB-r et BMB-v associées à cette valeur.

Valeur IVR	IVR = 1
Pourcentages de blocs "bruns/rouges" (BMB-r)	Entre 76% et 95%
Pourcentages de blocs "blancs/verts" (BMB-v)	Entre 5% et 24%
Description paysagère de la perturbation à l'échelle du champ de blocs	La couleur du champ de blocs est dominée par le brun et/ou le rouge. Quelques BMB-v apparaissent de manière dispersée Forte dominance des blocs « bruns/rouges » et faible représentation des blocs « blancs/verts »
Caractéristiques des faces supérieures des BMB-r	<ul style="list-style-type: none"> • Algues brunes et rouges: Taux de recouvrement très élevés • Faune peu à moyennement mobile (Trochidae, Nassariidae, Muricidae, Littorinidae...): Densités et diversité élevées
Caractéristiques des faces inférieures des BMB-r	<ul style="list-style-type: none"> • Assez à très colorées, forte diversité de couleurs • Espèces coloniales et encroûtantes (éponges, ascidies, bryozoaires): Taux de recouvrement élevés • Espèces dressées (ascidies solitaires, bryozoaires dressés): Densités élevées • Faune mobile (Opisthobranches, Echinodermes, Trochidae, Nassariidae, Muricidae, Triviidae, Pectinidae, Acanthochitonidae,...): Densité élevée • Spirorbes : Densités très élevées
Caractéristiques des faces supérieures des BMB-v	<ul style="list-style-type: none"> • Blocs retournés une fois à quelques rares fois dans l'année, processus de recolonisation en cours mais qui ont pu être interrompus • Selon le stade de recolonisation : Présence d'espèces coloniales et encroûtantes (éponges, ascidies, bryozoaires) en cours de dessiccation; Pourcentages de roche nue élevés; Fins tapis d'<i>Enteromorpha</i> sp. ou tapis épais d'<i>Enteromorpha</i> sp. ou <i>Ulva</i> sp., Petites zones de recolonisation par les algues brunes et rouges; Faune mobile peu abondante et commune (e.g. <i>Patella</i> sp., <i>Gibbula</i> spp., Amphipodes).
Caractéristiques des faces inférieures des BMB-v	<ul style="list-style-type: none"> • Blocs retournés une fois à quelques rares fois dans l'année, processus de recolonisation en cours mais qui ont pu être interrompus • Selon le stade de recolonisation : Algues brunes et rouges en décomposition; Présence de nombreux décomposeurs (e.g. Amphipodes) et mollusques brouteurs (e.g. <i>Gibbula</i> spp.); Forte mortalité des spirorbes; Pourcentages de roche nue élevés; Recolonisation progressive des faces inférieures par la faune encroûtante, coloniale, fixée et mobile. • Spirorbes : Densités très faibles • Possibilité de sédiment azoïque et noir sous les blocs qui viennent d'être retournés

Tableau 16

Présentation de la valeur 2 de l'Indice Visuel de Retournement des blocs (IVR) et des caractéristiques des BMb-r et BMb-v associées à cette valeur.

Valeur IVR	IVR = 2
Pourcentages de blocs "bruns/rouges" (BMb-r)	Entre 56% et 75%
Pourcentages de blocs "blancs/verts" (BMb-v)	Entre 25 et 44%
Description paysagère de la perturbation à l'échelle du champ de blocs	<p>La couleur du champ de blocs est toujours dominée par le brun et/ou le rouge mais il est possible de distinguer une bonne proportion de blocs retournés (blancs ou verts selon la saison). Les zones perturbées commencent à se distinguer des zones non perturbées.</p> <p>Dominance des blocs "bruns/rouges" mais bonne proportion de blocs "blancs/verts"</p>
Caractéristiques des faces supérieures des BMb-r	<ul style="list-style-type: none"> • Algues brunes et rouges: Taux de recouvrement élevés • Faune peu à moyennement mobile (Trochidae, Nassariidae, Muricidae, Littorinidae...): Densités élevées
Caractéristiques des faces inférieures des BMb-r	<ul style="list-style-type: none"> • Moyennement à assez colorées • Espèces coloniales et encroûtantes (éponges, ascidies, bryozoaires): Taux de recouvrement moyens à élevés • Espèces dressées (ascidies solitaires, bryozoaires dressés): Densités moyennes • Faune mobile (Opisthobranches, Echinodermes, Trochidae, Nassariidae, Muricidae, Triviidae, Pectinidae, Acanthochitonidae,...): Densités élevées • Spirorbes : Densités élevées
Caractéristiques des faces supérieures des BMb-v	<ul style="list-style-type: none"> • Blocs qui ont pu être retournés deux à trois fois dans l'année, processus de recolonisation en cours mais qui ont pu être interrompus • Selon le stade de recolonisation : Présence d'espèces coloniales et encroûtantes (éponges, ascidies, bryozoaires) en cours de dessiccation; Pourcentages de roche nue élevé; Fins tapis d'<i>Enteromorpha</i> sp. ou tapis épais d'<i>Enteromorpha</i> sp. ou <i>Ulva</i> sp.; Très petites zones de recolonisation par les algues brunes et rouges; Faune mobile peu abondante et commune (e.g. <i>Patella</i> sp., <i>Gibbula</i> spp., Amphipodes).
Caractéristiques des faces inférieures des BMb-v	<ul style="list-style-type: none"> • Blocs qui ont pu être retournés une fois à deux à trois fois dans l'année, processus de recolonisation en cours mais qui ont pu être interrompus • Selon le stade de recolonisation : Algues brunes et rouges en décomposition; Présence de nombreux décomposeurs (e.g. Amphipodes) et mollusques brouteurs (e.g. <i>Gibbula</i> spp.); Forte mortalité des spirorbes; Pourcentages de roche nue élevés; Recolonisation progressive des faces inférieures par la faune encroûtante, coloniale, fixée et mobile. • Spirorbes : Densités très faibles • <i>Spirobranchus lamarckii</i>: assez nombreux • Possibilité de sédiment azoïque et noir sous les blocs qui viennent d'être retournés

Tableau 17

Présentation de la valeur 3 de l'Indice Visuel de Retournement des blocs (IVR) et des caractéristiques des BMb-r et BMb-v associées à cette valeur.

Valeur IVR	IVR = 3
Pourcentages de blocs "bruns/rouges" (BMb-r)	Entre 36% et 55%
Pourcentages de blocs "blancs/verts" (BMb-v)	Entre 45% et 64%
Description paysagère de la perturbation à l'échelle du champ de blocs	La distinction de dominance entre les zones perturbées et non perturbées n'est plus possible. Une alternance de secteurs encore riches (zones de blocs « bruns et/ou rouges ») et de zones très perturbées (zones de blocs « blancs et/ou verts ») est observée Représentation équivalente de blocs « bruns/rouges » et blocs « blancs/verts »
Caractéristiques des faces supérieures des BMb-r	<ul style="list-style-type: none"> • Algues brunes et rouges: Taux de recouvrement assez élevés • Algues vertes opportunistes: Taux de recouvrement peu élevés • Roche nue: pourcentages peu à moyennement élevés • Faune peu à moyennement mobile (Trochidae, Nassariidae, Muricidae, Littorinidae...): Densités moyennement élevées
Caractéristiques des faces inférieures des BMb-r	<ul style="list-style-type: none"> • Moyennement colorées • Espèces coloniales et encroûtantes (éponges, ascidies, bryozoaires): Taux de recouvrement moyennement élevés, dominance de bryozoaires coloniaux • Espèces dressées (ascidies solitaires, bryozoaires dressés): Faibles à très faibles densités • Faune mobile (Opisthobranches, Echinodermes, Trochidae, Nassariidae, Muricidae, Triviidae, Pectinidae, Acanthochitonidae,...): Densités peu élevées • Spirorbes : Densités moyennes à élevées • <i>Spirobranchus lamarckii</i>: Densités moyennes à élevées • Balanes: Taux de recouvrement moyens
Caractéristiques des faces supérieures des BMb-v	<ul style="list-style-type: none"> • Blocs qui ont pu être retournés plusieurs fois dans l'année. Dans ce second cas, les processus de recolonisation ont souvent été interrompus • Selon le stade de recolonisation : Présence d'espèces coloniales et encroûtantes (éponges, ascidies, bryozoaires) en cours de dessiccation; Pourcentages de roche nue élevés; Fins tapis d'<i>Enteromorpha sp.</i> ou tapis épais d'<i>Enteromorpha sp.</i> ou <i>Ulva sp.</i>; Petits patches d'algues brunes et rouges souvent altérés par des retournements de bloc successifs; Faune mobile peu abondante et commune (e.g. <i>Patella sp.</i>, <i>Gibbula spp.</i>, Amphipodes)
Caractéristiques des faces inférieures des BMb-v	<ul style="list-style-type: none"> • Blocs qui ont pu être retournés plusieurs fois dans l'année. Dans ce second cas, les processus de recolonisation ont souvent été interrompus • Selon le stade de recolonisation : Quelques algues brunes et rouges rarement en décomposition; Rare présence de nombreux décomposeurs (e.g. Amphipodes) et mollusques brouteurs (e.g. <i>Gibbula spp.</i>): Forte mortalité des spirorbes; Pourcentages de roche nue élevés; Petite recolonisation des faces inférieures par la faune encroûtante, coloniale, fixée et mobile. • Spirorbes : Faibles à très faibles densités • <i>Spirobranchus lamarckii</i>: très nombreux

Tableau 18

Présentation de la valeur 4 de l'Indice Visuel de Retournement des blocs (IVR) et des caractéristiques des BMb-r et BMb-v associées à cette valeur.

Valeur IVR	IVR = 4
Pourcentages de blocs "bruns/rouges" (BMb-r)	Entre 16% et 35%
Pourcentages de blocs "blancs/verts" (BMb-v)	Entre 65% et 84%
Description paysagère de la perturbation à l'échelle du champ de blocs	Les secteurs visiblement perturbés dominant largement. La distinction des BMb-r et BMb-v devient ambiguë. Leurs faces supérieures et inférieures présentent très fréquemment des caractéristiques communes. Faible représentation des blocs « bruns/rouges » et dominance des blocs « blancs/verts »
Caractéristiques des faces supérieures des BMb-r	<ul style="list-style-type: none"> • Algues brunes et rouges: Taux de recouvrement peu à très peu élevés • Algues vertes opportunistes: Taux de recouvrement peu à moyennement élevés • Roche nue: pourcentages moyennement élevés • Faune peu à moyennement mobile (Trochidae, Nassariidae, Muricidae, Littorinidae...): Faibles densités
Caractéristiques des faces inférieures des BMb-r	<ul style="list-style-type: none"> • Peu à très peu colorées • Espèces coloniales et encroûtantes (éponges, ascidies, bryozoaires): Taux de recouvrement peu à moyennement élevés, très forte dominance de bryozoaires coloniaux • Espèces dressées (ascidies solitaires, bryozoaires dressés): rares • Faune mobile (Opisthobranches, Echinodermes, Trochidae, Nassariidae, Muricidae, Triviidae, Pectinidae, Acanthochitonidae,...): Faibles densités • Spirorbes : Densités moyennes à faibles • <i>Spirobranchus lamarckii</i>: Densités moyennes à élevées • Balanes principalement mortes: Taux de recouvrement moyens
Caractéristiques des faces supérieures des BMb-v	<ul style="list-style-type: none"> • Blocs fréquemment retournés dans l'année, dont les processus de recolonisation sont souvent interrompus • Selon le stade de recolonisation : Faibles recouvrements d'espèces coloniales et encroûtantes (ascidies, bryozoaires) en cours de dessiccation; Pourcentages de roche nue très élevés; Densités de <i>Pomatoceros lamarckii</i> élevées; Taux de recouvrement élevés en <i>Enteromorpha sp.</i> et/ou <i>Ulva sp.</i>; Très rares petites taches d'algues brunes et rouges; Faune mobile rare et commune (e.g. <i>Patella sp.</i>, <i>Gibbula spp.</i>, Amphipodes).
Caractéristiques des faces inférieures des BMb-v	<ul style="list-style-type: none"> • Blocs fréquemment retournés dans l'année, dont les processus de recolonisation sont souvent interrompus • Selon le stade de recolonisation : Rares restes d'algues brunes et rouges; Très forte mortalité des spirorbes; Pourcentages de roche nue très élevés; Quelques bryozoaires et ascidies coloniales; Faible recolonisation des faces inférieures par la faune encroûtante, coloniale et fixée. • Spirorbes : Faibles à très faibles densités • <i>Spirobranchus lamarckii</i>: très nombreux et dominants

Tableau 19

Présentation de la valeur 5 de l'Indice Visuel de Retournement des blocs (IVR) et des caractéristiques des BMb-r et BMb-v associées à cette valeur.

Valeur IVR	IVR = 5
Pourcentages de blocs "bruns/rouges" (BMb-r)	Entre 0% et 15%
Pourcentages de blocs "blancs/verts" (BMb-v)	Entre 85% et 100%
Description paysagère de la perturbation à l'échelle du champ de blocs	Les BMb-r sont pratiquement inexistants. Le champ est globalement blanc et/ou vert selon la saison. Très faible représentation des blocs « bruns/rouges » et très forte dominance des blocs « blancs/verts »
Caractéristiques des faces supérieures des BMb-r	<ul style="list-style-type: none"> • Algues brunes et rouges: Taux de recouvrement peu à très peu élevés • Algues vertes opportunistes: Taux de recouvrement peu à moyennement élevés • Roche nue: pourcentages moyennement élevés • Faune peu à moyennement mobile (Trochidae, Nassariidae, Muricidae, Littorinidae...): Très faibles densités
Caractéristiques des faces inférieures des BMb-r	<ul style="list-style-type: none"> • Peu à très peu colorées • Espèces coloniales et encroûtantes (éponges, ascidies, bryozoaires): Taux de recouvrement peu élevés, très forte dominance de bryozoaires coloniaux • Espèces dressées (ascidies solitaires, bryozoaires dressés): rares • Faune mobile (Opisthobranches, Echinodermes, Trochidae, Nassariidae, Muricidae, Triviidae, Pectinidae, Acanthochitonidae,...): Faibles densités • Spirorbes : Faibles densités • <i>Spirobranchus lamarckii</i>: Densités moyennes à élevées • Balanes principalement mortes: Taux de recouvrement moyens
Caractéristiques des faces supérieures des BMb-v	<ul style="list-style-type: none"> • Blocs très fréquemment retournés dans l'année, dont les processus de recolonisation sont souvent interrompus • Selon le stade de recolonisation : Rares recouvrements d'espèces coloniales et encroûtantes (ascidies, bryozoaires) en cours de dessiccation; Pourcentages de roche nue très élevés; Densités de <i>Pomatoceros lamarckii</i> élevées; Taux de recouvrement élevés en <i>Enteromorpha</i> sp. et/ou <i>Ulva</i> sp.; Faune mobile rare et commune (e.g. <i>Patella</i> sp., <i>Gibbula</i> spp., Amphipodes).
Caractéristiques des faces inférieures des BMb-v	<ul style="list-style-type: none"> • Blocs très fréquemment retournés dans l'année, dont les processus de recolonisation sont souvent interrompus • Pourcentages de roche nue très élevés; Très rares bryozoaires et ascidies coloniales • Spirorbes : Faibles à très faibles densités • <i>Spirobranchus lamarckii</i>: Très nombreux et dominants

2.4.2. Résultats d'IVR pour les champs de blocs des Hébihens, du Verdelet et de Piégu

Le protocole permettant la mesure de l'IVR a été appliqué autant de fois que cela était possible sur les champs de blocs des Hébihens, du Verdelet et de Piégu, entre 2009 et 2011. Les **tableaux 20 à 22** récapitulent les résultats d'IVR obtenus pour chaque champ de blocs, soit, pour **huit dates au total** pour les champs de blocs de Piégu et du Verdelet et **neuf dates au total** pour le champ de blocs des Hébihens. Le champ de blocs de l'île aux Moines sélectionné n'étant jamais fréquenté à l'année, nous n'avons pas testé l'IVR.

Tableau 20

Evolution des valeurs d'IVR pour le champ de blocs de Piégu entre juillet 2009 et janvier 2011 (huit dates au total).

Champ de blocs de Piégu (extrêmement fréquenté)			
Date	Proportions BMb-r	Proportions BMb-v	Valeur d'IVR
22/07/2009	14	86	5
07/10/2009	12	88	5
02/03/2010	18	82	4
27/04/2010	48	52	3
12/07/2010	19	81	4
13/08/2010	20	80	4
07/11/2010	71	29	2
20/01/2011	42	58	3
Moyennes	30,5	69,5	3,8

Tableau 21

Evolution des valeurs d'IVR pour le champ de blocs du Verdelet entre juin 2009 et janvier 2011 (huit dates au total).

Champ de blocs du Verdelet (moyennement à très fréquenté)			
Date	Proportions BMb-r	Proportions BMb-v	IVR
25/06/2009	32	68	4
21/08/2009	37	63	3
01/03/2010	38	62	3
28/04/2010	41	59	3
13/07/2010	47	53	3
13/08/2010	49	51	3
05/11/2010	80	20	1
20/01/2011	55	45	3
Moyennes	47,4	52,6	2,9

Tableau 22

Evolution des valeurs d'IVR pour le champ de blocs des Hébihens entre juin 2009 et janvier 2011 (neuf dates au total).

Champ de blocs des Hébihens (peu fréquenté)			
Date	Proportions BMb-r	Proportions BMb-v	IVR
26/06/2009	88	12	1
23/07/2009	65	35	2
23/08/2009	48	52	3
03/03/2010	62	38	2
29/04/2010	73	27	2
15/07/2010	62	38	2
10/08/2010	89	11	1
06/11/2010	85	15	1
22/01/2011	86	14	1
Moyennes	73,1	26,9	1,7

Conformément aux attentes, les moyennes d'IVR obtenues pour chaque champ de blocs *suivent le gradient de perturbation observé entre les trois champs de blocs* (i.e. fréquentation par les pêcheurs à pied et donc, fréquence de retournement des blocs).

Le **champ de blocs de Piégu** affiche une valeur moyenne d'IVR de 3,8 sur la base de huit valeurs d'IVR. Elle traduit une forte pression de pêche à pied à l'échelle du champ de blocs. La plus petite valeur d'IVR apparaît en novembre 2010, elle est égale à 2 et traduit une pression de pêche peu à moyennement élevée à cette période. A l'inverse, l'IVR le plus élevé (i.e. qui traduit une pression de pêche extrêmement forte à l'échelle du champ de blocs), est obtenu pour les mois de juillet 2009 et d'octobre 2009. Bien que les valeurs d'IVR égales à 4 ou 5 soient majoritaires sur le champ de blocs de Piégu, les mois d'avril 2010 et de janvier 2011 laissent apparaître une valeur d'IVR égale à 3. Globalement, la pression de pêche à pied exercée à l'échelle du champ de blocs de Piégu est plus forte en période estivale qu'en période hivernale, et plus élevée en été 2009 qu'en été 2010.

La valeur moyenne d'IVR pour le **champ de blocs du Verdelet** est égale à 2,9. Par ailleurs, à l'exception du mois de juin 2009 qui affiche une valeur d'IVR égale à 4, et du mois de novembre 2010 qui révèle un IVR de 1, toutes les autres valeurs d'IVR sont égales à 3. La pression de pêche à pied exercée à l'échelle du champ de blocs du Verdelet est donc globalement moyenne à élevée tout au long de la période d'observation.

Le champ de blocs des Hébihens enfin, affiche une **valeur moyenne d'IVR** égale à 1,7. Cette dernière révèle une pression de pêche peu élevée à l'échelle du champ de blocs tout au long de la période d'observation. Quatre dates affichent en effet un IVR = 1 (juin 2009,

août 2010, novembre 2010 et janvier 2011), quatre autres un IVR = 2 (juillet 2009, mars 2010, avril 2010, juillet 2010) et une seule un IVR = 3 (août 2009).

2.4.3. Résultats d'IVR pour les champs de blocs « tests » : Guissény, Anse du Roz et Ile de Sein

a) IVR du champ de blocs de l'Anse du Roz

Le champ de blocs de l'Anse du Roz a été prospecté au cours de trois sorties de terrain : le 20 janvier 2011, le 21 février 2011 puis le 23 mars 2011. La première sortie fut l'occasion de découvrir le champ de blocs et d'établir sa stratification. La deuxième sortie avait pour but d'appliquer le protocole de l'IVR et d'échantillonner cinq blocs mobiles. En raison d'une météo très mauvaise ce jour-là, une troisième sortie fut nécessaire pour l'échantillonnage de cinq blocs fixés ou zones de roche en place en tant que « stations de référence ».

Le champ de blocs de l'Anse du Roz constitue un bon exemple d'application de l'IVR en raison de sa stratification complexe. Quatre strates différentes peuvent en effet être distinguées à l'échelle de l'habitat (Fig.38) :

- La **première strate** est située dans la limite haute du champ de blocs. Elle est constituée de petits « blocs sur blocs » recouverts de *Fucus serratus* en couverture assez dense. A priori, ces blocs sont donc non ou très rarement retournés. En effet, bien qu'ils soient de petite taille et donc, aisément retournables, ils n'abritent pas, à ce niveau du champ de blocs, l'espèce recherchée par les pêcheurs de l'Anse du Roz : le pétoncle noir.
- La **deuxième strate** est localisée au milieu puis dans les limites basses nord-est / sud-ouest du champ de blocs. Elle est constituée de petits « blocs sur blocs » ou « blocs sur maërl » dans les niveaux les plus bas. Tous sont recouverts d'algues vertes opportunistes à partir du printemps ou présentent des surfaces majoritairement nues, colonisées ici et là par de petites touffes de *Caulacanthus ustulatus* en période hivernale. Les petits blocs de cette deuxième strate abritent de nombreux *Mimachlamys varia*. Il s'agit par conséquent, d'une zone très fréquentée, majoritairement constituée de BMb-v.
- La **troisième strate**, située dans la partie la plus à l'ouest du champ de blocs, diffère des deux autres par la taille élevée de ses blocs mobiles. Recouverts d'algues brunes de type *Fucus serratus* et *Bifurcaria bifurcata* en mélange avec des algues rouges, ces blocs reposent eux aussi sur d'autres blocs de taille moyenne et/ou de la roche en place. Ils abritent également du pétoncle noir. Cependant, compte tenu du fait que le champ de blocs est principalement fréquenté par des personnes âgées qui utilisent un

crochet pour retourner les blocs (observations Parc Naturel Régional d'Armorique), nous pouvons émettre l'hypothèse que les blocs sont de taille trop élevée pour être attractifs. La couverture de *Fucus serratus* et d'algues rouges, bien présente sur l'ensemble de cette strate, témoigne en effet du non-retournement des blocs.

- Une **quatrième strate** enfin, peut être distinguée. Elle est constituée de quelques blocs fixés, non retournables car de taille très élevée (Fig.39b). Les faces supérieures de ces BF ainsi que les pointes rocheuses qui encadrent le champ de blocs (Fig.39c,d), peuvent faire office de stations de référence. Il est possible d'y observer du *Fucus serratus* en mélange avec du *Mastocarpus stellatus*, du *Caulacanthus ustulatus* et des *Bifurcaria bifurcata* mais aussi de très nombreuses *Tethya aurantium* et *Phallusia mammillata*.

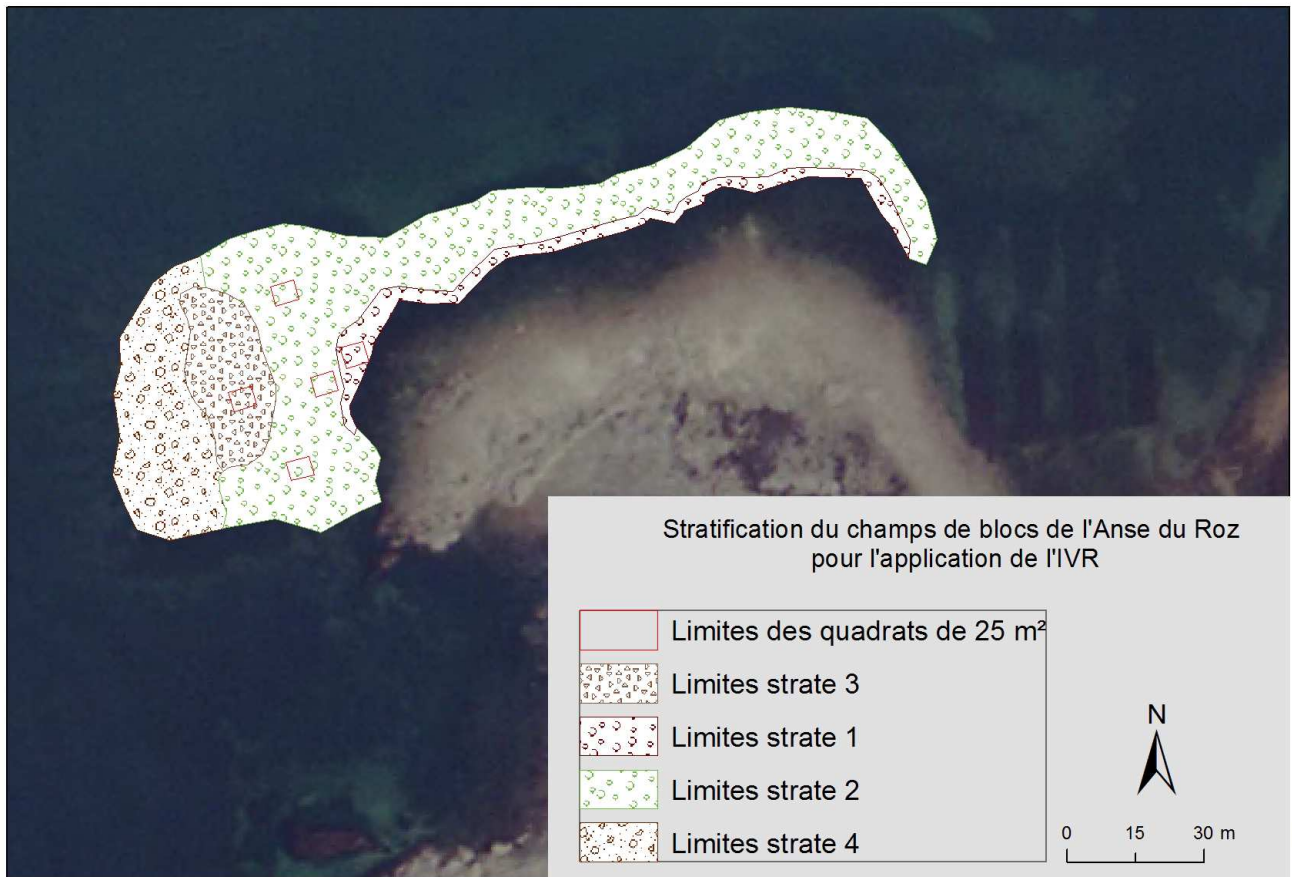


Fig.38. Stratification du champ de blocs de l'Anse du Roz pour le calcul de l'Indice Visuel de Retournement des blocs (IVR).



a) Mise en place d'un quadrat de 25m² dans la strate n°2 (Photo M. Bernard)



b) Vue de la quatrième strate constituée de blocs fixés (Photo M. Bernard)



c) Vue d'un bloc fixé (BF) dont la face supérieure peut servir de station de référence lors de la mesure de l'indice QECB (Photo M. Bernard)



d) Pointe rocheuse au sud-est du champ de blocs pouvant servir de station de référence lors de la mesure de l'indice QECB (Photo M. Bernard)

Fig.39. Quelques exemples de strates, bloc et pointe rocheuse observés à l'échelle du champ de blocs de l'Anse du Roz.

Après application du protocole, *l'IVR du champ de blocs de l'Anse du Roz est égal à 3 en février 2011*. Il s'agit par conséquent d'un champ de blocs dans lequel « *la distinction de dominance entre les zones perturbées et non perturbées n'est plus possible. Une alternance de secteurs encore riches (zones de blocs « bruns et/ou rouges ») et de zones très perturbées (zones de blocs « blancs et/ou verts ») est observée* » (Tableau 16).

b) IVR des champs de blocs de l'île de Sein et de Guissény

- **Île de Sein**

Nous nous sommes rendus sur le champ de blocs de l'île de Sein, le 22 mars 2011, en fin de période de marées d'équinoxes. Seuls quelques blocs avaient visiblement subi un retournement récent. Dans son ensemble, le champ de blocs était donc dominé par une couleur brune, principalement due à la présence de Laminaires.

L'exemple précédent a démontré qu'une seule journée de terrain était insuffisante pour stratifier le champ de blocs puis appliquer l'IVR. La surface du champ de blocs de l'île de Sein étant, par ailleurs, relativement élevée, nous avons choisi de répartir les cinq quadrats de 25m² sur une portion du champ de blocs délimitée par deux pointes rocheuses. L'espace sélectionné est composé d'une seule strate de « blocs sur blocs » de taille diverse.

Après application du protocole, *l'IVR obtenu ce jour-là était égal à 1*. D'après le **tableau 14**, il s'agit donc d'un champ de blocs « *dominé par une couleur brune et/ou rouge, sur lequel seuls quelques BMb-v apparaissent de manière dispersée* ».

- **Guissény**

Comme précisé dans le **point 1.3.2.a** de la partie Matériel et Méthodes, l'estran de Guissény a fait l'objet de suivis plus poussés, à la fois concernant la caractérisation des habitats côtiers (i.e. mise à jour de la cartographie et délimitation précise des champs de blocs) mais aussi concernant la fréquentation du site.

L'Indice Visuel de Retournement des blocs a été testé par les étudiants du Master EGEL sur quatre champs de blocs du site de Guissény, les 22 et 23 janvier 2011. A l'exception de quelques blocs « blancs-verts » récemment retournés, tous présentaient une couverture d'algues brunes et rouges globalement uniforme.

A l'issue des mesures, les champs de blocs n°1 et 4 affichent un IVR égal à 2, et les champs de blocs n°2 et 3 un IVR égal à 1 (**Fig.40**). D'après le **tableau 15**, un IVR égal à 2 caractérise un champ de blocs « *dont la couleur est toujours dominée par le brun et/ou le rouge mais au sein duquel il est possible de distinguer une bonne proportion de blocs retournés (blancs ou verts selon la saison). Les zones perturbées commencent à se distinguer des zones non perturbées.* ». Les champs de blocs n°1 et 4 correspondent en effet aux zones de l'estran les plus prospectées pour la pêche à l'étrille, à l'ormeau ou au bigorneau. Le champ de blocs n°2, de petite taille, est souvent délaissé. Quant au champ de blocs n°3, il présente quelques zones ensablées, peu favorables à la présence de crabes.

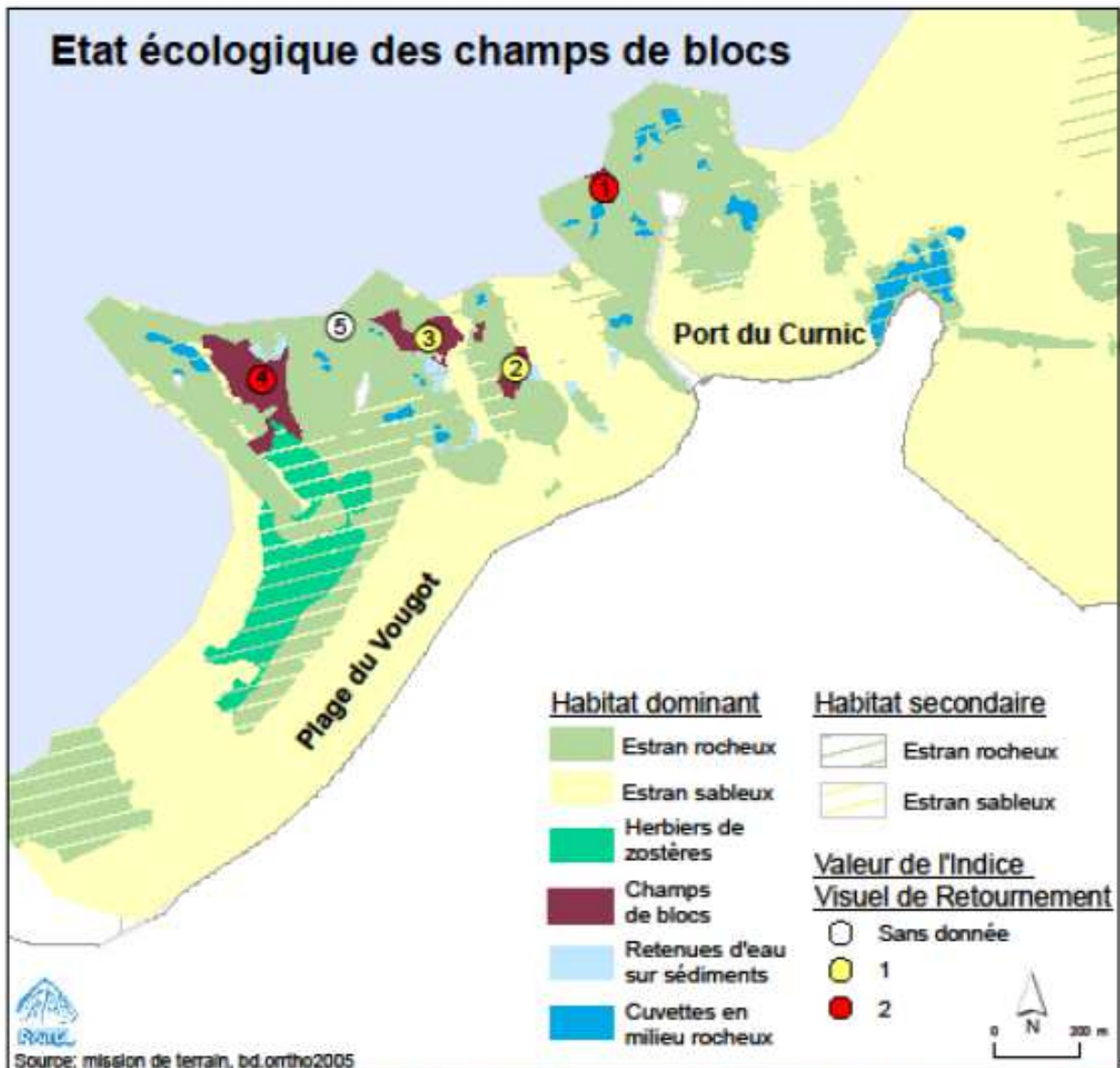


Fig.40. Valeurs d'Indice Visuel de Retournement des blocs (IVR) pour les champs de blocs n°1, 2, 3 et 4 (Association PATEL 2011).

2.5. Approche expérimentale : suivi de recolonisation des blocs

Cette dernière partie de résultats concerne les suivis de recolonisation des dix blocs retournés (non remis en place) sur le champ de blocs de l'île aux Moines.

L'exemple du bloc n°9 est pris pour illustrer l'évolution temporelle « visuelle » des différents paramètres échantillonnés avant et après retournement des blocs (recouvrements en algues dressées et encroûtantes, en faune coloniale et fixée, mais aussi densités de faune mobile et pourcentage de roche nue) (Fig.41 et 42). Rappelons que le suivi a débuté en septembre 2010 (période à laquelle les dix blocs « BMb-r » ont été expérimentalement retournés sur l'île aux Moines) et se poursuit encore à ce jour. Les résultats présentés dans le manuscrit concernent uniquement la période d'observation « septembre 2010 - octobre 2011 ».

2.5.1. Evolutions temporelles des faces supérieures des blocs

En septembre 2010 (avant retournement), la face supérieure du bloc n°9 présente une couverture d'algue brune et rouge très dense, principalement composée de *Fucus serratus*, *Himanthalia elongata* et *Mastocarpus stellatus* (Fig.41A). *Lithophyllum incrustans* est également bien présent en strate I.

Trois semaines après le retournement du bloc (Fig.41C), seules quelques traces d'éponges subsistent encore sur l'ancienne face inférieure devenue « face supérieure » du bloc. Habituellement protégés de la lumière et constamment au contact de l'eau, ces organismes subissent une irréversible dessiccation. Parallèlement, un fin tapis d'Entéromorphes fait son apparition. Il recouvre principalement les zones anciennement recouvertes de spirorbes et/ou caractérisées par de la roche nue (Fig.41B, C).

Au fil des mois, la couverture d'algues vertes se densifie et envahit progressivement la nouvelle face supérieure du bloc (Fig.41F, H). Cette couverture retient fortement le sable et rend délicate la colonisation de l'espace par d'autres espèces algales. Concernant la faune mobile, seuls quelques individus de gibbules (e.g. *Gibbula cineraria*, *G. umbilicalis* et *G. pennanti*) ou de Nasses (*Nassarius incrassatus*), sont observés parmi les Entéromorphes.

Il faut finalement attendre une année entière et surtout le passage d'une période estivale, pour voir apparaître de jeunes pousses de *Fucus serratus* et d'*Himanthalia elongata* (Fig.42B, D). En septembre 2011 puis octobre 2011, le tapis d'Entéromorphes et d'Ulves diminue également fortement. Ce phénomène favorise l'apparition de zones de roche nue et, par conséquent, la colonisation de l'espace par les algues brunes et rouges (octobre 2011, figure 42F).



A – Position initiale : face supérieure en septembre 2010



B – Vue de la face inférieure en septembre 2010



C – Octobre 2010 : ancienne face supérieure devenue face inférieure depuis un mois



D – Octobre 2010 : ancienne face inférieure devenue face supérieure depuis un mois



E – Février 2011 : six mois environ après le retournement du bloc



F – Février 2011 : six mois environ après le retournement du bloc



G – Avril 2011



H – Avril 2011

Fig.41. Evolution temporelle des couvertures de macroalgues et de macrofaune sur les deux faces d'un bloc après son retournement. A-B: vues initiales du bloc, avant le retournement expérimental. C- E- G: ancienne face supérieure du bloc devenue face inférieure. D – F – H: ancienne face inférieure du bloc devenue face supérieure. (Photos: M. Bernard et F. Delisle)



A – Août 2011



B – Août 2011



C – Septembre 2011: un an après le retournement du bloc



D – Septembre 2011: un an après le retournement du bloc



E – Octobre 2011

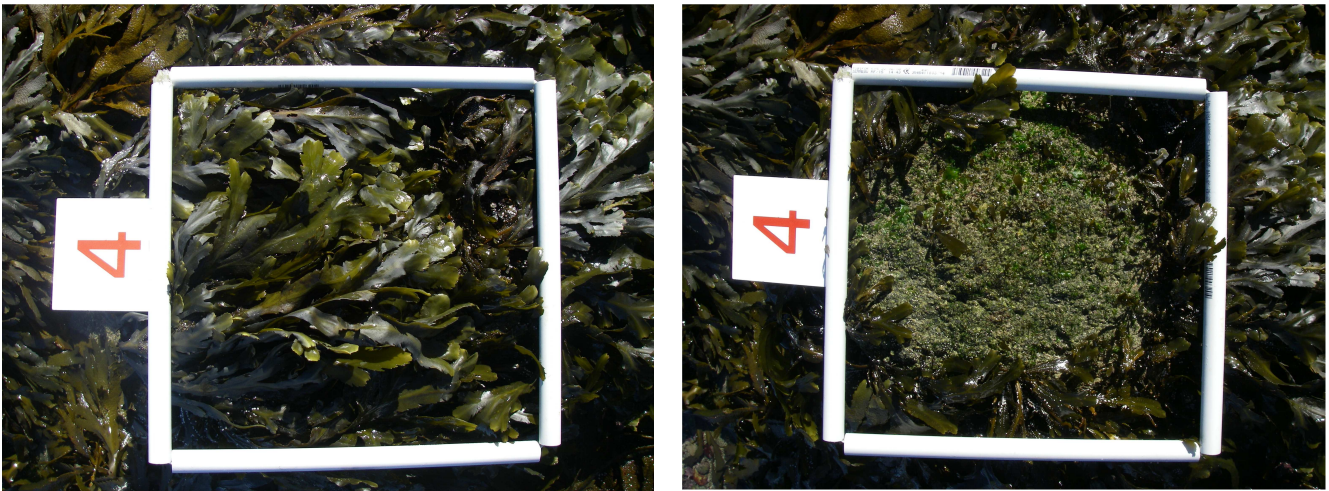


F – Octobre 2011

Fig.42. Evolution temporelle des couvertures de macroalgues et de macrofaune sur les deux faces d'un bloc après son retournement. A-C-E: ancienne face supérieure du bloc devenue face inférieure. B-D-F: ancienne face inférieure du bloc devenue face supérieure (Photos: M. Bernard et F. Delisle)

De prime abord, certaines observations de blocs peuvent aussi se révéler trompeuses. En effet, un an après leur retournement, certains blocs peuvent donner l'impression d'une forte recolonisation de leurs faces supérieures par les algues brunes et rouges. C'est le cas du bloc n°4 par exemple. En octobre 2011 sa face supérieure est recouverte de *Fucus serratus*

(Fig.43A). En réalité, il s'agit d'individus qui se développent à partir des côtés du bloc et non directement sur sa face supérieure (Fig.43B).



A – **Octobre 2011**: vue de la face supérieure du bloc n°4 avant d'avoir repoussé les Fucales sur le côté

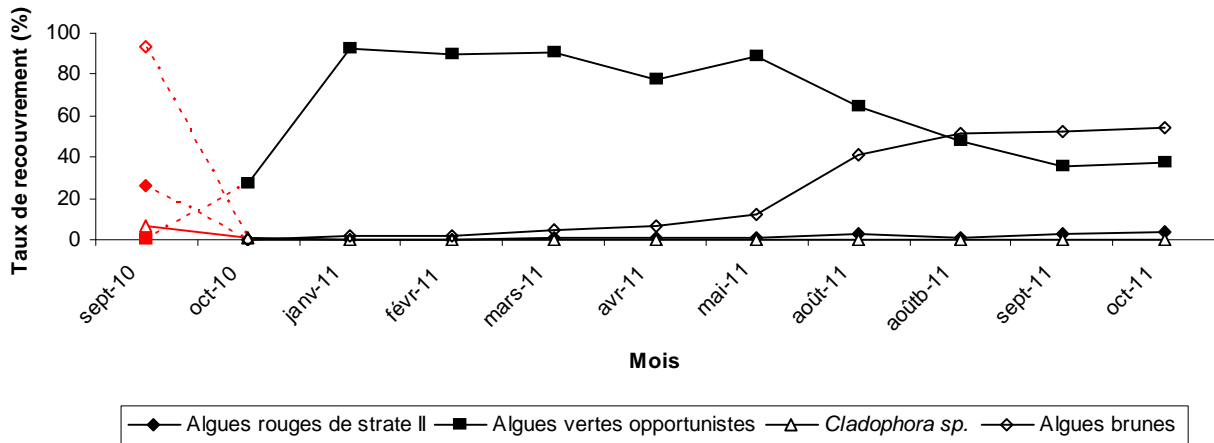
B – **Octobre 2011** : vue de la face supérieure du bloc n°4 après avoir repoussé les Fucales sur le côté

Fig.43. Effet de recolonisation trompeur : deux vues différentes de la face supérieure du bloc n°4 avant et après avoir repoussé les longues frondes de *Fucus serratus* qui se développent à partir des côtés du bloc (Photos M. Bernard et F. Delisle).

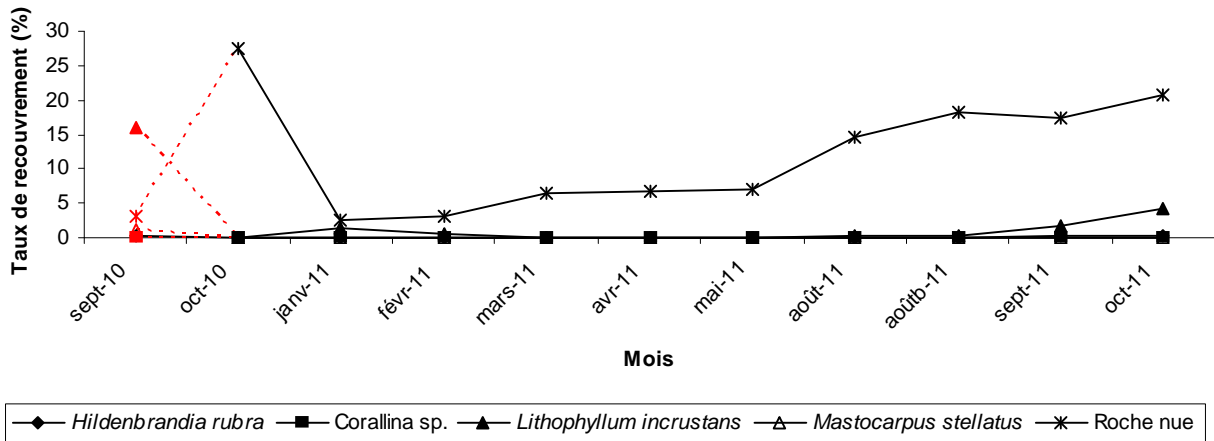
Les courbes de la [figure 44](#) représentent les évolutions temporelles des taux de recouvrements moyens en algues brunes, rouges et vertes dressées ([Fig.44a](#)), en algues encroûtantes et le pourcentage de roche nue ([Fig.44b](#)), mais aussi l'évolution temporelle des densités moyennes d'organismes mobiles les plus fréquemment rencontrés à cette période sur les faces supérieures de blocs (*Gibbula* spp., *Littorina* spp., *Patella* spp. et *Nassarius* spp.) ([Fig.44c](#)). Ces moyennes sont calculées à partir des mesures effectuées tous les mois sur les faces supérieures des dix blocs retournés, entre septembre 2010 et octobre 2011. Les points rouges représentent les moyennes obtenues avant retournement des blocs. Les lignes rouges en pointillés correspondent à l'évolution de ces faces au cours des trois premières semaines, soit juste après retournement.

L'évolution des variables au cours du temps est conforme aux précédentes descriptions : les recouvrements en algues brunes et rouges ainsi qu'en *Cladophora* sp. et *Lithophyllum incrustans* chutent brutalement en octobre 2010, soit trois semaines après le retournement complet des blocs, pour laisser la place à un fort taux de roche nue dans un premier temps, puis aux algues vertes opportunistes (*Enteromorpha* sp. et *Ulva* sp.) dans un second temps. Ces dernières montrent une régression à partir de mai 2011, régression qui s'accélère dès juillet 2011. Parallèlement, le pourcentage de roche nue augmente, favorisant ainsi la recolonisation de l'espace par les algues brunes (*Fucus serratus* et *Himanthalia elongata*). Les recouvrements en algues rouges et en *Lithophyllum incrustans* augmentent quelques mois plus tard, à partir de septembre-octobre 2011.

a) Algues dressées



b) Algues encroûtantes et corallinacées et pourcentage de roche nue



c) Faune mobile

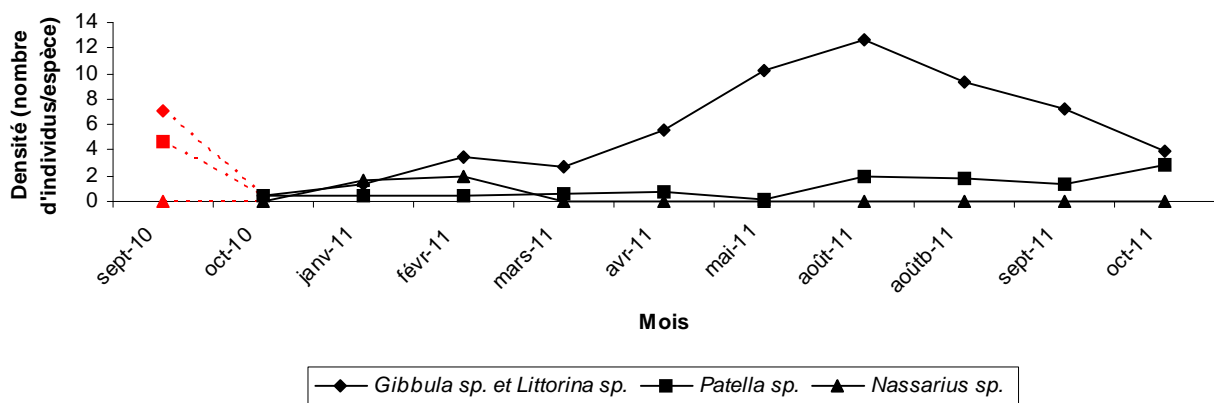


Fig.44. Evolutions temporelles a) des taux de recouvrements en algues brunes, rouges, vertes opportunistes et *Cladophora* sp., b) des taux de recouvrement en algues encroûtantes (*Hildenbrandia rubra*, *Lithophyllum incrustans* et *Mastocarpus stellatus*), en algues corallinacées et du pourcentage de roche nue et c) des densités de la faune mobile (*Gibbula* spp. + *Littorina* spp., *Patella* spp. et *Nassarius* spp.) observée entre septembre 2010 et octobre 2011. Les points rouges représentent les moyennes obtenues avant retournement des blocs. Les lignes rouges en pointillés correspondent à l'évolution de ces faces au cours des trois premières semaines.

Après retournement des blocs, la faune mobile est dominée dans un premier temps, par *Nassarius* spp. (Fig.44c). L'épais tapis d'algues vertes opportunistes semble également favoriser l'arrivée de mollusques brouteurs de type *Gibbula* spp. et *Littorina* spp.. Ces derniers colonisent rapidement les faces supérieures de blocs et affichent une densité maximale de 13 individus/ en juillet 2011 pour une surface de 0,1m². A cette même période la densité moyenne de patelles augmente, tandis que *Gibbula* spp. et *Littorina* spp. se font de moins en moins nombreuses.

Les variations temporelles d'algues dressées et de mollusques brouteurs peuvent être mises en relation. L'augmentation des densités de *Gibbula* spp. et *Littorina* spp. suit l'apparition des algues vertes opportunistes sur les faces supérieures de blocs. Elles sont particulièrement nombreuses lorsque le tapis d'Entéromorphes et d'Ulves est épais. Ces organismes puis les patelles qui arrivent dans un second temps, se nourrissent des algues vertes et participent progressivement à leur régression. Une compétition pour la ressource semble ensuite avoir lieu entre ces deux catégories de mollusques brouteurs. L'arrivée des patelles accélère visiblement la régression d'algues vertes, entraînant par la même occasion une diminution progressive des densités de *Gibbula* spp. et *Littorina* spp. jusque octobre 2011. Le pourcentage de roche nue suit la régression des algues vertes et l'augmentation des densités de patelles.

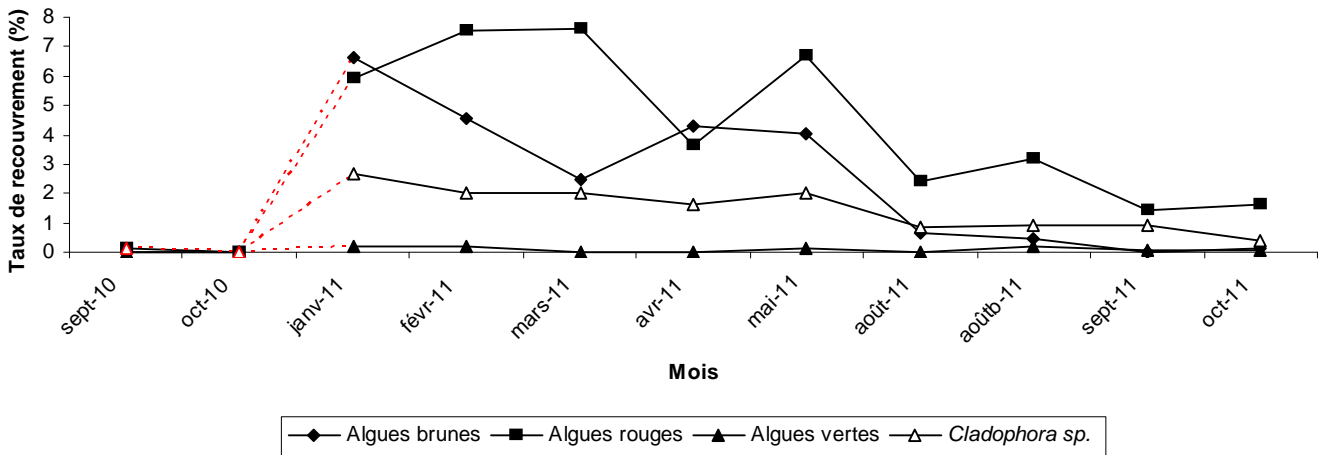
2.5.2. Evolutions temporelles des faces inférieures des blocs

En septembre 2009, la figure 41.A montre une face inférieure caractéristique d'un bloc qui n'a jamais été retourné. Elle se trouve *dominée par des recouvrements en éponges*, ce qui laisse peu de place au développement d'autres espèces encroûtantes, coloniales et/ou fixées (e.g. ascidies, bryozoaires). De très nombreux spirorbes sont également observés entre, ou directement sur, ces zones recouvertes d'éponges.

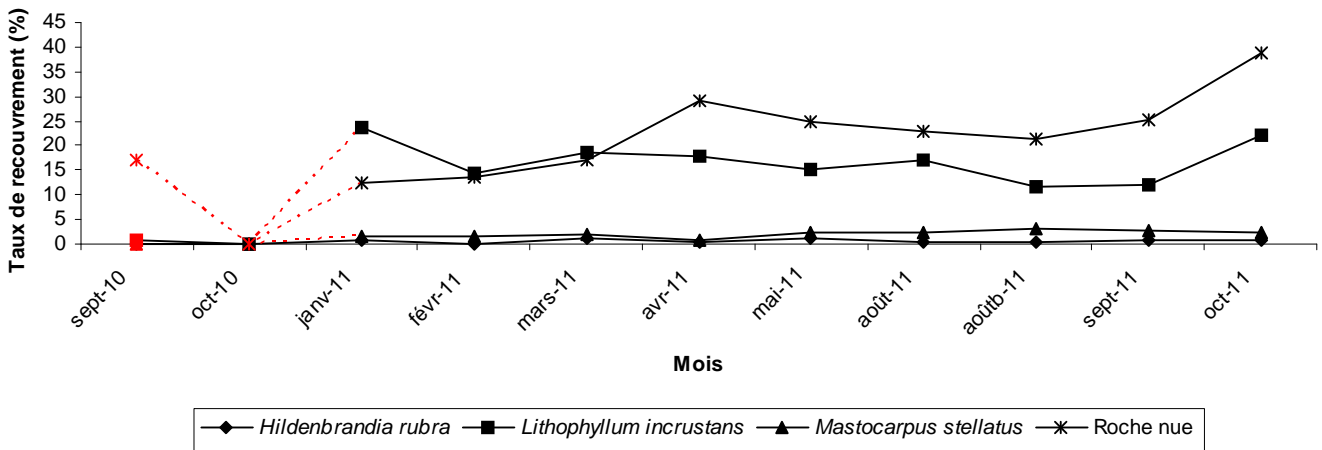
A l'instar des faces supérieures, les faces devenues « inférieures » subissent elles aussi de profondes modifications après retournement des blocs. D'octobre 2010 à janvier 2011, les algues brunes et rouges qui se trouvent désormais écrasées contre le substrat sous-jacent, entrent en décomposition. Il faut attendre leur quasi-disparition pour débiter les relevés sur les faces inférieures, soit le mois de janvier 2011. Un an après le retournement du bloc n°9, de petites algues rouges dressées subsistent encore sur la face devenue inférieure. Celle-ci est fortement recolonisée par du *Lithophyllum incrustans*, puis, progressivement, par de petits recouvrements en éponges, en ascidies coloniales et en bryozoaires coloniaux.

Les figures 45 et 46 présentent les évolutions temporelles des taux de recouvrements moyens en algues dressées, en algues encroûtantes, en faune coloniale, fixée et encroûtante, mais aussi l'évolution du pourcentage de roche nue et celle des densités moyennes de faune mobile à très mobile. A nouveau, les points rouges correspondent aux densités, recouvrements ou pourcentages moyens obtenus avant retournement des blocs. Ils correspondent également aux valeurs de moyennes qui n'ont pu être calculées en raison de l'impossibilité d'échantillonner les faces inférieures durant les quatre premiers mois.

a) Algues dressées



b) Algues encroûtantes et pourcentage de roche nue



c) Faune coloniale, encroûtante et fixée

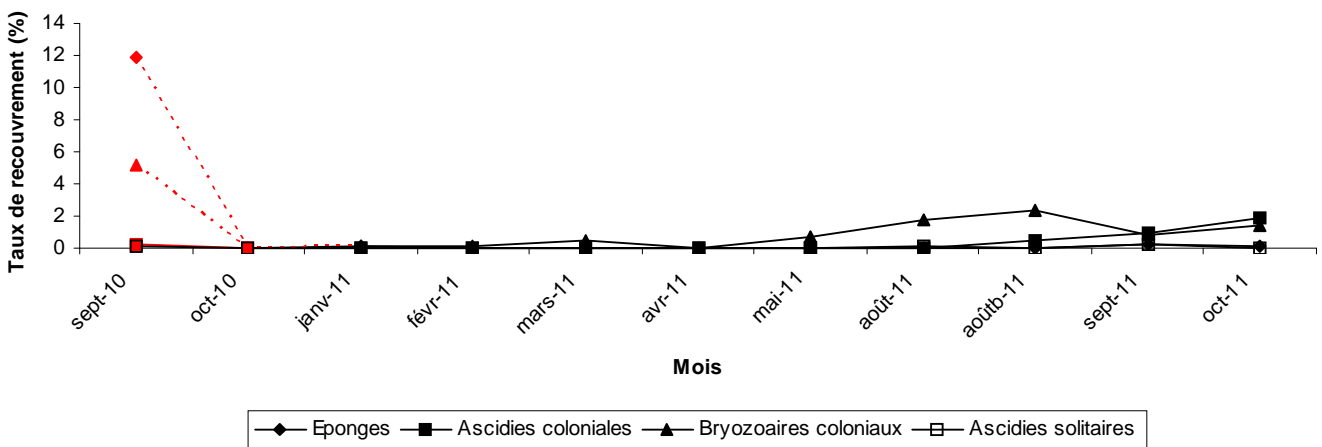


Fig.45. Evolutions temporelles a) des taux de recouvrements en algues brunes, rouges, vertes opportunistes et *Cladophora* sp., b) des taux de recouvrement en algues encroûtantes *Hildenbrandia rubra*, *Lithophyllum incrustans* et *Mastocarpus stellatus* et du pourcentage de roche nue et c) des densités de faune coloniale, encroûtante ou fixée (éponges, ascidies coloniales et bryozoaires coloniaux) entre septembre 2010 et octobre 2011. Les points rouges représentent les moyennes obtenues avant retournement des blocs. Les lignes rouges en pointillés correspondent à l'évolution de ces faces au cours des trois premières semaines.

Mollusques brouteurs *Gibbula* spp. et faune très mobile (crabes et poissons)

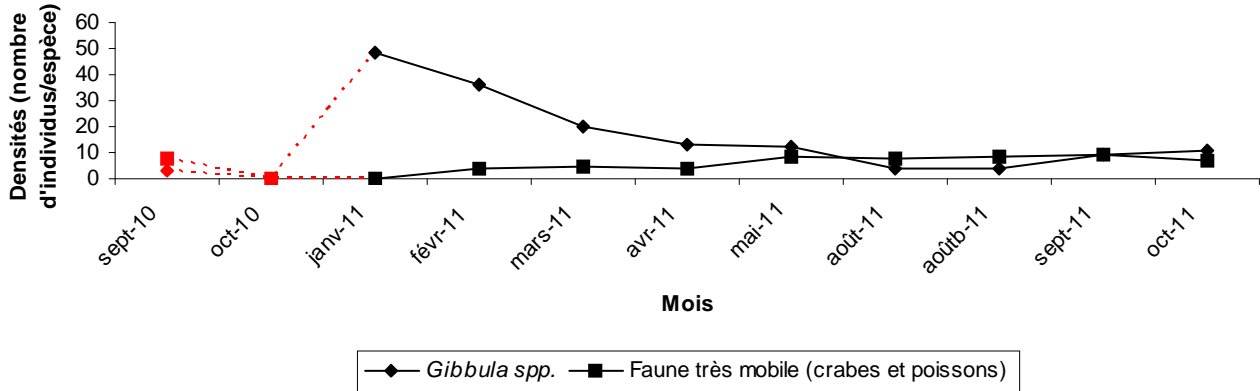


Fig.46. Evolutions temporelles des densités moyennes de mollusques brouteurs *Gibbula* sp. et *Calliostoma zizyphinum*, et de la faune très mobile (crabes et poissons qui trouvent refuge sous les blocs) entre septembre 2010 et octobre 2011. Les points rouges représentent les moyennes obtenues avant retournement des blocs. Les lignes rouges en pointillés correspondent à l'évolution de ces faces au cours des trois premières semaines.

En toute logique, les algues brunes et rouges dressées de type *Fucus serratus*, *Himanthalia elongata*, *Mastocarpus stellatus*, *Chondrus crispus* ou encore le genre *Cladophora*, vont progressivement disparaître une fois le bloc retourné. Ecrasées contre le substrat sous-jacent, elles se décomposent et sont progressivement arrachées sous l'effet des mouvements de houles et de marées. Cependant, plus d'un an après le retournement des blocs, quelques restes d'algues brunes et rouges mais aussi de *Cladophora* sp. subsistent encore sur les faces inférieures de blocs. La figure 45a montre 0,15% d'algues brunes, 1,6% d'algues rouges et 0,4% de *Cladophora* sp. en octobre 2011.

La disparition des algues dressées permet l'augmentation du pourcentage de roche nue qui passe de 17% en septembre 2010 à 39% en octobre 2011 (Fig.45b). L'algue encroûtante *Lithophyllum incrustans* profite ensuite de l'espace libéré pour se développer : son recouvrement égal à 0,6% en début d'expérience, atteint 22% en octobre 2011. Complètement absentes des faces supérieures en septembre 2010, les deux autres algues encroûtantes *Hildenbrandia rubra* et *Mastocarpus stellatus* atteignent des recouvrements respectivement égaux à 0,6% et 2,4% en octobre 2011.

En septembre 2010 (avant retournement des blocs), les éponges et bryozoaires coloniaux affichent des recouvrements moyens respectivement égaux à 11,8% et 5,2% (Fig.45c). En octobre 2011, ces organismes sont loin d'avoir retrouvé leurs valeurs initiales et affichent des recouvrements égaux à 0,1% et 1,4%. Les bryozoaires coloniaux sont néanmoins les premiers organismes de faune encroûtante à recoloniser l'espace. Les ascidies coloniales, moins bien représentées en début d'expérience (taux de recouvrement moyen égal à 0,3%), augmentent progressivement à partir d'août 2011. En octobre 2011, leur

recouvrement moyen est plus élevé qu'en septembre 2010 (1,8%). Ces résultats suggèrent que les bryozoaires coloniaux et les ascidies coloniales présentent une croissance plus rapide que les éponges. En revanche, ces dernières semblent plus compétitives pour l'espace comme en témoigne leur dominance sur les faces inférieures de blocs en septembre 2010. Après retournement des blocs, les ascidies et bryozoaires coloniaux profitent visiblement de l'espace libéré pour se développer.

Les mollusques brouteurs *Gibbula* spp. sont extrêmement nombreux après retournement des blocs (49 individus en moyenne). Les densités de *Gibbula cineraria*, *G. pennanti* et *G. umbilicalis* diminuent ensuite progressivement avec la recolonisation des faces supérieures par la faune encroûtante, coloniale et fixée et les algues encroûtantes. La faune très mobile composée des *Pisidia longicornis*, *Porcellana platycheles*, *Cancer pagurus*, *Necora puber*, etc., présente, à l'inverse, de très faibles densités après retournement. La décomposition des algues brunes et rouges durant les premiers mois, n'est pas favorable à leur arrivée. Il faut attendre février puis réellement mai 2011 pour voir leurs densités augmenter.

3. Discussion

3.1. Complexité, originalité et spécificités propres à l'habitat « champ de blocs » en intertidal rocheux

Les champs de blocs de bas d'estran diffèrent des habitats rocheux intertidaux par leur **complexité architecturale** (Chapman 2002a,b, Le Hir & Hily 2005, Londono-Cruz & Tokeshi 2007). Celle-ci augmente ou diminue selon différents paramètres environnementaux. La taille des blocs, leur nombre, leur organisation les uns par rapport aux autres, mais aussi le type de substrat observé sous chacun d'entre eux, jouent un rôle fondamental dans l'apparition de *microhabitats* (cavités, surplombs, portion de sédiment ou de roche abritée, roche ouverte, etc.). Ce sont principalement ces microhabitats, leur nombre mais aussi leurs caractéristiques physiques, qui permettent d'établir le niveau de complexité d'un champ de blocs (Le Hir & Hily 2005). De précédentes études ont également souligné le lien fort existant entre le degré de complexité du biotope et la diversité de ses assemblages faunistiques et floristiques (Chapman 2002a, Le Hir & Hily 2005). Un champ de blocs majoritairement constitué de « blocs sur blocs » par exemple, verra son nombre de « cavités » et de « roches et/ou sédiments abrités » augmenter. Ce type de microhabitats permet l'apparition de micro-gradients de température et de luminosité et, par conséquent, favorise l'implantation d'espèces généralement inféodées à des niveaux bathymétriques inférieurs (e.g. éponges, petits poissons côtiers, ou encore le crabe *Necora puber* rencontrés en milieu subtidal et qui trouvent refuge dans ces microhabitats protégés de la lumière et constamment humides à marée basse). Cette catégorie de champ de blocs (« blocs sur blocs ») a par ailleurs été identifiée comme particulièrement remarquable du point de vue de sa richesse biologique (Le Hir & Hily 2005). Elle présente en outre, des caractéristiques qui ne sont pas rencontrées ailleurs : les faces supérieures des blocs qui constituent le substrat sous-jacent d'autres blocs, peuvent, par exemple, être recouvertes d'éponges et d'ascidies coloniales plutôt que par des

algues. Dans notre étude, cette particularité a pu être observée dans les niveaux les plus bas du champ de blocs de l'île de Sein.

L'originalité de l'habitat « champ de blocs » tient aussi pour beaucoup à l'*instabilité* des blocs qui le composent. Celle-ci dépend d'un croisement de facteurs environnementaux et anthropiques.

La connaissance de la taille des blocs tout d'abord, est déterminante pour estimer le niveau de mobilité d'un champ de blocs. Dans ses travaux, Sousa (1979) a pu évaluer la fréquence de retournement des blocs selon leur taille. Il a démontré qu'une prédominance de petits blocs favorise une mobilité naturelle et régulière de l'habitat sous l'action des vagues. Un champ de blocs composé de blocs de taille moyenne à élevée à l'inverse, n'est qu'exceptionnellement mobilisé par la houle (au cours d'événements tempétueux par exemple). Ce type de champ de blocs peut, en revanche, se révéler beaucoup plus attractif pour les pêcheurs à pied, les blocs de taille élevée abritant potentiellement plus d'espèces « ressources » (crabes, ormeaux, bouquets, *etc.*) que les blocs de petite taille.

Néanmoins, nous avons pu observer que tous les champs de blocs composés de blocs de taille moyenne à élevée ne présentent pas la même attractivité pour la pêche à pied. Les résultats de fréquentation obtenus par VivArmor Nature, mais aussi les suivis ponctuels réalisés par les gestionnaires de site eux-mêmes croisés à nos propres observations de terrain et résultats biologiques, ont montré que la fréquence de fréquentation d'un champ de blocs (et par extension, la fréquence de retournement et/ou de déplacement des blocs à cette échelle), dépend de *quatre grands facteurs* :

- Un facteur « **accessibilité du champ de blocs** » **tout d'abord**. Nos résultats montrent qu'en dépit de leur intérêt pour la pêche au crabe et à l'ormeau, les champs de blocs de l'île de Sein et de l'île aux Moines, sont très peu fréquentés à l'année. De même, la localisation du champ de blocs des Hébihens par rapport à la côte (3 km de marche environ) réduit considérablement sa fréquentation. A l'inverse, le champ de blocs de Piégu, qui est situé au pied d'une aire de stationnement, est fréquenté toute l'année de manière intensive.
- Un **facteur** « **bathymétrique** » qui contrôle la fréquence d'émergence du champ de blocs. Ainsi, un champ de blocs qui découvre à partir d'un coefficient de 90 tel que le champ de blocs de l'Anse du Roz, peut potentiellement être fréquenté toutes les trois semaines. Un champ de blocs qui apparaît à partir d'un coefficient minimum de 100 (cas du champ de blocs de l'île de Sein) sera fréquenté au maximum neuf fois dans l'année. Le facteur « bathymétrique » contrôle également le *déplacement* des pêcheurs à pied à l'échelle de l'habitat. En effet, nous avons pu observer à plusieurs reprises des regroupements de pêcheurs dans les niveaux les plus bas du champ de blocs du Verdelet lorsque celui-ci découvre par des coefficients supérieurs à 105. Dans ce cas, le niveau moyen de l'habitat est complètement délaissé ou uniquement « exploité » deux heures avant l'heure de basse mer.

- Un **facteur** « **architectural** » précédemment évoqué, duquel va dépendre l'agencement du biotope, le nombre de microhabitats et donc, le nombre de zones refuges pour la ressource. Un champ de blocs constitué de blocs de taille moyenne à élevée reposant eux-mêmes sur des blocs ou des sédiments très hétérogènes (cailloux, cailloutis, sable grossier), sera plus régulièrement fréquenté par des pêcheurs de crabes (cas des champs de blocs du Verdelet ou de l'Anse du Roz). A l'inverse, un champ de blocs dominé par des blocs sur sable fin, relativement accolés au substrat, sera délaissé par cette catégorie de pêcheurs (cas d'un des quatre champs de blocs de Guissény).
- Un **facteur** « **ressource** » qui concerne les espèces ciblées par les pêcheurs à pied. Ces dernières dépendent directement du « facteur architectural » puisque selon l'espèce recherchée, la taille des blocs et le taux d'accolement des blocs au substrat seront considérés. Elle dépend également des conditions environnementales locales permettant la présence ou non de certaines espèces en certains sites. Enfin, le facteur « ressource » oriente souvent les recherches des pêcheurs sur un niveau du champ de blocs en particulier (niveau le plus bas pour la recherche d'ormeaux, de tourteaux et d'étrilles, limite haute ou niveau moyen pour la recherche de bouquets ou de bigorneaux).

Ces différents facteurs peuvent aussi expliquer la fréquentation d'un champ de blocs par *certaines catégories d'usagers* plutôt que d'autres (hommes, femmes, personnes âgées, familles, *etc.*). En l'absence de suivis de fréquentation qui ciblent spécifiquement la caractérisation des usagers à ce niveau là, nous ne pouvons avancer de résultats précis sur ce point. Nous avons néanmoins remarqué que les champs de blocs très accessibles, composés de blocs de petite taille ou de blocs dispersés, étaient principalement fréquentés par des familles ou des personnes âgées (cas du champ de blocs de l'Anse du Roz et du champ de blocs de Piégu). Les champs de blocs recouverts de Laminaires, difficilement accessibles ou majoritairement composés de blocs de taille élevée, sont, en revanche, principalement fréquentés par des hommes de tout âge mais en bonne santé physique.

A la différence des études californiennes ou australiennes qui se sont intéressées à l'instabilité des champs de blocs sous l'action des vagues (Sousa 1979, Littler & Littler 1984, McGuinness 1987a,b), nous nous sommes focalisés sur la mobilité des blocs par l'activité de pêche à pied récréative. Dans ce cas de figure, la **fréquence** « **d'instabilité** » d'un champ de blocs dépend fortement de sa fréquentation, elle-même dépendante des facteurs environnementaux et anthropiques précédemment évoqués. Nos résultats montrent par ailleurs, que l'instabilité d'un champ de blocs sous la pression de pêche peut varier d'une zone à l'autre. A partir des comparaisons intra-sites réalisées entre les faces supérieures de blocs fixés (stations de référence propres à chaque site) et les faces supérieures de blocs mobiles, nous avons confirmé que les BM dont les faces supérieures sont dominées par des algues vertes (*Enteromorpha* sp. et *Ulva* sp.), de forts taux de roche nue ou encore de la faune coloniale en cours de dessiccation (BMb-v), ont forcément subi un retournement fréquent, récent ou occasionnel. A l'inverse les blocs mobiles avec des faces supérieures

dominées par des algues brunes et/ou rouges (BMb-r), correspondent à des blocs qui n'ont jamais été retournés ou à des blocs qui ont subi un retournement très ancien, datant de deux ans au minimum.

Au sein d'une même catégorie (BMb-r ou BMb-v), deux blocs peuvent également présenter des différences d'assemblages (variations d'abondances dans la structure de communauté). Lorsque les variations ne concernent que les faces inférieures, ce sont principalement les différences d'accolement des blocs au substrat sous-jacent (elles mêmes liées au type de substrat dominant et à la forme du bloc), qui en sont à l'origine. Cette extrême variabilité des assemblages de dessous de blocs à l'échelle d'un champ de blocs a également été soulignée dans des études antérieures (voir Chapman & Underwood 1996, Chapman 2002a,b et Le Hir & Hily 2005).

En revanche, lorsque les variations concernent à la fois les faces inférieures et supérieures des blocs, elles peuvent être reliées aux différences **de fréquence de retournement** des blocs entre eux, ou au fait que les blocs ne présentent pas tout à fait le même « **âge de retournement** ».

A partir de nos résultats, nous pouvons donc avancer que la fréquence de retournement et l'âge de retournement des blocs déterminent le **degré de variation « inter-blocs »** observé dans leurs structures de communauté et leur composition en espèces.

Les travaux de Sousa (1979) et Littler & Littler (1984) qui s'intéressent exclusivement au retournement des blocs par les vagues, présentent des résultats relativement similaires. Sousa (1979) montre que les blocs retournés à intervalles réguliers (blocs de petite taille) sont le support d'*Ulva* sp. et de recouvrements en balanes très élevés. Les blocs de grande taille qui ne sont retournés qu'exceptionnellement, restent dominés par des algues rouges caractéristiques d'un stade terminal de colonisation (*Gigartina canaliculata*). Les blocs de taille intermédiaire enfin, montrent une communauté plus diversifiée, composée à la fois d'espèces pionnières et opportunistes (*Enteromorpha* sp., *Ulva* sp.), de balanes, de plusieurs algues rouges caractéristiques de stades de recolonisation intermédiaires, et de *Gigartina canaliculata*. Les relevés effectués sur les faces supérieures des blocs mobiles des champs de blocs des Hébihens, du Verdelet et de Piégu, montrent également des blocs en phase de recolonisation recouverts d'un mélange d'algues opportunistes, de jeunes pousses d'algues pérennes sur lesquels des zones de roche nue persistent.

Littler & Littler (1984) ont quant à eux catégorisé les macroalgues des faces supérieures de blocs selon leur résistance à la perturbation physique (retournement des blocs par les vagues) et au broutage par les prédateurs (oursins). Ils ont ainsi identifié six groupes de macroalgues sur la base de critères morphologiques et fonctionnels, puis comparé les recouvrements des blocs retournés par les vagues à ceux de la roche en place située à proximité et au même niveau que ces blocs. La procédure utilisée dans cette étude est très similaire à la nôtre, et permet de montrer que ce sont les Ulves mais aussi des algues encroûtantes du genre *Ralfsia* qui dominent les blocs retournés.

Notre étude a aussi souligné la *dominance* de certaines espèces, très compétitives pour l'espace ou la ressource *en l'absence de la perturbation* et une meilleure représentation de tous les groupes d'espèces à partir d'un *seuil minimum de perturbation*. Les faces inférieures de blocs qui n'ont jamais été retournés par exemple, montrent souvent une monopolisation de l'espace par un seul groupe d'espèces (ou par une seule espèce) de type colonial. Sur le champ de blocs de l'île aux Moines, les faces inférieures affichent des recouvrements en éponges très élevés comparativement aux recouvrements par les ascidies coloniales, les bryozoaires coloniaux et les espèces solitaires. A partir d'un *seuil intermédiaire de perturbation* (i.e. champ de blocs du Verdelet), tous les groupes d'espèces coloniales, encroûtantes et fixées sont présents dans des proportions relativement similaires, confirmant ici encore, la validité de « l'Intermediate Disturbance Hypothesis » (Hutchinson 1953), discutée en particulier par Wilson en 1994.

Seuls les bryozoaires encroûtants dominent systématiquement les dessous de blocs à l'échelle des champs de blocs du Verdelet et de Piégu. Le suivi expérimental mené à l'île aux Moines montre aussi qu'ils sont les premiers à recoloniser l'espace libéré sur les faces inférieures de blocs retournés. Un an après le retournement des blocs, leur recouvrement moyen atteint 27% de leur recouvrement initial. A l'inverse, les éponges affichent une croissance beaucoup plus lente : plus d'un an après le retournement des blocs, leur recouvrement moyen n'atteint pas 1% de leur recouvrement initial. Nos résultats concernant les assemblages sessiles se révèlent très différents de ceux obtenus par Chapman (2012). Dans ses travaux, l'auteur s'est en effet intéressée à la restauration de l'habitat par la création de nouveaux champs de blocs en tous points identiques aux champs de blocs naturels sur les sites sélectionnés (même nature de roche, même forme, même taille de blocs). Les blocs qu'elle a disposés les uns contre et/ou sur les autres sont dépourvus d'organismes vivants au démarrage de l'expérience. Ils se trouvent également séparés des champs de blocs naturels par une vingtaine de mètres. Son étude a pour objectif d'observer puis de comprendre les processus de colonisation des faces supérieures et inférieures de blocs par les algues dressées et encroûtantes, la faune mobile et la faune sessile (tous taxons confondus). Après 52 semaines de suivis (13 mois environ), Chapman montre que les assemblages sessiles des faces inférieures des « nouveaux blocs » ne sont plus significativement différents de ceux des blocs naturels, ce qui constitue un résultat très différent des nôtres.

Les blocs qu'observe Chapman sont similaires aux nôtres en terme de diamètre (30 à 60 cm de diamètre), le facteur « taille de blocs » n'est donc pas à l'origine des différences observées. En revanche, la nature de la roche et les assemblages sessiles observés sur la côte Est de l'Australie présentent très probablement des spécificités locales inexistantes à l'échelle de nos sites. A travers ses résultats par exemple, nous constatons que les assemblages sessiles, tous taxons confondus, peuvent atteindre au maximum, 45% de la surface inférieure d'un bloc lorsque celui-ci est « naturel ». Nos propres suivis ont révélé qu'un bloc non retourné sur l'île aux Moines pouvait être recouvert d'éponges, d'ascidies coloniales et/ou solitaires et de bryozoaires coloniaux et/ou dressés à plus de 60%. Enfin, à la différence des travaux de Chapman, notre étude s'intéresse aux processus de *recolonisation* des faces supérieures et inférieures de blocs, processus qui *s'engagent après une phase de disparition ou de décomposition* des espèces initialement présentes sur et sous les blocs. Dans notre suivi, les algues qui se décomposent durant quatre à cinq mois sous les blocs retournés, retardent

considérablement la colonisation de l'espace par les organismes sessiles et mobiles habituellement observés à ce niveau.

Un an après le retournement des blocs, nos suivis soulignent la persistance des recouvrements d'algues vertes sur les faces supérieures de blocs (40% en moyenne). Néanmoins, tous les blocs montrent une régression des Entéromorphes et Ulves sous l'action de broutage des patelles. Très compétitives pour la ressource, l'arrivée des patelles a entraîné une diminution des densités de gibbules à la surface des blocs. Elles sont aussi à l'origine de nouvelles apparitions de roche nue, favorables à la recolonisation de l'espace par les algues brunes et rouges.

Au vue des différents résultats obtenus (étude comparative à l'échelle de quatre champs de blocs et étude expérimentale sur le site de l'île aux Moines), nous pouvons avancer qu'une perturbation faible à intermédiaire augmente la diversité globale d'un champ de blocs. A l'échelle d'un bloc en revanche, le retournement entraîne une mortalité immédiate et considérable d'espèces. La faune coloniale et fixée des faces devenues « supérieures » sont les premières impactées, elles disparaissent en quelques jours seulement sous l'effet de la dessiccation. Il faut ensuite quatre à six mois pour que les faces inférieures ne présentent plus d'algues en décomposition, mais aussi pour que les densités de décomposeurs et de gibbules qui avaient considérablement augmentées suite au retournement des blocs, diminuent et reviennent à leurs densités initiales. La même durée est nécessaire pour que les faces inférieures soient de nouveau colonisées par de petits individus de faune mobile (*Pisidia longicornis*, *Porcellana platycheles*, *Asterina gibbosa*) et quelques organismes encroûtants (bryozoaires coloniaux). Au bout de six mois de suivi environ, la faune très vagile (*Cancer pagurus*, *Necora puber*, bouquets) vient de nouveau se réfugier sous les blocs qui présentent toujours des restes de stipes d'algues. Après 13 mois, les recouvrements des faces inférieures par les assemblages sessiles et les recouvrements des faces supérieures par les macroalgues brunes et rouges sont faibles à très faibles sur tous les blocs observés. Par ailleurs, les organismes mobiles de type pleurobranches, nudibranches, *Trivia arctica*, *Ocinebrina aciculata*, chitons, ophiures ou polychètes Aphrodites habituellement rencontrés sur le site, présentent également de très faibles densités. L'acquisition de données se poursuit toujours actuellement.

3.2. Création d'indices prenant en compte les spécificités de l'habitat « champ de blocs »

En raison de leurs objectifs complémentaires mais différents, les indices IVR et QECB demeurent aujourd'hui indissociables l'un de l'autre. Une utilisation des deux indices en parallèle est donc préconisée. Elle permet à la fois de détecter et de quantifier la pression de pêche à pied à l'échelle d'un champ de blocs (objectif de l'IVR), puis d'estimer le « niveau de dégradation » de l'habitat sous cette perturbation (objectif du QECB).

3.2.1. L'IVR

Par sa facilité d'application, l'IVR peut être mesuré plusieurs fois dans l'année (i.e. lors des coefficients de marée supérieurs à 90-95). Il permet, par exemple, de suivre l'évolution de la perturbation « retournement des blocs » sur une période donnée : tous les mois durant une année, sur une semaine avant et après marées d'équinoxes, ou encore pour distinguer les potentielles variations de la perturbation liées au jour de la semaine, au coefficient de marée, aux conditions météorologiques, *etc.*

Son application qui passe par une stratification du champ de blocs, permet également de localiser les zones les plus pêchées à l'échelle de l'habitat. Il n'a pas vocation, en revanche, à comprendre les causes d'apparition d'une stratification liée à la fréquence de retournement des blocs. En ce sens, l'IVR est indissociable de suivis de fréquentation des pêcheurs à pied. La caractérisation des usagers (âge, connaissance de la réglementation, pratique de la pêche à pied en famille ou seul, possession d'outils, espèces recherchées, *etc.*), l'observation de leurs comportements, la connaissance de leurs motivations, sont autant d'éléments qui permettent de comprendre les causes d'apparition de la perturbation « retournement des blocs ».

Basé sur la couleur de chaque bloc dénombré, l'IVR s'apparente également à un indicateur « paysager », capable de détecter la perturbation à l'échelle du « paysage champ de blocs » (**Cf. annexe 5**).

Efficace sur les champs de blocs recouverts d'une épaisse couverture algale, l'indicateur peut présenter certaines limites lorsque l'habitat est très exposé à la houle. La couverture d'algues brunes et rouges y sera alors naturellement réduite, y compris en l'absence de perturbation. Certains secteurs géographiques sont également caractérisés par des blocs dont la couverture algale est particulièrement clairsemée. C'est le cas des champs de blocs du pays de Marennes-Oléron notamment, également étudiés pour leur biodiversité et sous la perturbation « pêche à pied » (Université de la Rochelle, CPIE IODDE/Marennes-Oléron). Ces exemples témoignent des limites de l'application uniformisée et généralisée de l'IVR et justifient la recherche d'une adaptation future de l'indicateur aux spécificités biogéographiques de l'habitat.

3.2.2. L'indice QECCB

L'indice QECCB est basé sur les assemblages faunistiques et floristiques des blocs mobiles et fixés qui répondent le plus à la perturbation « retournement des blocs ». Il permet de qualifier l'état écologique ou « le niveau de dégradation » de l'habitat sous différents niveaux d'intensité de pêche à pied.

L'utilisation des faces supérieures de blocs fixés en tant que « stations de référence » et les comparaisons intra-sites « blocs mobiles-blocs fixés », se sont révélées efficaces pour détecter les variations de structures de communautés liées à la perturbation. Il s'agit d'une

micro-échelle d'observation de la variabilité, particulièrement recommandée face à la complexité de l'habitat (forte variabilité intra-site d'un bloc à l'autre).

A l'instar des blocs fixés, *la roche en place* qui affleure au sein d'un champ de blocs ou qui borde l'habitat de part et d'autre, peut également être considérée comme une situation de référence appropriée. Il est en revanche indispensable qu'elle se situe au même niveau hypsométrique que le champ de blocs considéré.

Les valeurs de QECB révèlent un état écologique des champs de blocs cohérent et relativement stable dans le temps lorsque ceux-ci sont non ou extrêmement fréquentés (cas de l'île aux Moines et Piégu, tous deux situés à l'extrémité du gradient de perturbation). Elles présentent en revanche plus de variations d'une période d'observation à l'autre, à l'échelle des champs de blocs peu à moyennement perturbés. Ces variations tiennent principalement à l'effet « échantillonnage aléatoire » des blocs, pouvant conduire à la sélection de blocs « bruns-rouges » de très bonne qualité écologique (qui n'ont jamais été retournés). Le QEBM¹ de ces blocs est alors relativement élevé, c'est aussi le cas des valeurs de ratio VFS_{BM} / VFS_{BF} . Ces fortes valeurs contribuent à augmenter les notes QEBM² puis QECB du champ de blocs alors que celui-ci peut se révéler relativement perturbé par la pression de pêche à pied.

Dans l'objectif d'atteindre des valeurs de QECB qui reflètent *le niveau de perturbation réel* de chaque champ de blocs, nous préconisons, pour le futur, la réalisation d'un *plus grand nombre d'échantillons* à l'échelle des champs de blocs (sélection de plus de dix blocs mobiles). L'échantillonnage de plus de dix blocs mobiles n'étant pas possible le temps d'une marée basse sur la base des 16 variables sélectionnées, il paraît donc indispensable de **1) tester la redondance des différentes variables** retenues dans l'indice pour n'en garder que les complémentaires, de **2) mesurer les conséquences en terme de sensibilité** et de **3) tester sur le terrain les gains de temps relatifs** qui permettront d'augmenter le nombre de blocs-réplicats échantillonnés. Il est prévu de mener ce travail dans les mois qui suivront ce travail de thèse.



SYNTHESE ET CONCLUSION

Ce travail a permis d'apporter des éléments nouveaux sur les questions d'évaluation de l'état de conservation des milieux rocheux intertidaux, thématique qui demeurerait encore très peu explorée en France sur ce domaine.

Le milieu intertidal rocheux exposé aux activités anthropiques : état des connaissances

La première partie de ce manuscrit fut l'occasion de dresser l'état des connaissances (acquises par le biais d'études fondamentales ou de programmes interdisciplinaires) sur la structure et le fonctionnement des habitats rocheux intertidaux exposés aux pressions anthropiques. Nécessaires pour appréhender de manière globale la thématique de thèse, nos différentes synthèses ont aussi révélé l'existence d'études souvent très générales, sans que les rôles précis des espèces et de leurs interactions dans les processus observés ne soient toujours considérés. Par ailleurs, tandis que certaines thématiques sont étudiées de manière récurrente (e.g. effets des marées noires et plus généralement des polluants dans le cadre de la Directive Cadre sur l'Eau, conséquences des introductions d'espèces et espèces invasives), d'autres sont plus généralement délaissées. Un très faible nombre d'études s'intéressent, par exemple, à l'incidence écologique des activités anthropiques sur la zone intertidale. Seuls les effets du piétinement sur les plateformes rocheuses des milieux tempérés ou sur les platiers récifaux des milieux tropicaux, ont jusqu'ici été considérés et uniquement à l'étranger (Australie, Nouvelle-Zélande, Californie, Italie, Mer Rouge, *etc.*).

Dans un contexte d'humanisation des littoraux, la pression des usages se fait pourtant grandissante. Tous les habitats de la zone intertidale, qu'ils soient meubles ou rocheux, peuvent aujourd'hui être concernés par de potentiels impacts. Ceci est d'autant plus vrai dans les zones mégatidales comme sur le littoral français Manche-Atlantique, dans la région Bretagne en particulier. Malgré ce constat et la forte demande de l'Europe et de l'Etat pour la création d'indicateurs de qualité écologique, nos inventaires bibliographiques ont révélé un véritable vide méthodologique sur ces questions, particulièrement lorsqu'il s'agit de les appliquer aux substrats durs.

La complexité des habitats rocheux, les difficultés inhérentes à leur échantillonnage mais aussi le fait qu'ils soient parfois considérés comme moins menacés que les habitats sableux, expliquent en grande partie l'absence d'approche ciblée sur l'évaluation de leur état écologique. Par ailleurs, la première partie du manuscrit a rappelé que la question des usages restait principalement explorée à travers les disciplines des sciences humaines. Dans ce contexte, les suivis favorisent avant tout la compréhension des causes d'apparition des usages, la caractérisation des usagers mais aussi l'identification de leurs modes de diffusion à l'échelle d'un territoire. Parce qu'elle se situe dans les limites d'action des géographes, sociologues ou ethnologues, l'évaluation des incidences écologiques engendrées par les usages se trouve alors évincée, ou reléguée au second plan.

Structure, complexité et variabilité des peuplements rocheux en l'absence de perturbation anthropique

A travers l'étude des incidences du piétinement sur les platiers rocheux et de celles de la pêche à pied récréative sur les champs de blocs, nos résultats ont tout d'abord souligné la forte *variabilité naturelle* des assemblages rocheux à macro, méso et micro-échelle. A l'échelle d'un département ou d'une région (i.e. macro-échelle), celle-ci est fréquemment attribuée aux conditions environnementales propres à chaque secteur biogéographique (variation de l'hydrodynamisme, de l'exposition à l'action des vagues, de la température, *etc.*). A l'échelle d'un platier rocheux ou d'un champ de blocs (i.e. méso-échelle), ce sont davantage les petites différences de niveaux hypsométriques, la présence d'habitats particuliers (cuvettes), de microhabitats (cavités, zones de roche abritée), mais aussi « l'histoire naturelle » de chaque site dont résulte le réseau des interactions biologiques (prédation, compétition pour l'espace ou la ressource), qui expliquent la répartition inégale des espèces d'une zone à l'autre de l'habitat. Si ces variations de structures de communautés peuvent évidemment concerner une large gamme d'échelles spatiales et temporelles, elles sont néanmoins favorisées et même contrôlées, par la présence de microhabitats initiant la création de micro-gradients environnementaux (i.e. micro-échelle).

A l'échelle d'un champ de blocs, le nombre de microhabitats présents est naturellement élevé. S'il est possible de considérer qu'un bloc correspond à une entité architecturale de l'habitat, la résultante de leur agencement à l'échelle d'un champ de blocs devient une mosaïque constituée, à plus large échelle, de sous-ensembles (appelés strates, faciès, sous-habitats) plus ou moins indépendants les uns des autres en fonction de leur mode de regroupement (blocs dispersés, accolés, les uns sur les autres, *etc.*) et/ou de leur niveau d'accolement. Par conséquent, plus la complexité et l'hétérogénéité globale du champ de blocs sont élevées (i.e. plus le nombre de microhabitats est élevé à cette échelle) et plus la composition en espèces et l'organisation des assemblages faune/flore d'un bloc à l'autre (i.e. d'une entité à l'autre) seront variables et inégales. Cette forte variabilité à petite échelle rend difficile l'appréhension de la structure de communauté d'un champ de blocs.

Pour comprendre les incidences de la pression de pêche à pied, il était donc nécessaire d'étudier les assemblages faune/flore non seulement à l'échelle de plusieurs blocs, mais aussi en considérant séparément leurs principaux microhabitats: leurs faces supérieures, inférieures, le type de substrat dominant qui se trouve sous chacun d'entre eux et enfin le degré d'accolement des blocs à ce substrat sous-jacent.

La forte variabilité naturelle de l'habitat peut également limiter la puissance des études qui visent à comparer *in situ* et à large échelle, les effets d'une perturbation anthropique physique telle que la pêche à pied. En revanche, nous avons montré que sa détection devenait possible en menant des études comparatives et en utilisant des situations de références au sein même des sites. Ainsi, l'appréciation des impacts relatifs de la pêche à pied d'un site à l'autre se mesure en comparant les écarts obtenus au sein de chaque site, entre la situation de référence locale (blocs ne pouvant pas être retournés) et la situation impactée locale (blocs retournables). Ces résultats apportent une réflexion nouvelle dans le contexte des recherches actuelles sur les situations de références (ou situations « pristines ») indispensables pour

évaluer les états écologiques et les dynamiques de dégradation-restauration des écosystèmes côtiers.

Le travail sur les situations de référence, a permis d'étayer un certain nombre de concepts théoriques de l'écologie au niveau de l'habitat champ de blocs. Les mesures des taux de recouvrement des grands groupes taxonomiques d'espèces encroûtantes ont notamment mis en évidence la monopolisation de l'espace par une espèce dominante dans les situations les plus stables (dessous de blocs non retournables). A l'inverse, il a été démontré que les situations de retournement modérées, en maintenant une certaine ouverture du milieu (passant par un stade de roche nue), permettaient une plus grande diversité des espèces à la fois à l'échelle d'un champ de blocs et à l'échelle d'un bloc élémentaire (Intermediate Disturbance Hypothesis, [Connell 1978](#)).

- A l'échelle d'un champ de blocs en effet, nous avons montré que, soumis à une pression moyenne de pêche à pied, les blocs se présentent sous forme d'une mosaïque d'étapes diverses de dégradation/recolonisation dont la résultante est l'augmentation de la diversité des combinaisons des variables.
- A l'échelle d'un bloc, à partir d'un certain « **âge de retournement** », la face supérieure est dominée par une mosaïque d'espèces opportunistes, en stades intermédiaires de recolonisation (jeunes pousses d'algues brunes et rouges) et en fin de recolonisation (algues brunes et rouges de strates II et III). Au niveau des faces inférieures, cet **effet « mosaïque »** est également bien observable : tous les groupes d'espèces coloniaux et fixés sont généralement représentés (éponges, ascidies, bryozoaires) dans des proportions similaires, à l'exception d'une dominance de bryozoaires coloniaux, toujours plus compétitifs pour l'espace à ce moment-là.
- Les résultats ont également souligné que contrairement aux faces supérieures, les peuplements encroûtants et coloniaux des faces inférieures de blocs présentent des stades d'évolution moins « matures » que ceux des cavités ou surplombs de blocs fixés. L'hypothèse est que les facteurs environnementaux à micro-échelle, en particulier l'hydrodynamisme qui peut créer un effet d'abrasion non négligeable en remettant en suspension les grains de sédiments sous les blocs lors des tempêtes hivernales, maintiennent un niveau d'ouverture des surfaces autorisant une compétition spatiale et favorisant ainsi une mosaïque d'espèces plus importante qu'au niveau des cavités et surplombs des blocs fixés.

Un platier rocheux de la zone médiolittorale présente une complexité moindre qu'un champ de blocs. Nos résultats ont néanmoins rappelé l'organisation des communautés de macroalgues en strates et ont souligné l'importance de cette structuration pour le maintien et le développement de certaines espèces. Les algues de strates I et II par exemple, sont protégées de la dessiccation par l'épais couvert d'algues de strate III. Les différents niveaux d'imbrication des algues entre elles sont également à l'origine de la création de microhabitats, eux-mêmes favorables à l'implantation de la faune sessile (éponges, bryozoaires) et à la présence de petits organismes de faune mobile (mollusques, crabes, polychètes).

Changements de structure et de dynamique des peuplements rocheux perturbés

A travers les suivis réalisés, nous avons souligné la fragilité des structures de biocénoses des deux habitats « champs de blocs » et « piétinement ». Nous avons également noté les changements de composition en espèces à partir d'un certain seuil de perturbation et jusqu'à un certain niveau d'intensité. Enfin, dans les deux cas, nous nous sommes intéressés à la résilience de l'habitat après perturbation.

Le retournement des blocs par les pêcheurs à pied constitue une action fortement destructrice de leurs assemblages faune/flore. Il provoque la mortalité de toutes les espèces sessiles, l'écrasement d'une partie de la faune mobile et le déplacement des organismes vagiles qui ont survécu au retournement. Après cette phase initiale, une succession écologique se met en place sur les deux faces du bloc. Suite à la disparition rapide des organismes qui occupaient initialement la surface inférieure, la colonisation de la nouvelle face supérieure débute par une monopolisation de l'espace libéré par les algues de type *Enteromorpha* sp. Bien qu'elle soit progressivement réduite par l'action de broutage des micro-herbivores (gibbules puis patelles), cette couverture d'algues vertes persiste plus d'un an. Après quelques mois (huit mois environ), les zones de roche nue augmentent avec l'arrivée des patelles, plus compétitives pour la ressource que les gibbules. Cette libération de l'espace et le passage d'une période estivale permettent alors l'arrivée des algues brunes puis rouges, mais les faces supérieures affichent toujours une faible diversité d'espèces et de forts recouvrements en algues opportunistes. Au niveau des faces inférieures, les processus de succession qui suivent le retournement se déroulent selon une dynamique bien différente. Ils débutent notamment par une phase de dégradation bien plus longue que celle observée sur les faces supérieures : les algues qui se retrouvent écrasées entre la face devenue « inférieure » et le substrat sous-jacent subissent une décomposition qui dure trois à quatre mois. Les densités de décomposeurs (amphipodes) et de micro-brouteurs (*Gibbula pennanti*, *G. cineraria* et *G. umbilicalis*) sont alors très élevées (jusqu'à une cinquantaine de gibbules observée par bloc, sous les blocs retournés depuis trois à quatre mois). Celles-ci retournent à des valeurs habituellement observées au bout de six à huit mois (10 à 20 individus de *Gibbula* sp. environ). Lorsque la décomposition des algues s'achève, ce sont principalement *Lithophyllum incrustans* et de larges zones de roche nue qui dominent l'espace. Nos résultats révèlent également une recolonisation des faces inférieures par la faune sessile, extrêmement lente. Parmi les organismes coloniaux, les bryozoaires sont les plus compétitifs pour l'espace. Les ascidies coloniales puis les éponges s'installent plus tardivement : plus d'un an après le retournement, leur recouvrement moyen est inférieur à 1% de leur recouvrement initial. Nos résultats montrent aussi que la recolonisation de l'espace par certains individus de faune mobile (*Asterina gibbosa*, *Nucella lapillus*, *Pisidia longicornis* et *Porcellana platycheles*) ne nécessite pas la présence de forts recouvrements en faune sessile. En revanche, les densités d'espèces plus « spécialistes » ou uniquement retrouvées sous les blocs de l'habitat champs de blocs (chitons, pleurobranches, nudibranches, *Ocenebrina aciculata*, polychètes aphrodites, etc.) demeurent extrêmement faibles ou nulles un an après le retournement des blocs. Ces suivis de recolonisation ont permis de montrer que la résilience d'un bloc retourné est extrêmement faible.

Le piétinement d'un platier rocheux entraîne également une disparition d'espèces liée à une déstructuration de la communauté. Un piétinement de type « press » correspond davantage à une situation pouvant être observée sur un estran (passages réguliers de visiteurs aux mêmes endroits). L'incidence de ce type de piétinement sur les biocénoses est **progressive** mais nos résultats révèlent que les premiers effets peuvent se faire ressentir à partir de 10 pas appliqués trois fois par mois sur une durée totale de 15 mois. Sous ce type de perturbation, les successions écologiques correspondent à des phases de dégradation/rajeunissement de la biocénose alternant avec des phases de restauration. La résistance et la résilience étant variables d'une espèce à l'autre, les résultats du piétinement sont donc également variables selon les intensités de passage. Néanmoins, nous avons pu mettre en évidence des effets de seuils liés aux processus de compétition spatiale et à des effets cascades lors de la dégradation. Les processus de facilitation en revanche, sont mis en œuvre lors de la recolonisation.

Ainsi dans notre étude expérimentale menée *in situ*, l'application de l'intensité de pas maximale (80 pas appliqués trois jours par mois durant 15 mois) montre que ce sont les algues de strate III (*Ascophyllum nodosum* et *Fucus serratus*) qui subissent les premières l'impact du piétinement. Sectionnées, progressivement fragilisées puis arrachées, leur disparition induit l'apparition de zones de roche nue et une colonisation de l'espace libéré par les algues opportunistes de types *Ulva* sp., *Enteromorpha* sp. ou *Caulacanthus ustulatus*. Cette réduction du recouvrement en strate III expose alors directement les macroalgues de strates II puis I à la pression de piétinement. Sans la protection des grandes algues, elles subissent une dessiccation, mais aussi des écarts de température et/ou de salinité (pluie) plus élevés. La faune sessile (éponges, bryozoaires) est elle aussi indirectement impactée par ces processus de dessiccation. Par ailleurs, la déstructuration des communautés de macroalgues entraîne une perte de refuge et une diminution progressive de la ressource disponible pour la faune mobile. Il y a donc également une déstructuration du **réseau trophique**. Nos suivis ont également montré que la dynamique des peuplements se poursuit entre deux périodes de piétinement : de petites phases de recolonisation de l'espace par des algues de strate I ou II de type *Cladophora* sp., *Caulacanthus ustulatus* et *Lithophyllum incrustans* peuvent être observées. En revanche, aucun recrutement en *Ascophyllum nodosum* et *Fucus serratus*, ni repousse de ces espèces lorsqu'elles ont été sectionnées ou fortement fragilisées n'est observée.

Après ces résultats sur la dynamique de la biocénose du médiolittoral sous l'impact du piétinement, l'étude de la restauration a révélé sa faible résilience. En effet, plus d'un an après l'arrêt du piétinement de type « press », le nombre de pieds des deux espèces de Fucales structurantes reste extrêmement faible sur les zones les plus piétinées. Les recouvrements en *Lithophyllum incrustans* et les densités de *Mytilus edulis* n'ont pas non plus retrouvé leurs valeurs initiales. Les zones de roche nue ont néanmoins diminué, principalement colonisées par des balanes qui affichent alors des recouvrements supérieurs à ceux des espèces de macroalgues.

Construction d'indicateurs de qualité écologique pour l'évaluation d'une perturbation anthropique

La détection des changements de peuplements liés aux perturbations anthropiques, n'est rendue possible qu'à partir de la connaissance de l'état initial des biocénoses en l'absence de ces perturbations. Pour atteindre cet objectif, nos deux études ont multiplié les échelles d'observation (face supérieure puis inférieure des blocs mobiles, observation du substrat qui se trouve sous ces blocs, description fine des différentes strates de la communauté de macroalgues sur le platier rocheux considéré, *etc.*). Elles se sont également appuyées sur des stations de référence appropriées, situées au sein même de l'habitat, soit au plus près des zones de l'habitat qui sont susceptibles de subir l'impact.

A travers la multiplication des relevés de terrain avant, au cours et après perturbation, et compte tenu du nombre important d'analyses nécessaires pour distinguer les changements de peuplements liés aux variations environnementales de ceux liés à chaque perturbation considérée, notre étude souligne à nouveau la complexité d'observation des milieux rocheux intertidaux.

De cette complexité, découle la difficulté de mise en œuvre d'indicateurs de perturbation simplifiés. Plusieurs étapes d'observation sont nécessaires en amont et indissociables les unes des autres pour y parvenir. Un important travail de calibration est ensuite nécessaire, travail toujours en cours en ce qui concerne les indicateurs que nous avons développés. Le choix des échelles d'observations est également déterminant, et justifie qu'un travail de terrain et d'analyse conséquent lui soit consacré en premier lieu.

Le fait qu'une perturbation soit liée à une activité anthropique qui s'exerce sur l'estran ou à un niveau particulier de l'estran, constitue une difficulté supplémentaire dans la mise au point d'indicateurs. La connaissance des causes d'apparition de l'activité, de ses modes de diffusion et d'application sur un espace donné, mais aussi la mesure de sa fréquence et de son intensité, nécessitent un grand nombre d'observations à différentes échelles temporelles et spatiales, qui viennent s'ajouter aux relevés biologiques. Cette connaissance est de plus, tout à fait incontournable pour appréhender de façon correcte les incidences écologiques.

Aujourd'hui pourtant, les suivis qui favorisent les croisements de disciplines « sciences humaines - sciences biologiques » restent extrêmement rares et ponctuels sur le territoire côtier. Les Systèmes d'Informations Géographiques, l'emploi de protocoles précis pour les suivis de fréquentation mais aussi l'utilisation de la modélisation, sont des outils habituellement réservés aux géographes qui demeurent rarement maîtrisés par les biologistes. La visualisation des perturbations susceptibles de menacer ou d'impacter les milieux étudiés permet pourtant, dans de nombreux cas, une meilleure compréhension du système et des réponses de ses biocénoses.

De la même manière, l'intervention d'associations, de réseaux de bénévoles ou des sciences participatives dans les programmes de recherches initiés par la communauté scientifique demeure encore insuffisante. Ils permettraient pourtant, à l'image des programmes anglo-saxons (Society for Conservation Biology, Countryside Council for Wales Marine Intertidal), d'augmenter le nombre d'observateurs de terrain et ainsi, de multiplier

l'échantillonnage à petite et grande échelle, tant sur les aspects biologiques que sur les aspects géographiques ou sociologiques.

Depuis quelques années néanmoins, les initiatives locales à l'échelle de la Bretagne et de l'île d'Oléron qui se sont penchées sur l'évaluation des incidences de la pêche à pied récréative sur les milieux rocheux, vont de plus en plus dans le sens d'une **interdisciplinarité**, indispensable à la connaissance des usages et de leurs conséquences sur les milieux. Ils permettent également de mieux sensibiliser les usagers, voire de proposer une adaptation des pratiques à certaines particularités des milieux lorsque cela est nécessaire. Il reste cependant beaucoup à faire dans ce domaine, à la fois pour mieux comprendre les processus écologiques des habitats intertidaux (structure et fonctionnement complexes des peuplements) mais aussi pour préciser dans l'espace et dans le temps les activités humaines.

Un développement d'études croisant de façon étroite les suivis biologiques aux suivis d'usages, est indispensable pour que les objectifs de gestion-conservatoire des milieux rocheux intertidaux soient atteints, non seulement dans le cadre des politiques actuelles des Aires Marines Protégées mais aussi, plus largement, à l'échelle des littoraux.

Références Bibliographiques

- Addessi, L., 1994. Human disturbance and long term changes on a rocky intertidal community. *Ecol. Appl.* 4: 786-797.
- Addison, P.F.E., Koss, R.S. and T.D. O'Hara, 2008. Recreational use of a rocky intertidal reef in Victoria: implications for ecological research and management. 11 pp.
- Airoidi, L., 1998. Roles of disturbance, sediment stress, and substratum retention on spatial dominance in algal turf. *Ecology* 79 (8): 2759-2770.
- Airoidi, L. and M. Virgilio, 1998. Responses of turf-forming algae to space variations in the deposition of sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 165: 271-282.
- Airoidi, L., F. Rindi and F. Cinelli, 1995. Structure, seasonal dynamics and reproductive phenology of a filamentous turf assemblage on a sediment influenced, rocky subtidal shore. *Bot. Mar.* 38: 227-237.
- Akimichi, T., 1995. Indigenous resource management and sustainable development: Case studies from Papua New Guinea and Indonesia. *Anthropol. Sci.* 103: 321-327.
- Alvarez-Fernandez, E., R. Ontanon-Peredo and J. Molares-Vila, 2010. Archaeological data on the exploitation of the goose barnacle *Pollicipes pollicipes* (Gmelin, 1790) in Europe. *Journal of Archaeological Science* 37: 402-408
- Andersen, H.J., Conley, J.D. and S., Hedal, 2004. Palaeoecology, reference conditions and classification of ecological status: the EU Water Framework Directive in practice. *Mar. Poll. Bull.* 49, 283-290.
- Archambault, P., K. Banwell and A.J. Underwood, 2001. Temporal variation in the structure of intertidal assemblages following the removal of sewage. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 222: 51-62.
- Arévalo, R., S. Pinedo and E. Ballesteros, 2007. Changes in the composition and structure of Mediterranean rocky-shore communities following a gradient of nutrient enrichment: Descriptive study and test of proposed methods to assess water quality regarding macroalgae. *Marine Pollution Bulletin* 55:104-113.
- Ar Gall, E. et S. Connan, 2004. Echantillonnage des macroalgues Intertidal – substrats durs. LEBHAM – IUEM – UBO, 11 pp.
- Ar Gall, E. et M. Le Duff, 2010. Protocole d'observation *in situ* et proposition de calcul d'un indice de qualité pour le suivi des macroalgues sur les estrans intertidaux rocheux dans le cadre DCE. Rapport Ifremer – ONEMA, Mai 2010. 16 pp.
- Ballesteros, E., X. Torras, S. Pinedo, M. Garcia, L. Mangialajo and M. de Torres, 2007. A new methodology based on littoral community cartography dominated by macroalgae for the implementation of the European Water Framework Directive. *Marine Pollution Bulletin* 55: 172-180.
- Bajjouk, T., S. Derrien, F. Gentil, C. Hily et J. Grall, 2011. Typologie d'habitats marins benthiques – Analyse de l'existant et propositions pour la cartographie – Habitats côtiers de la région Bretagne – Note de synthèse n°2 – Habitats du circo-littoral - REBENT
- Barreiro, R., C. Real and A. Carballeira, 1993. Heavy-metal accumulation by *Fucus ceranoides* in a small estuary in north-west Spain. *Marine Environ. Res.* 36: 39-61.
- Barton, R.N.E., A.P. Carrant, Y. Fernandez-Jalvo, J.C. Finlayson, P. Goldberg, R. Macphail,

- P.B. Pettitt and C.B. Stringer, 1999. *Gibraltar Neanderthals and results of recent excavations in Gorham's, Vanguard and Ibex caves*. Antiquity, March, 1999.
- Beauchamp, K.A. and M.M. Gowing, 1982. A quantitative assessment of human trampling effects on a rocky intertidal community. *Marine Environmental Research* 7: 279-293.
- Bender, E.A. T.J. Case and M.E. Gilpin, 1984. Perturbation Experiments in Community Ecology: Theory and Practice. *Ecology* 65: 1-13.
- Bermejo, R., J.J. Vergara and I. Hernández, 2012. Application and reassessment of the reduced species list index for macroalgae to assess the ecological status under the Water Framework Directive in the Atlantic coast of Southern Spain. *Ecological Indicators* 12: 46-57.
- Bissardon M., Guidal L., Rameau J. C., 1997. *CORINE biotopes*. Rapport de recherches, Laboratoires de recherches en Sciences forestières de l'École Nationale du Génie rural, des Eaux et des Forêts, Ecosystèmes Forestiers et Dynamiques des paysages, Nancy, 390 pp.
- Blackmore, G., B. Morton and Z.G. Huang, 1998. Heavy metals in *Balanus amphitrite* and *Tetraclita squamosa* (Crustacea: Cirripedia) collected from the coastal waters of Xiamen, China. *Mar. Pollut. Bull.* 36: 32-40.
- Blumel, C., Domin, A., Krause, J.C., Schubert, M., Schiewer, U., Schubert, H., 2002. Historical macrophyte records of surface waters at the German Baltic coast. *Rostocker Meeresbiologische Beiträge* 10, 5-111.
- Bolam, S.G., T.F. Fernandes, P. Read and D. Raffaelli, 2000. Effects of macroalgal mats on intertidal sandflats: an experimental study. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 249: 123-137.
- Bolam, S.G. and T.F. Fernandes, 2002. The effects of macroalgal cover on the spatial distribution of macrobenthic invertebrates: the effect of macroalgal morphology. *Hydrobiologia* 475/476: 437-448.
- Bonte, D. and D. Maes, 2008. Trampling affects the distribution of specialised coastal dune arthropods. *Basic and Applied Ecology* 9: 726-734.
- Borja, A., Dauer, D.M., 2008. Assessing the environmental quality status in estuarine and coastal systems: comparing methodologies and indices. *Ecol. Indic.* 8: 331-337.
- Borja, A., J. Franco, V. Valencia, J. Bald, I. Muxika, M.J. Belzunce and O. Solaun, 2004a. Implementation of the European Water Framework Directive from the Basque country (northern Spain): a methodological approach. *Marine Pollution Bulletin* 48: 209-218.
- Borja, A., J. Franco and V. Perez, 2000. A Marine Biotic Index to Establish the Ecological Quality of Soft-Bottom Benthos Within European Estuarine and Coastal Environments. *Marine Pollution Bulletin* 40: 1100-1114.
- Borja, A., J. Franco and I. Muxika, 2004b. The Biotic Indices and the Water Framework Directive: the required consensus in the new benthic monitoring tools. *Marine Pollution Bulletin* 48: 405-408.
- Borja, A., A.B. Josefson, A. Miles, I. Muxika, F. Olsgard, G. Phillips, J.G. Rodriguez and B. Rygg, 2007a. An approach to the intercalibration of benthic ecological status assessment in the North Atlantic ecoregion, according to the European Water Framework Directive. *Marine Pollution Bulletin* 55: 42-52
- Borowitzka, M.A., 1972. Intertidal algal species diversity and the effect of pollution. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.* 23: 73-84.

- Bouchet, V., 2007. *Dynamique et réponse fonctionnelle des Foraminifères et de la macrofaune benthique en zone ostréicole dans les Pertuis Charentais*. Thèse de doctorat, Université d'Angers, 404 pp.
- Bowman, R.S., 1978. Dounreay oil spill: Major implications of a minor incident. *Mar. Pollut. Bull.* 9: 269-273.
- Branch, G.M. and C.L. Griffiths, 1988. The Benguela ecosystem Part V. The coastal zone. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 26: 395-486.
- Branch, G.M., J.M. Harris, C. Parkins, R.H. Bustamante and S. Eekhout, 1992. Algal "gardening" by marine grazers: A comparison of the ecological effects of territorial fish and limpets. In D.M. John, S.J. Hawkins and J.H. Prices (eds.), *Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos* 405-423. Clarendon Press, Oxford.
- Branch, G.M. and C.A. Moreno, 1994. Intertidal and subtidal grazers. In: Siegfried, R.S. (ed.), *Rocky Shores: Exploitation in Chile and South Africa*. Springer-Verlag, Berlin
- Broekhuysen, G.J., 1940. A preliminary investigation of the importance of desiccation, temperature and salinity as factors controlling the vertical distribution of certain intertidal marine gastropods in False Bay, South Africa. *Trans. Roy. Soc. South Africa* 28: 245-292.
- Brosnan, D.B. and L.L. Crumrine, 1994. Effects of human trampling on marine rocky shore communities. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 177: 79-97.
- Brown, P.J. and R.B. Taylor, 1999. Effects of trampling by humans on animals inhabiting coralline algal turf in the rocky intertidal. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 235: 45-53
- Bryan, G.W. 1984. Pollution due to heavy metals and their compounds. In: Kinne, O. (ed.), *Marine Ecology*. John Wiley and Sons, Chichester 1289-1431.
- Burden, R.F. and P.F. Randerson, 1972. Quantitative studies of the effects of human trampling on vegetation as an aid to the management of semi-natural areas. *Journal of Applied Ecology* 9: 439-457.
- Bustamante, R.H., G.M. Branch, S. Eekhout, B. Robertson, P. Zoutendyk, M. Schleyer, A. Dye, N. Hanekom, D. Keats, M. Jurd and C. McQuaid, 1995. Gradients of intertidal primary productivity around the coast of South Africa and relationships with consumer biomass. *Oecologia* 102: 189-201.
- Bustamante, R.H., Branch, G.M., 1996. Large scale patterns and trophic structure of southern African rocky shores: The roles of geographic variation and wave exposure. *J. Biogeogr.* 2: 339-51.
- Bustamante, M., F.J. Tajadura-Martin and J.I. Saiz-Salinas, 2010. Temporal and spatial variability on rocky intertidal macrofaunal assemblages affected by an oil spill (Basque coast, northern Spain). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 90: 1305-1317.
- Cabral, J.A., M.A. Pardal, R.J. Lopes, T. Múrias and J.C. Marques, 1999. The impact of macroalgal blooms on the use of the intertidal area and feeding behaviour of waders (Charadrii) in the Mondego estuary (west Portugal). *Acta Oecologica* 20: 41-427.
- Cardoso, P.G., M.A. Pardal, D. Raffaelli, A. Baeta and J.C. Marques, 2004. Macroinvertebrate response to different species of macroalgal mats and the role of disturbance history. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 308: 207-220.

- Castilla, J.C., 1996. Copper mine tailing disposal in northern Chile rocky shores: *Enteromorpha compressa* (Chlorophyta) as a sentinel species. *Environ. Monit. Assess.* 40: 171-184.
- Castilla, J.C., 1999. Costal marine communities: trends and perspectives from human-exclusion experiments. *TREE* 14: 280-283.
- Casu, D., G. Ceccherelli and A. Castelli, 2006. Immediate effects of experimental human trampling on mid-upper intertidal benthic invertebrates at the Asinara Island MPA (NW Mediterranean). *Hydrobiologia* 555: 271-279.
- Chandrasekara, W.U. and C.L.J. Frid, 1996. Effects of human trampling on tidalflat infauna. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 6: 299-31.
- Chapman, M.G., 2002a. Patterns of spatial and temporal variation of macrofauna under boulders in a sheltered boulder field. *Austral Ecology* 27: 211–228.
- Chapman, M.G., 2002b. Early colonization of shallow subtidal boulders in two habitats. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 275: 95-116.
- Chapman, M.G., 2005. Molluscs and echinoderms under boulders: Tests of generality of patterns of occurrence. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 325: 65-83.
- Chapman, M.G., 2012. Restoring Intertidal Boulder-Fields as Habitat for “Specialist” and “Generalist” Animals. *Restoration Ecology* 20: 277-285.
- Chapman, M.G. and A.J., Underwood, 1994. Dispersal of the intertidal snail, *Nodilittorina pyramidalis* in response to the topographic complexity of the substratum. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 179: 145–69.
- Chapman, M.G. and A.J. Underwood, 1996. Experiments on effects of sampling biota under intertidal and shallow subtidal boulders. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 207, 103-126.
- Chapman, M.G. and A.J. Underwood, 1998. Inconsistency and variation in the development of intertidal algal assemblages. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 224: 265-89.
- Chapman, M.G., A.J. Underwood and K.R. Clarke, 2009. New indices for ranking conservation sites using ‘relative endemism’. *Biological Conservation* 142: 3154-3162.
- Chassé, C., 1984. Impact écologique de la pollution pétrolière de l’*Amoco Cadiz*, Bilan quantitatif et monétaire des pertes. Rapport UVLOE-UBO, 84 pp.
- Cintra-Buenrostro, C.E., 2007. Trampling, peeling, and nibbling mussels: an experimental assessment of mechanical and predatory damage to shells of *Mytilus trossulus* (Mollusca: Mytilidae). *Journal of Shellfish Research* 26: 221-231.
- Clarke, A., S. Juggins and D.J. Conley, 2003. A 150-year reconstruction of the history of coastal eutrophication in Roskilde Fjord, Denmark. *Mar. Pollut. Bull.* 46: 1615-1629.
- Clements, F.E., J. Weaver and H. Hanson, 1926. *Plant Competition: An Analysis of The Development of Vegetation*. Carnegie Institute, Washington, DC.
- Coleman, F.C., W.F. Figueira, J.S. Ueland and L.B. Crowder, 2004. The Impact of United States Recreational Fisheries on Marine Fish Populations. *Science* 305, 1958.
- Commission européenne, 1999. *Manuel d'interprétation des habitats de l'Union européenne*. EUR 15/2. Commission européenne, DG Environnement, 132 pp.
- Comps, M. and J.L. Duthoit, 1976. Infection virale associée à la « maladie des branchies » de l'huitre portugaise *Crassostrea angulata* Lmk. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 283: 1595-1596.
- Comps, M., J.R. Bonami, C. Vago and D. Razet, 1976. La mise en évidence d'une infection

- virale chez l'huître portugaise à l'occasion de l'épizootie de 1970-1974. *Science et Pêche, Bulletin de l'Institut des Pêches maritimes* 256: 13-15.
- Connell, J.H. and R.O. Slatyer, 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Amer. Nat.* 111: 1119-1144.
- Connell, J.H., 1961a. Effects of competition, predation by *Thais lapillus*, and other factors on natural populations of the barnacle *Balanus balanoides*. *Ecol. Monogr.* 31: 61-104.
- Connell, J.H., 1961b. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* 42: 710-723.
- Connor, D.W., T.O. Hill, M.C. Little and K.O. Northen, 1995a. Marine Nature Conservation Review: intertidal biotope manual. Version 6.95. JNCC Report, N°249.
- Connor, D.W., K. Hiscock, R.L. Foster-Smith and R. Covey, 1995b. A classification system for benthic marine biotopes. In: *Biology and ecology of shallow coastal waters. Proceedings of the 28th European Marine Biology Symposium*, ed. by A. Eleftheriou, A.D. Ansell & C.J. Smith, 155-165.
- Cooke, S.J. and Cowx, I.G., 2004. The role of recreational fishing in global fish crises. *Bioscience* 54: 857-859.
- CORINE biotopes manual, 1991. Habitats of the European Community. EUR 12587/3, Office for Official Publications of the European Communities.
- Corner, A. D. S., A. J. Southward and E. C. Southward, 1968. Toxicity of oil-spill removers ("detergents") to marine life: An assessment using the intertidal barnacle *Elminius modestus*. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 48: 29-47.
- Crisp, D.J. and H. Barnes, 1954. The orientation and distribution of barnacles at settlement with particular reference to surface contour. *J. Anim. Ecol.* 23: 142-162.
- Crowe, T., 1996. Different effects of microhabitat fragmentation on patterns of dispersal of an intertidal gastropod in two habitats. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 206: 83-107.
- Crowe, T.P., R.C. Thompson, S. Bray and S.J. Hawkins, 2000. Impacts of anthropogenic stress on rocky intertidal communities. *Journal of Aquatic Ecosystem Stress and Recovery* 7: 273-297.
- Curiel, D., A. Falace, V. Bandelj and A. Rismondo, 2012. Applicability and intercalibration of macrophyte quality indices to characterise the ecological status of Mediterranean transitional waters: the case of the Venice lagoon. *Marine ecology* DOI: 10.1111/j.1439-0485.2011.00507.
- Daou, R. and P. Gouilletquer, 1988. Effets de la turbidité sur les palourdes adultes *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve): croissance, mortalité, effort de reproduction, composition biochimique. *Oceanis* 14: 375-389
- Da Silva, E.M., M.C. Peso-Aguiar, M.d.F.T. Navarro and C. de Barros e Azevedo Chastinet, 1997. Impact of petroleum on aquatic coastal ecosystems in Brazil. *Environ. Toxicol. & Chem.* 16: 112-118.
- Dauvin, J.C., 2007. Paradox of estuarine quality: Benthic indicators and indices, consensus or debate for the future. *Marine Pollution Bulletin* 55: 271-281
- Dauvin, J.C. and T. Ruellet, 2007. Polychaete/amphipod ratio revisited. *Marine Pollution Bulletin* 55: 215-224.
- Dauvin, J.C., G. Bellan, D. Bellan-Santini, 2008. The need for clear and comparable terminology in benthic ecology. Part I. Ecological concepts. *Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst.* 18: 432-445.

- Dayton, P.K., 1971. Competition, disturbance and community organization: The provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol.Monogr.* 41: 351-389.
- Dayton, P.K., 1975. Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algal community. *Ecol. Monogr.* 45: 137-159.
- De Gouvenain, R.C., 1996. Indirect impacts of soil trampling on tree growth and plant succession in the north cascade mountains of Washington. *Biological Conservation* 75: 279-287.
- De Jonge, V.N., M. Elliott and V.S. Brauer, 2006. Marine monitoring: Its shortcomings and mismatch with the EU Water Framework Directive's objectives. *Marine Pollution Bulletin* 53: 5-19.
- Delisle, F., M. Bernard, A. Ponsero, L. Dabouineau et J. Allain, 2011. Rapport final du Contrat Nature *Gestion durable de l'activité récréative de pêche à pied et préservation de la biodiversité littorale*. VivArmor Nature, 189 pp.
- Desroy, N., S.F. Dubois, J. Fournier, L. Ricquiers, P. Le Mao, L. Guerin, D. Gerla, M. Rougerie and A. Legendre, 2011. The conservation status of *Sabellaria alveolata* (L.) (Polychaeta: Sabellariidae) reefs in the Bay of Mont-Saint-Michel. *Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst.* 21: 462-471.
- Devilliers P. & Devilliers-Terschuren J., 1996. *A classification of Palaearctic habitats*. Nature and environment, No. 78, Council of Europe, Strasbourg, 194 pp.
- Devilliers P., Devilliers-Terschuren J. & Vander Linden C., 2001. *PHYSIS Palaearctic Habitat Classification*. Institut Royal des Sciences Naturelles, Bruxelles.
- Diascorn, M., 2009. *Etude de la pêche à pied de loisir sur les sites du Conservatoire du littoral*. Rapport final, 81 pp.
- Diaz, R. J. and R. Rosenberg, 1995. Marine benthic hypoxia: A review of its ecological effects and the behavioural responses of benthic macrofauna. *Oceanogr. Mar. Biol.* 33: 245-303.
- Diaz, R.J., Solan, M., Valente, R.M., 2004. A review of approaches for classifying benthic habitats and evaluating habitat quality. *Journal of Environmental Management* 73: 165-181.
- Díez, I., A. Secilla, A. Santolaria and J.M. Gorostiaga, 1999. Phytobenthic intertidal community structure along an environmental pollution gradient. *Mar. Pollut. Bull.* 38: 463-472.
- Díez, I., A. Santolaria and J.M. Gorostiaga, 2010. Different levels of macroalgal sampling resolution for pollution assessment. *Mar. Pollut. Bull.* 60: 1779-1789.
- Diez, I., A. Secilla, A. Santolaria and J. M. Gorostiaga, 2009. Ecological monitoring of intertidal phytobenthic communities of the Basque Coast (N. Spain) following the *Prestige* oil spill. *Environ. Monit. Assess.* 159: 555-575.
- Diez, I, M. Bustamante, A. Santolaria, J. Tajadura, N. Muguerza, A. Borja, I. Muxika, J.I. Saiz-Salinas and J.M. Gorostiaga, 2012. Development of a tool for assessing the ecological quality status of intertidal coastal rocky assemblages, within Atlantic Iberian coasts. *Ecological Indicators* 12: 58-71.
- Dray, S. and A.B. Dufour, 2007. The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software*. Vol. 22, Issue 4.
- Driskell, W.B., J.L. Ruesink, D.C. Lees, J.P. Houghton and S.C. Lindstrom, 2011. Long-term

- signal of disturbance: *Fucus gardneri* after the Exxon Valdez oil spill. *Ecological Applications* 11: 815-827.
- Duran, L.R., and J.C. Castilla, 1989. Variation and persistence of the middle rocky intertidal community of central Chile, with and without human harvesting. *Mar. Biol.* 103: 555-562.
- Dye, A.H., 1992. Experimental studies of succession and stability in rocky intertidal communities subject to artisanal shellfish gathering. *Neth. J. Sea Res.* 30: 209-217.
- Dye, A.H., G.M. Branch, J.C. Castilla and B.A. Bennett, 1994a. Biological options for the management of the exploitation of intertidal and subtidal resources In: Siegfried, R.S. (ed.), *Rocky Shores: Exploitation in Chile and South Africa*. Springer-Verlag, Berlin.
- Dye, A.H., G.L. Schleyer and T.A. Lasiak, 1994b. Intertidal and subtidal filter feeders in southern Africa. In: Siegfried, R.S. (ed.), *Rocky Shores: Exploitation in Chile and South Africa*. Springer-Verlag, Berlin 57-73.
- Fairweather, P. G., 1990. Sewage and the biota on seashores: Assessment of impact in relation to natural variability. *Environ. Monit. Assess.* 14: 197-210.
- Falace, A., D. Curiel and A. Sfriso, 2009. Study of the macrophyte assemblages and application of phytobenthic indices to assess the Ecological Status of the Marano-Grado Lagoon (Italy). *Marine ecology and evolutionary perspective* 30: 480-494.
- Fichaut, B. et S. Suanez, 2008. Le rechargement de la plage de Sainte Anne du Portzic (Brest – Finistère) : quand la recherche fondamentale se met au service d’une gestion cohérente du littoral. *Noröis* 208: 29-44.
- Fichet, D., G. Radenac and P. Miramand, 1998. Experimental studies of impacts of harbour sediments resuspension to marine invertebrates larvae: Bioavailability of Cd, Cu, Pb and Zn and toxicity. *Mar. Pollut. Bull.* 36: 7-12.
- Fletcher, H. and C.L.J. Frid, 1996. Impact and management of visitor pressure on rocky intertidal algal communities. *Aquatic conservation: marine and freshwater ecosystems* 6: 287-297.
- Foden, J., 2007. Assessment metrics for littoral seagrass under the European Water Framework Directive; outcomes of UK intercalibration with the Netherlands. *Hydrobiologia* 579: 187-197.
- Francini-Filho, R.B. and R.L. Moura, 2008. Evidence for spillover of reef fishes from a no-take marine reserve: An evaluation using the before-after control-impact (BACI) approach. *Fish. Res.* 93: 346-356.
- Franz, D.R and I. Friedman, 2002. Effects of a macroalgal mat (*Ulva lactuca*) on estuarine sand flat copepods: an experimental study. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 271: 209-226.
- Galet, S. and F. Rozé, 2001. Resistance of Atlantic Heathlands to trampling in Brittany (France): influence of vegetation type, season and weather conditions. *Biological Conservation* 97: 189-198.
- Garcia-Regueira, X., R. Tato, J. Moreira and V. Urgan, 2010. Temporal evolution of polychaete assemblages on intertidal hard substrata at two localities of the Galician coast after the “Prestige” oil spill. *Thalassas* 26: 33-45.
- Gaspar, R., L. Pereira and J.M. Neto, 2011. Ecological reference conditions and quality of

- marine macroalgae sensu Water Framework Directive: an example from the intertidal rocky shores of the Portuguese coastal waters. *Ecol. Indicat.*, doi:10.1016/j.ecolind.2011.08.022.
- Gibbs, P. E., P. L. Pascoe and G. R. Burt, 1988. Sex change in the female dogwhelk *Nucella lapillus*, induced by TBT from antifouling paints. *J. Mar. Biol. Assoc. (U.K.)* 68: 715-732.
- Gibbs, P. E., G. W. Bryan and P. L. Pascoe, 1991a. TBT induced imposex in the dogwhelk, *Nucella lapillus* geographical uniformity of the response and effects. *Marine Environ. Res.* 32: 79-87.
- Godet, L., 2008. *L'évaluation des besoins de conservation d'un patrimoine naturel littoral marin. L'exemple des estrans meubles de l'archipel de Chausey*. Thèse de doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Station Marine de Dinard, 473 pp.
- Gorostiaga, J.M., A. Borja, I. Díez, G. Frances, S. PagolaCarte and J.I. Saiz-Salinas, 2004. Recovery of benthic communities in polluted systems. In: Borja, A., Collins, M. (Eds.), *Oceanography and Marine Environment of the Basque Country*. Elsevier Oceanography Series, Amsterdam, pp. 549-578.
- Grall, J. and M. Glémarec, 2005. The I2EC, Index for evaluation of the coastal endofauna. *Dredging and marine environment*. Ed. Ifremer 79-93
- Grall, J. et N. Coïc, 2006. Synthèse des méthodes d'évaluation de la qualité du benthos en milieu côtier. Ifremer DYNECO/VIGIES/06-13/REBENT, 91 pp.
- Gray, J.S., 1997. Marine biodiversity: patterns, threats and conservation needs. *Biodiversity and Conservation* 6: 153-175.
- Grieve, I.C., 2001. Human impacts on soil properties and their implications for the sensitivity of soil systems in Scotland. *Catena* 42: 361-374.
- Griffiths, C.L. and G.M. Branch, 1997. The exploitation of coastal invertebrates and seaweeds in South Africa: Historical trends, ecological impacts and implications for management. *Tran. R. Soc. S. Afr.* 52: 121-148.
- Grosberg, R.K., 1982. Intertidal zonation of barnacles: The influence of planktonic zonation of larvae on vertical distribution of adults. *Ecology* 63: 894-899.
- Grunewald, R. and H. Schubert, 2007. The definition of a new plant diversity index " H'_{dune} " for assessing human damage on coastal dunes - Derived from the Shannon index of entropy H' . *Ecological Indicators* 7 : 1-21.
- Guillaumont, B. et E. Gauthier, 2006. Recommandations pour un programme de surveillance adapté aux objectifs de la DCE. Rapport IFREMER DYNAmique de l'Environnement Côtier (DYNECO), Valorisation de l'Information pour la Gestion Intégrée et la Surveillance – Version 1 – DYNECO/VIGIES 2005-0511 – 152 pp.
- Guillaumont, B., T. Bajjouk, C. Rollet, C. Hily et F. Gentil, 2008. Typologie d'habitats marins benthiques - Analyse de l'existant et propositions pour la cartographie - Habitats côtiers de la région Bretagne - Note de synthèse – REBENT - Edition 2008
- Guinda, X., J.A. Juanes, A. Puente and J.A. Revilla, 2008. Comparison of two methods for quality assessment of macroalgae assemblages, under different pollution types. *Ecological Indicators* 8: 743-753.
- Hallegraeff, G.M., 1993. A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. *Phycologia* 32: 79-99.
- Hannak, J.S., S. Kompatscher, M. Stachowitsch and J. Herler, 2011. Snorkelling and

- trampling in shallow-water fringing reefs: Risk assessment and proposed management strategy. *Journal of Environmental Management* 92: 2723-2733.
- Hawkins, J.P. and C.M. Roberts, 1992. Effects of recreational SCUBA diving on fore-reef slope communities of coral reefs. *Biol. Conserv.* 62: 171-178.
- Hawkins, J.P. and C.M. Roberts, 1993. Effects of recreational scuba diving on coral reefs – Trampling on reef-flat communities. *Journal of applied ecology* 30: 25-30.
- Hawkins, S.J. and R.G. Hartnoll, 1983. Grazing of intertidal algae by marine invertebrates. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 21: 195-282.
- Hawkins, S.J., R.G. Hartnoll, J.M. Kain and T.A. Norton, 1992. Plant-animal interactions on hard substrata in the north-east Atlantic. In: John, D. M., S. J. Hawkins & J. H. Price (eds), *Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos*. Clarendon Press, Oxford: 1-32.
- Hawkins, S. J., S. V. Proud, S. K. Spence and A. J. Southward, 1994. From the individual to the community and beyond: Water quality, stress indicators and key species in coastal ecosystems. In: Sutcliffe, D. W. (ed.), *Water Quality and Stress Indicators in Marine and Freshwater Ecosystems: Linking Levels of Organisation (Individuals, Populations, Communities)*. Freshwater Biological Association Publishers, Ambleside, 35-62.
- Haynes, D., J. Leeder and P. R. Rayment, 1997. A comparison of the bivalve species *Donax deltoides* and *Mytilus edulis* as monitors of metal exposure from effluent discharges along the Ninety Mile Beach, Victoria, Australia. *Mar. Pollut. Bull.* 34: 326-311.
- Hily, C., M. Le Hir, F. Chlous-Ducharme, N. Gacé, G. Geffroy et C. Papinot, 2004. *Contribution à la gestion et à la conservation des espaces marins insulaires protégés (Manche-d'évaluation Atlantique) : les activités de pêche à pied et de plongée sous-marine; impacts sur la biodiversité et mise au point d'outils d'évaluation*. Programme national sur la diversité biologique - Programme de recherche espaces protégés, Rapport final, 322 pp.
- Hiscock, K. and D.W. Connor, 1991. Benthic marine habitats and communities in Great Britain: the development of an MNCR classification. *JNCC Report*, N°6. (Marine Nature Conservation Review Report, No. MNCR/OR/14.)
- Hiscock, K. and H. Tyler-Walters, 2006. Assessing the sensitivity of seabed species and biotopes – the Marine Life Information Network (*MarLIN*). *Hydrobiologia* 555: 309-320.
- Hutchinson, G.E., 1953. The concept of pattern in ecology. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 105: 1-12.
- Huff, T.M., 2011. Effects of human trampling on macro- and meiofauna communities associated with intertidal algal turfs and implications for management of protected areas on rocky shores (Southern California). *Marine Ecology*. ISSN 0173-9565
- Ihaka R. and R. Gentleman, 1996. R: A Language for Data Analysis and Graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 5: 299-314.
- ISPRA, 2010. Implementazione della Direttiva 2000/60/CE. Linee Guida per l'applicazione del Macrophyte Quality Index (MaQI). Aprile 2010, TW – Sistema di classificazione ecologica – Macrofite. 34 pp.
- Ivesa, L., D.M. Lyons and D. Massimo, 2009. Assessment of the ecological status of north-

- eastern Adriatic coastal waters (Istria, Croatia) using macroalgal assemblages for the European Union Water Framework Directive. *Aquatic Conservation Marine and Freshwater Ecosystems* 19: 14-23.
- Jerardino, A., 1997. Changes in Shellfish Species Composition and Mean Shell Size from a Late-Holocene Record of the West Coast of Southern Africa. *Journal of Archaeological Science* 24 : 1031-1044.
- Jerardino, A. and C.W. Marean, 2010. Shellfish gathering, marine paleoecology and modern human behavior: perspectives from cave PP13B, Pinnacle Point, South Africa. *Journal of Human Evolution* 59 : 412-424.
- Johannesson, K. 1989. The bare zone of Swedish rocky shores: Why is it there? *Oikos* 54: 77-86.
- Jones, D. A., J. Plaza, I. Watt & M. A. Sanei, 1998. Long-term (1991–1995) monitoring of the intertidal biota of Saudi Arabia after the 1991 Gulf War oil spill. *Mar. Pollut. Bull.* 36: 472-489.
- Juanes, J.A., X. Guinda, A. Puente and J.A. Revilla, 2008. Macroalgae, a suitable indicator of the ecological status of coastal rocky communities in the NE Atlantic. *Ecological Indicators* doi: 10.1016/j.ecolind.2007.04.005.
- Keough, M.J. and G.P. Quinn, 1991. Causality and the choice of measurements for detecting human impacts in marine environments. *Aust. J. Mar. and Freshwat. Res.* 42: 539-54.
- Keough, M.J. and G.P. Quinn, 1998. Effects of periodic disturbances from trampling on rocky intertidal algal beds. *Ecol. Appl.* 8: 141-161.
- Kindt, R. and R. Coe, 2005. *Tree diversity analysis. A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies*. Nairobi: World Agroforestry Centre (ICRAF).
- Kingsford, M.J., A.J. Underwood and S.J. Kennelly, 1991. Humans as predators on rocky reefs in New South Wales, Australia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 72: 1-2.
- Knight-Jones, E.W., 1955. The gregarious setting reaction of barnacles as a measure of systematic affinity. *Nature* 174: 266.
- Kuklinski, P., D.K.A. Barnes and P.D. Taylor, 2006. Latitudinal patterns of diversity and abundance in North Atlantic intertidal boulder-fields. *Mar. Biol.* 149: 1577-1583.
- Kyle, R., B. Pearson, P.J. Fielding, W.D. Robertson and S.L. Birnie, 1997. Subsistence shellfish harvesting in the Maputaland Marine Reserve in northern KwaZulu-Natal, South Africa: Rocky shore organisms. *Biol. Conserv.* 82: 183-192.
- Le Berre, S., 2008. *Les observatoires de la fréquentation, outils d'aide à la gestion des îles et des littoraux. Volume 1 : L'envers du décor*. Thèse de doctorat, Université de Bretagne Occidentale, Laboratoire Géomer, Brest, 341 pp.
- Le Corre, N., 2008. *Le dérangement de l'avifaune sur les sites naturels protégés de Bretagne : état des lieux, enjeux et réflexions autour d'un outil d'étude des interactions hommes/oiseaux*. Thèse de doctorat, Université de Bretagne Occidentale, Laboratoire Géomer, Brest, 539 pp.
- Legendre, P. and E.D. Gallagher, 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129: 271-280.
- Le Hir, M., 2002. *Les champs de blocs intertidaux à la pointe de Bretagne (France,*

- Biodiversité, structure et dynamique de la macrofaune*. Thèse de doctorat, Université de Bretagne Occidentale, Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin, Brest, 226 pp.
- Le Hir, M. and C., Hily, 2005. Macrofaunal diversity and habitat structure in intertidal boulder fields. *Biodiversity and Conservation* 14: 233-250.
- Létourneau, A., 2008. *La transdisciplinarité considérée en général et en sciences de l'environnement*. *VertigO* Vol. 8 N°2.
- Leujak, W. and R.F.G. Ormond, 2008. Reef walking on Red Sea reef flats – Quantifying impacts and identifying motives. *Ocean & Coastal Management* 51: 755-762.
- Lewis, J.R. 1964. *The Ecology of Rocky Shores*. English Universities Press, London.
- Liddle, M.J. and A.M. Kay, 1987. Resistance, survival and recovery of trampled corals on the Great Barrier Reef. *Biol. Conserv.* 42: 1-18.
- Lindberg, D.R., J.A. Estes and K.I. Warheit, 1998. Human influences on trophic cascades along rocky shores. *Ecol. Appl.* 8: 880-890.
- Little, C. and J.A. Kitching, 1996. *The Biology of Rocky Shores*. Oxford University Press, London. ISBN 0-19-854966-9. 240 pp.
- Littler, M.M. and S.N. Murray, 1975. Impact of sewage on the distribution, abundance and community structure of rocky intertidal macro organisms. *Mar. Biol.* 30: 277-291.
- Littler, M.M., and D.S. Littler. 1984. Relationships between macroalgal functional form groups and substrata stability in a subtropical rockyintertidal system. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 74:13-34.
- Londono-Cruz, E. and M. Tokeshi, 2007. Testing scale variance in species–area and abundance-area relationships in a local assemblage: an example from a subtropical boulder shore. *Popul. Ecol.* 49: 275-285
- Lopes R.J., M.A. Pardal and J.C. Marques, 2000. Impact of macroalgal blooms and wader predation on intertidal macroinvertebrates: experimental evidence from the Mondego estuary (Portugal). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 249: 165-179.
- Lubchenco, J., 1980. Algal zonation in a New England rocky intertidal community: An experimental analysis. *Ecology* 61: 333-344.
- Lundebye, A.-K., T. M. Curtis, C. J. Braven and M. H. Depledge, 1997. Effects of the organophosphorous pesticide, dimethoate, on cardiac and acetylcholinesterase (AChE) activity in the shore crab *Carcinus maenas*. *Aquat. Toxicol.* 40: 23-36.
- Mance, G., 1987. *Pollution Threat of Heavy Metals in Aquatic Environments*. Elsevier Applied Science, London 372 pp.
- Mangialajo, L., N. Ruggieri, V. Asnaghi, M. Chiantore, P. Povero and R. Cattaneo-Vietti, 2007a. Ecological status in the Ligurian Sea: The effect of coastline urbanisation and the importance of proper reference sites. *Marine Pollution Bulletin* 55: 30-41.
- Mann, K.H. and R.B. Clark, 1978. Long-term effects of oil spills on marine inter-tidal communities- summary overview. *Journal of the fisheries research board of Canada.* 35: 791-795.
- Mannino, M.A., K.D. Thomas, M.J. Leng, R. Di Salvo and M.P. Richards, 2011. Stuck to the shore? Investigating prehistoric hunter-gatherer subsistence, mobility and territoriality in a Mediterranean coastal landscape through isotope analyses on marine mollusc shell carbonates and human bone collagen. *Quaternary International* 244 : 88-104.
- Marsden, I.D. and M.J. Bressington, 2009. Effects of macroalgal mats and hypoxia on

- burrowing depth of the New Zealand cockle (*Austrovenus stutchburyi*). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 81: 438-444.
- McClanahan, T. R. and D. Obura, 1997. Sedimentation effects on shallow coral communities in Kenya. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 209: 103-122.
- McGuinness, K.A., 1987a. Disturbance and organisms on boulders I. Patterns in the environment and the community. *Oecologia (Berl.)* 71: 409-419
- McGuinness, K.A., 1987b. Disturbance and organisms on boulders. II. Causes of patterns in diversity and abundance. *Oecologia (Berl.)* 71: 420-30.
- McGuinness, K.A. and A.J. Underwood, 1986. Habitat structure and the nature of communities on intertidal boulders. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 104: 97-123.
- Menge, B.A., 1976. Organization of the New England rocky intertidal community: Role of predation, competition and environmental heterogeneity. *Ecol. Monogr.* 46: 355-393.
- Menge, B.A., 1978a. Predator intensity in a rocky intertidal community: Relation between predator foraging activity and environmental harshness. *Oecologia (Berl.)* 34: 1-17.
- Menge, B.A., 1978b. Predator intensity in a rocky intertidal community: Effect of a canopy, wave action and desiccation on predator feeding rates. *Oecologia (Berl.)* 34: 17-35.
- Menge, B.A., 1995. Indirect effects in marine rocky intertidal interactions webs: Patterns and importance. *Ecol. Monogr.* 65: 21-74.
- Menge, B. A. and G. M. Branch, 2001. Rocky Intertidal Communities. In M. D. Bertness, S. D. Gaines, and M. E. Hay (eds.), *Marine community ecology*, 221-251.
- Menge, B. A., B. A. Daley, P. A. Wheeler, E. Dahlhoff, E. Sanford and P. T. Strub, 1997. Benthic-pelagic links and rocky intertidal communities: Bottom-up effects on top-down control? *Proc. Nat. Acad. Sci.* 94: 14530-14535.
- Milazzo, M., R. Chemello, F. Badalamenti and S. Riggio, 2002. Short-term effect of human trampling on the upper infralittoral macroalgae of Ustica Island MPA (western Mediterranean, Italy). *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 82: 745-748.
- Moreno, C.A., 2001. Community patterns generated by human harvesting on Chilean shores: A review. *Ecosystems* 19-30.
- Moreno, C.A., J.P. Sutherland and H.F. Jara, 1984. Man as predator in the intertidal zone of Southern Chile. *Oikos* 42: 155-160.
- Morton, B., 1990. Pollution and the sub-tropical inshore hydrographic environment of Hong Kong. In: Morton, B. (ed.), *The Marine Fauna and Flora of Hong Kong and Southern China II*. Hong Kong University Press, Hong Kong 3-30.
- Munda, I. M. and V. Hudnik, 1986. Growth response of *Fucus vesiculosus* to heavy metals, singly and in dual combinations, as related to accumulation. *Bot. Mar.* 29: 410-412.
- Murray, S.N., R.F. Ambrose, J.A. Bohnsack, L.W. Botsford, M.H. Carr, G.E. Davis, P.K. Dayton, D. Gotshall, D.R. Gunderson, M.A. Hixon, J. Lubchenco, M. MacCall, A. McArdle, J.C. Ogden, J. Roughgarden, R.M. Starr, M.J. Tegner and M.M. Yoklavich, 1999. No-Take Reserve Networks: Sustaining Fishery Populations and Marine Ecosystems. *Amer. Fish. Soc. J.* 24: 11-25.
- Muxika, I., A. Borja and J. Bald, 2007. Using historical data, expert judgement and multivariate analysis in assessing reference conditions and benthic ecological status, according to the European Water Framework Directive. *Marine Pollution Bulletin* 55: 16-29.

- Nansingh, P. and S. Jurawan, 1999. Environmental Sensitivity of a Tropical Coastline (Trinidad, West Indies) to Oil Spills. *Spill Science & Technology Bulletin* 5: 161-172.
- Neto, J.M., R. Gaspar, L. Pereira and J.C. Marques, 2011. Marine Macroalgae Assessment Tool (MarMAT) for intertidal rocky shores. Quality assessment under the scope of the European Water Framework Directive. *Ecol. Indicat.* doi:10.1016/j.ecolind.2011.09.006.
- Newton, L.C., E.V.H. Parkes and R.C. Thompson, 1993. The effects of shell collecting on the abundance of gastropods on Tanzanian shores. *Biol. Conserv.* 63: 241-245.
- Nijboer, R.C., R.K. Johnson, P.F.M. Verdonschot, M. Sommerhäuser and A. Buffagni, 2004. Establishing reference conditions for European streams. *Hydrobiologia* 516: 91–105.
- Ochoa Lopez, E., H. Reyes Bonilla and J. Ketchum Mejia, 1998. Effects of sedimentation on coral communities of southern Socorro Island, Revellagigedo Archipelago, Mexico. *Ciencias Marinas* 2: 233-240.
- Oksanen, J., 2011. Multivariate Analysis of Ecological Communities in R : vegan tutorial. *Biological Sciences*, 83: 922
- Orfanidis, S., P. Panayotidis and N. Stamatis, 2003. An insight to the Ecological Evaluation Index (EEI). *Ecol. Indic.* 3: 27-33.
- Orfanidis, S., P. Panayotidis and N. Stamatis, 2001. Ecological evaluation of transitional and coastal waters: a marine benthic macrophytes-based model. *Mediterr. Mar. Sci.* 2: 45-65.
- Orlando-Bonaca, M., L. Lipej and S. Orfanidis, 2008. Benthic macrophytes as a tool for delineating, monitoring and assessing ecological status: The case of Slovenian coastal waters. *Marine Pollution Bulletin* 56: 666-676.
- Paerl, H.W. and D.R. Whittall, 1999. Anthropogenically-derived atmospheric nitrogen deposition, marine eutrophication and harmful algal bloom expansion: Is there a link? *Ambio.* 28: 307-311.
- Paine, R.T., 1966. Food web complexity and species diversity. *Amer. Nat.* 100: 65-75.
- Paine, R.T., 1994. *Marine Rocky Shores and Community Ecology: An Experimentalist's Perspective*. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe.
- Paine, R. T., J. L. Ruesink, A. Sun, E. L. Soulanille, M. J. Wonham, C. D. G. Harley, D. R. Brumbaugh and D. L. Secord, 1996. Trouble on oiled waters: Lessons from the *Exxon Valdez* oil spill. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 27: 197-235.
- Peuziat, I., 2005. *Plaisance et environnement - Pratiques, représentations et impacts de la fréquentation nautique de loisir dans les espaces insulaires. Le cas de l'archipel de Glénan (France)*. Thèse de Géographie, Université de Bretagne Occidentale, Brest, 344 pp.
- Pinedo, S., M. Garcia, M.P. Satta, M. de Torres and E. Ballesteros, 2007. Rocky-shore communities as indicators of water quality: A case study in the Northwestern Mediterranean. *Marine Pollution Bulletin* 55: 126-135.
- Pinn, E.H. and M. Rodgers, 2005. The influence of visitors on intertidal biodiversity. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 85: 263-268
- Piques, B., Bonnin, J-B, Le Duigou, M. et R. Coz, 2010. *La pêche à pied récréative sur Marennes-Oléron*. Programme R.E.V.E 2006 – 2009. Rapport final de diagnostic.
- Pinchemel, P. and G. Pinchemel, 1997. *La face de la Terre*. Armand Colin/Masson, Paris, 517 pp.

- Povey, A. and M.J. Keough, 1991. Effects of trampling on plant and animal populations on rocky shores. *Oikos* 61: 355-368.
- Prigent, G., 1999. *Pêche à pied et usages de l'estran*. Ed. Apogée, 192pp.
- Raffaelli, D. and S. Hawkins, 1996. *Intertidal Ecology*. Chapman and Hall, London.
- Rao, C.R., 1995. The use of Hellinger distance in graphical displays of contingency table data. *Multivariate Statistics and Matrices in Statistic* 143-161.
- Reiss, H and I. Krönche, 2005. Seasonal variability of benthic indices: An approach to test the applicability of different indices for ecosystem quality assessment. *Marine Pollution Bulletin* 50: 1490-1499.
- Rejmánek, M., D.M. Richardson, M.G. Barbour, M.J. Crawley, G.F. Hrusa, P.B. Moyle, J.M. Randall, D. Simberloff and M. Williamson, 2002. Biological Invasions-Politics and the Discontinuity of Ecological Terminology. *Bulletin-Ecological society of America* 83: 131-132.
- Robertson, A., 1991. Effects of a toxic bloom of *Chrysomulina polylepis* on the common dogwhelk, *Nucella lapillus*, on the Swedish west-coast. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 71: 569-578.
- Robinson, T.B., G.M. Branch, C.L. Griffiths and A. Govender, 2008. Resilience and elasticity of intertidal communities in response to harvesting of the alien mussel *Mytilus galloprovincialis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 354: 169-181.
- Rosenberg, R., M. Blomqvist, H.C. Nilsson, H. Cederwall and A. Dimming, 2004. Marine quality assessment by use of benthic species abundance distributions: a proposed new protocol within the European Union Water Framework Directive. *Marine Pollution Bulletin* 49: 728-739.
- Rossi, F., R.M. Forster, F. Montserrat, M. Ponti, A. Terlizzi, T. Ysebaert and J.J. Middelburg, 2007. Human trampling as short-term disturbance on intertidal mudflats: effects on macrofauna biodiversity and population dynamics of bivalves. *Marine Biology* 151: 2077-2090.
- Rossi, F. and M.G. Chapman, 2003. Influence of sediment on burrowing by the soldier crab *Mictyris longicarpus* Latreille. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 289: 181-195.
- Roy, K., A.G. Collins, B.J. Becker, E. Begovic and J.M. Engle, 2003. Anthropogenic impacts and historical decline in body size of rocky intertidal gastropods in southern California. *Ecology Letters*, 6: 205-211
- Saiz-Salinas, J.I. and I. Isasi Urdangarin, 1994. Response of sublittoral hard substrate invertebrates to Estuarine Sedimentation in the outer Harbour of Bilbao (N. Spain). *Mar. Ecol.* 15: 105-131.
- Santelices, B. and C.L. Griffiths, 1994. Seaweeds as resources. In: Siegfried, R. S. (ed.), *Rocky Shores: Exploitation in Chile and South Africa*. Springer-Verlag, Berlin: 33-53.
- Santos, M.M., M. Solé, D. Lima, B. Hambach, A.M., Ferreira and M.A. Reis-Henriques, 2010. Validating a multi-biomarker approach with the shanny *Lipophrys pholis* to monitor oil spills in European marine ecosystems. *Chemosphere* 81: 685-691.
- Sarojini, R., A. K. Khan and R. Nagabhusanam, 1989. Oxygen consumption in the marine portunid crab *Ozium rugulosus* exposed to organophosphate (nuvan) and organochlorine (DDT) pesticides. *Indian J. Fish.* 36: 82-84.
- Schiel, D.R. and D.I. Taylor, 1999. Effects of trampling on a rocky intertidal algal assemblage

- in southern New Zealand. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 235: 213-235
- Schlacher, T.A., R. de Jager and T. Nielsen, 2011. Vegetation and ghost crabs in coastal dunes as indicators of putative stressors from tourism. *Ecological Indicators* 11: 284-294.
- Seapy, R.P.P. and M.M. Littler, 1982. Population and species diversity fluctuations in a rocky intertidal community relative to severe aerial exposure and sediment burial. *Mar. Biol.* 71: 87-96.
- Sfriso, A., C. Facca and P.F. Ghetti, 2007. Rapid Quality Index, based mainly on Macrophyte associations (R-MAQI), to assess the ecological status of the transitional environments. *Chemistry and Ecology* 23: 1-11.
- Sfriso, A., C. Facca and P.F. Ghetti, 2009a. Validation of the Macrophyte Quality Index (MaQI) set up to assess the ecological status of Italian marine transitional environments. *Hydrobiologia* 617: 117-141.
- Sfriso, A. and C. Facca, 2011. Macrophytes in the anthropic constructions of the Venice littorals and their ecological assessment by an integration of the “CARLIT” index. *Ecological Indicators* 11: 772-781.
- Siegfried, W.R., P.A.R. Hockey and G.M. Branch, 1994. The exploitation of intertidal and subtidal biotic resources of rocky shores in Chile and South Africa – an overview. In: Siegfried, R.S. (ed.), *Rocky Shores: Exploitation in Chile and South Africa*. Springer-Verlag, Berlin 1-13.
- Silbernagel, J.J., 2008. Human Visitation in the Rocky Intertidal and its Effects on Abundance of Algal and Invertebrate Species. 31 pp.
- Simboura, N. and A. Zenetos, 2002. Benthic indicators to use in ecological quality classification of Mediterranean soft bottom marine ecosystems, including a new biotic index. *Mediterranean Marine Science* 3: 77-111.
- Smith, B.S., 1980. The estuarine mud snail, *Nassarius obsoletus*: abnormalities in the reproductive system. -*J. moll. Stud.* 46: 247-256.
- Smith, J.E., 1968. *Torrey Canyon Pollution and Marine Life*. Cambridge University Press, London.
- Smith, J.R. and S.N. Murray, 2005. The effects of experimental bait collection and trampling on a *Mytilus californianus* mussel bed in southern California. *Marine Biology* 147: 699-706.
- Smith, J.R., P. Fong and R.F. Ambrose, 2008 The Impacts of Human Visitation on Mussel Bed Communities Along the California Coast: Are Regulatory Marine Reserves Effective in Protecting These Communities? *Environmental Management* 41: 599-612.
- Smith, S.D.A. and R.D. Simpson, 1998. Recovery of benthic communities at Macquarie Island (sub-Antarctic) following a small oil spill. *Marine Biology* 131: 567-581.
- Soltan, D., M. Verlaque, C.F. Boudouresque and P. Francour, 2001. Changes in Macroalgal Communities in the Vicinity of a Mediterranean Sewage Outfall After the Setting Up of a Treatment Plant.
- Soulé M.E., 1985. What is conservation biology? *Bioscience* 35: 727-734.
- Soulé, M.E and B.A. Wilcox BA, 1980. *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective*. Sinauer associates, Sunderland, Massachusetts 395 pp.
- Southgate, T., K. Wilson, T.F. Cross and A.A. Myers, 1984. Recolonization of a rocky shore

- in S.W. Ireland following a toxic bloom of the dinoflagellate *Gyrodinium aureolum*. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 64: 485-492.
- Southward, A.J. and E.C. Southward, 1978. Recolonisation of rocky shores in Cornwall after use of toxic dispersants to clean-up the *Torrey Canyon* spill. J. Fish. Res. Board Can. 35: 682-706.
- Sousa, W.P., 1979a. Disturbance in marine intertidal boulder fields: The non-equilibrium maintenance of species diversity. Ecology 60: 1125-1239.
- Sousa, W.P., 1979b. Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal community. Ecol. Monogr. 49: 227-254.
- Sousa, W.P., 1984. The Role of Disturbance in Natural Communities. Annual Review of Ecology and Systematics 15: 353-391.
- Southward, A.J. and E.C. Southward, 1978. Recolonisation of rocky shores in Cornwall after use of toxic dispersants to clean-up the *Torrey Canyon* spill. J. Fish. Res. Board Can. 35: 682-706.
- Steneck, R.S. and M.N. Dethier, 1994. A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. Oikos 69: 476-498.
- Stephenson, T.A. and A. Stephenson, 1972. *Life between Tidemarks on Rocky Shores*. Freeman, San Francisco, CA.
- Strömgren, T., 1982. Effect of heavy metals (Zn, Hg, Cu, Cd, Pb, Ni) on the length growth of *Mytilus edulis*. Mar. Biol. 72: 69-72.
- Suarez, S. and C. Bruzzi, 1999. Shoreline management and its implications for coastal processes in the eastern part of the Rhône delta. Journal of Coastal Conservation 5: 1-12.
- Tallis, H., Z. Ferdana and E. Gray, 2008. Linking Terrestrial and Marine Conservation Planning and Threats Analysis. Conservation Biology 22: 120-130.
- Teixeira, H., F. Salas, J.M. Neto, J. Patricio, R. Pinto, H. Verissimo, J.A. Garcia-Charton, C. Marcos, A. Perez-Ruzafa and J.C. Marques. Ecological indices tracking distinct impacts along disturbance-recovery gradients in a temperate NE Atlantic Estuary – Guidance on reference values. Estuar. Coast. Shelf Sc. 80: 130-140.
- Thom, R.M. and T.B. Widdowson, 1978. A resurvey of a Yale Dawson's 42 intertidal transects on the southern California mainland after 15 years. Bull. S. Calif. Acad. Sci. 77: 1-13.
- Thompson, R.C., T.P. Crowe and S.J. Hawkins, 2002. Rocky intertidal communities: past environmental changes, present status and predictions for the next 25 years. Environmental Conservation 29: 168-191
- Tillier, I., 2011. *Concepts et outils pour l'analyse spatiale des conflits d'usage. Applications en zone côtière (baie de Bourgneuf, Pays de la Loire, France)*. Thèse de doctorat, Institut de géographie et d'aménagement régional (IGARUN), Laboratoire LETG-Géolittomer, Université de Nantes, 237 pp.
- Tudela, S., 2004. Ecosystem effects of fishing in the Mediterranean an analysis of the major threats of fishing gear and practices to biodiversity and marine habitats. FAO Studies and Reviews n°74.
- Underwood, A.J., 1978. The refutation of critical tidal levels as determinants of intertidal communities on British shores. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 33: 261-276.
- Underwood, A.J., 1979. The ecology of intertidal gastropods. Adv. Mar. Biol. 16: 111-210.

- Underwood A.J., 1993a. Exploitation of species on the rocky coast of New South Wales (Australia) and options for its management. *Ocean & Coast. Manage.* 20: 41-62.
- Underwood A.J., 1994. On beyond BACI: sampling design that might reliably detect environmental disturbances. *Ecological Applications* 4: 3-15.
- Underwood, A.J. and M.G. Chapman, 1996. Subtidal assemblages on rocky reefs at a Cliffface sewage outfall (north Head, Sidney, Australia): what happen when the outfall was turned off? *Mar. Pollut. Bull.* 33: 293-302.
- Valiela, I., J. McClelland, J. Hauxwell, P.J. Behr, D. Hersh and K. Foreman, 1997. Macroalgal blooms in shallow estuaries: Controls and ecophysiological and ecosystem consequences. *Limnol. Oceanogr.* 42: 1105-1118.
- Vanherwerden, L. and C.L. Griffiths, 1991. Human recreational activity along the North-Western shores of False Bay. *Tran. R. Soc. S. Afr.* 47: 737-748.
- Vasquez, J.A., 1995. Ecological effects of brown seaweed harvesting. *Bot. Mar.* 38: 251-257.
- Verdonschot, P.F.M., 2000. Integrated ecological assessment methods as a basis for sustainable catchment management. *Hydrobiologia* 422/423: 389-412.
- Welch, B.L., 1938. The Significance of the Difference Between Two Means when the Population Variances are Unequal. *Biometrika* 29: 350-362.
- Wells, E., M. Wilkinson, P. Wood and C. Scanlan, 2007. The use of macroalgal species richness and composition on intertidal rocky seashores in the assessment of ecological quality under the European Water Framework Directive. *Mar. Pollut. Bull.* 55: 151-161.
- Wesseling, I., A.J. Uychiaoco, P.M. Alino, T. Aurin and J.E. Vermaat, 1999. Damage and recovery of four Philippine corals from short-term sediment burial. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 176: 11-15.
- Whinam, J., N.M. Chilcott, 2003. Impacts after four years of experimental trampling on alpine/sub-alpine environments in western Tasmania. *Journal of Environmental Management* 67: 339-351.
- Wilson, J.B., 1994. The "Intermediate disturbance hypothesis" of species coexistence is based on patch dynamics. *New Zealand Journal of Ecology* 18: 176-181.
- Wolfram, G., C. Argillier, J. de Bortoli, F. Buzzi, A. Dalmiglio, M.T. Dokulil, E. Hoehn, A. Marchetto, P-J. Martinez and G. Morabito, et al., 2009. Reference conditions and WFD compliant class boundaries for phytoplankton biomass and chlorophyll-*a* in Alpine lakes. *Hydrobiologia* 633: 45-58.
- Word, J.Q., 1979. The infaunal trophic index. Southern Californian Coastal Water Research Project Annual Report, El Segundo, California, 19-39 pp.
- Worm, B., H.K. Lotze, C. Bostrom, R. Engkvist, V. Labanauskas and U. Sommer, 1999. Marine diversity shift linked to interactions among grazers, nutrients and propagule banks. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 185: 309-314.
- Wynberg, R.P. and G.M. Branch, 1994. Disturbance associated with bait-collection for sandprawns (*Callinassa kraussi*) and mudprawns (*Upogebia africana*): Long-term effects on the biota of intertidal sandflats. *Journal of Marine Research*, 52: 523-558.
- Yamamoto, T., M. Nakaoka, T. Komatsu, H. Kawai, Marine Life Research Group of Takeno and K. Ohwada, 2003. Impacts by heavy-oil spill from the Russian tanker Nakhodka on intertidal ecosystems: recovery of animal community. *Marine Pollution Bulletin* 47: 91-98.

ANNEXES

Annexe 1. Liste des 30 réserves naturelles intégrées au réseau d'AMP français

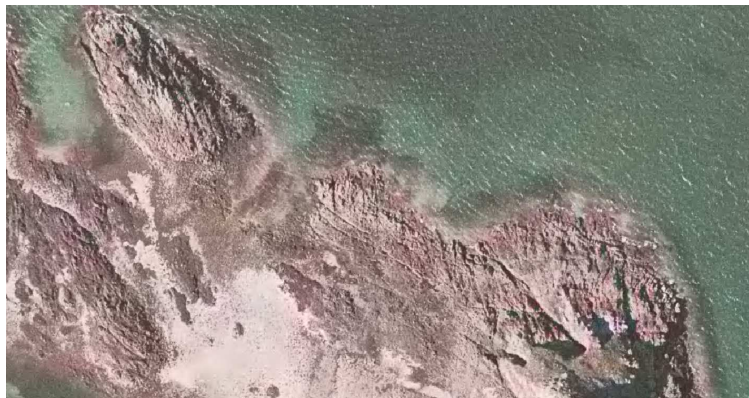
Réserve naturelle	Région	Date de création	Superficie (ha)
Façade Atlantique-Manche-Mer du Nord (16 RNN-1 RNR)			
Manche-Mer du nord			
Réserve Naturelle Nationale Platier d'Oye	Nord-Pas-de-Calais	1987	391 ha
Réserve Naturelle Nationale Baie de Canche	Nord-Pas-de-Calais	1987	505 ha dont 40 sur le Domaine Public Maritime et 465 ha terrestres
Réserve Naturelle Nationale Baie de Somme	Picardie	1994	3000 ha dont 2800 ha sur le Domaine Public Maritime
Réserve Naturelle Nationale Estuaire de la Seine	Baie de Seine, Basse-Normandie et Haute-Normandie	2004	4980 sur le Domaine Public Maritime et 3548 terrestres
Réserve Naturelle Nationale Domaine de Beauguillot	Basse-Normandie	1980	505 ha dont 350 ha sur le Domaine Public Maritime
Réserve Naturelle Nationale Falaise du Cap Romain	Basse-Normandie	1984	24 ha
Réserve Naturelle Nationale Baie de Saint-Brieuc	Bretagne	1998	1140 ha
Réserve Naturelle Nationale Sept-Iles	Bretagne	1913	40 ha terrestres et 240 ha en milieu intertidal
Réserve Naturelle Régionale Sillon de Talbert	Bretagne	2006	18 ha
Atlantique			
Réserve Naturelle Nationale François le Bail (Ile de Groix)	Bretagne	1982	98 ha
Réserve Naturelle Nationale Marais de Séné	Bretagne	1996	410 ha
Réserve Naturelle Nationale Baie de L'Aiguillon	Pays de Loire et Poitou-Charente	1999	4900 ha dont 1100 ha de prés salés et 3800 ha de vasières
Réserve Naturelle Nationale Moëze-Oléron	Poitou Charentes	1985	6720 ha
Réserve Naturelle Nationale Banc d'Arguin	Aquitaine	1972	2 500 ha
Réserve Naturelle Nationale Prés salés d'Arès Lège	Aquitaine	1983	496 ha
Réserve Naturelle Nationale de Lilleau des Niges	Charente Maritime	1980	54 ha terrestres et 67 ha sur le Domaine Public Maritime

Façade Méditerranéenne (3 RNN- 3 RNC)			
Réserve Naturelle Nationale Marine de Cerbère-Banyuls	Pyrénées-Orientales	1974	650 ha en milieu marin
Réserve Naturelle Nationale Bagnas	Languedoc-Roussillon	1983	561 ha
Réserve Naturelle Nationale Camargue	Provence Alpes Côte d'azur	1975	13117 ha
Réserve Naturelle Corse Bouches de Bonifacio	Corse du Sud et Nord Sardaigne	1999	80 000 ha sur le Domaine Public Maritime et 6 000 ha terrestres
Réserve Naturelle Corse Scandola	Corse du Sud et Haute Corse	1975	650 ha en milieu marin et 919 ha en milieu terrestre
Réserve Naturelle Corse Biguglia	Haute Corse	1994	1 450 ha (lagune)
Outre-Mer (8 RNN)			
Réserve Naturelle Nationale Saint-Barthélémy	Saint Barthélémy	1996	1200 hectares sur le Domaine Public Maritime
Réserve Naturelle Nationale Saint-Martin	Saint Martin	1998	3060 ha dont 2900 ha sur le Domaine Public Maritime et 160 ha terrestres
Réserve Naturelle Nationale Iles de la Petite Terre	Guadeloupe	1998	842 ha sur le Domaine Public Maritime et 148 ha terrestres
Réserve Naturelle Nationale Ile du Grand-Connétable	Guyane	1992	7852 hectares sur le Domaine Public Maritime
Réserve Naturelle Nationale Amana	Guyane	1998	14800 ha
Réserve Naturelle Nationale Marine de la Réunion	La Réunion	2007	3500 ha
Réserve Naturelle Nationale Ilot Mbouzi	Mayotte	2007	142 ha
Réserve Naturelle Nationale Terres Australes françaises	TAAF	2006	2270000 ha

Annexe 2. Fiche de terrain pour les observations directes non participantes des modes de manipulation de blocs

Fiche d'observations directes non participantes – Mode de retournement des blocs – Champ de blocs du Verdelet Date :

Observateur :



Commentaires particuliers :

Pêcheur 1.

Début d'observation:.....h..... **Fin d'observation:**h.....

Homme Femme Age :

Signes distinctif s:

Accompagnement du pêcheur 1 :

Seul En couple Autre :

En famille (nb pers* :

Entre amis (nb pers* :

Signes particuliers :

Possède des outils Lesquels :

Porte une combinaison

Pêche une ou des espèce(s) ciblée(s)

Lesquelles :

Mode de retournement des blocs (Indiquer le nombre) :

..... Blocs complètement retournés, non remis en place

..... Blocs complètement retournés puis remis en place

..... Blocs déplacés, non remis en place

..... Blocs déplacés puis remis en place

..... Blocs soulevés puis remis en place

Pêcheur 2.

Début d'observation:.....h..... **Fin d'observation:**h.....

Homme Femme Age :

Signes distinctif s:

Accompagnement du pêcheur 1 :

Seul En couple Autre :

En famille (nb pers* :

Entre amis (nb pers* :

Signes particuliers :

Possède des outils Lesquels :

Porte une combinaison

Pêche une ou des espèce(s) ciblée(s)

Lesquelles :

Mode de retournement des blocs (Indiquer le nombre) :

..... Blocs complètement retournés, non remis en place

..... Blocs complètement retournés puis remis en place

..... Blocs déplacés, non remis en place

..... Blocs déplacés puis remis en place

..... Blocs soulevés puis remis en place

Pêcheur 3.

Début d'observation:.....h..... **Fin d'observation:**h.....

Homme Femme Age :

Signes distinctif s:

Accompagnement du pêcheur 1 :

Seul En couple Autre :

En famille (nb pers* :

Entre amis (nb pers* :

Signes particuliers :

Possède des outils Lesquels :

Porte une combinaison

Pêche une ou des espèce(s) ciblée(s)

Lesquelles :

Mode de retournement des blocs (Indiquer le nombre) :

..... Blocs complètement retournés, non remis en place

..... Blocs complètement retournés puis remis en place

..... Blocs déplacés, non remis en place

..... Blocs déplacés puis remis en place

..... Blocs soulevés puis remis en place

*Visiteur observé inclu

*Visiteur observé inclu

*Visiteur observé inclu

Annexe 3. Résultats d'ANOVA à partir des variables échantillonnées sur les faces supérieures des blocs mobiles et fixés

Les variables qui n'étaient pas présentes à l'échelle des faces supérieures de BMb-r, BMb-v et BF des champs de blocs ont été retirées des listes dans les tableaux 1, 2, 3 et 4.

Tableau 1

Résultats de l'ANOVA réalisée à partir des variables échantillonnées sur les faces supérieures de BMb-r et BF du champ de blocs de l'île aux Moines : ANOVA BMb-r & BF.

Variables	BMb-r & BF		
	p -value	F-value	df
Algues brunes	0,797	0,07	1
Algues rouges	0,340	0,93	1
Algues vertes opportunistes	0,205	1,65	1
<i>Cladophora</i> sp.	0,419	0,67	1
<i>Calliostoma zizyphinum</i>	0,622	0,25	1
<i>Gibbula cineraria</i>	0,163	2,00	1
<i>Gibbula pennanti</i>	0,094	2,92	1
<i>Gibbula umbilicalis</i>	0,906	0,01	1
<i>Littorina obtusata</i> (or <i>L.fabalis</i>)	0,292	1,13	1
<i>Nassarius incrassatus</i>	0,622	0,25	1
<i>Nassarius reticulatus</i>	0,491	0,48	1
<i>Nucella lapillus</i>	0,173	1,92	1
<i>Ocenebra acicularis</i>	0,622	0,25	1
<i>Asterina gibbosa</i>	0,523	0,42	1
Aplysia	0,622	0,25	1
Nudibranchia	0,622	0,25	1
Polyplacophora	0,622	0,25	1
<i>Patella</i> sp.	0,285	1,17	1
<i>Hildenbrandia rubra</i>	0,334	0,95	1
Algues corallinacées	0,483	0,50	1
<i>Lithophyllum incrustans</i>	0,452	0,58	1
<i>Mastocarpus stellatus</i>	0,444	0,60	1
Eponges	0,401	0,72	1
Ascidies coloniales	0,622	0,25	1
Ascidies solitaires	0,622	0,25	1
Bryozoaires coloniaux	0,230	1,48	1
Spirorbidae.	0,150	2,14	1
<i>Spirobranchus lamarckii</i>	0,433	0,62	1
Roche nue	0,701	0,15	1

*Significance (P < 0,1)

Tableau 2

Résultats des trois ANOVA réalisées à partir des variables échantillonnées sur les faces supérieures de BMB-r, BMB-v et BF du champ de blocs des Hébihens : a) ANOVA BMB-r & BMB-v, b) ANOVA BMB-r & BF et c) ANOVA BMB-v & BF.

Variables	(a) BMB-r & BMB-v			(b) BMB-r & BF			(c) BMB-v & BF		
	p-value	F-value	df	p-value	F-value	df	p-value	F-value	df
Algues brunes*	>0,001	1,40	1	0,382	0,79	1	>0,001	3,63	1
Algues rouges*	0,707	0,14	1	0,004	9,93	1	0,015	6,74	1
Algues vertes opportunistes*	>0,001	2,60	1	0,195	1,77	1	0,002	11,43	1
<i>Cladophora</i> sp.	0,628	0,24	1	0,242	1,43	1	0,326	1,00	1
<i>Calliostoma zizyphinum</i>	0,163	2,02	1	0,327	0,99	1			
<i>Gibbula cineraria</i>	0,371	0,82	1	0,202	1,71	1	0,120	2,57	1
<i>Gibbula pennanti*</i>	0,637	0,23	1	0,023	5,77	1	0,124	2,51	1
<i>Gibbula umbilicalis</i>	0,152	2,13	1	0,315	1,05	1			
<i>Littorina obtusata</i> (or <i>L.fabalis</i>)	0,200	1,70	1	0,447	0,59	1	0,161	2,07	1
<i>Nassarius incrassatus</i>	0,380	0,79	1	0,190	1,81	1	0,489	0,49	1
<i>Nassarius reticulatus*</i>	0,841	0,04	1	0,054	4,04	1	0,123	2,54	1
<i>Ocenebra erinacea</i>	0,086	3,10	1	0,899	0,02	1	0,167	2,01	1
<i>Asterina gibbosa*</i>	0,041	4,47	1	0,150	2,19	1			
Holothuroidea	0,324	1,00	1	0,489	0,49	1			
Polychaeta*	0,045	4,29	1	0,158	2,11	1			
<i>Patella</i> sp.*	0,282	1,19	1	0,046	4,33	1	0,969	0,00	1
<i>Anemonia viridis</i>				0,161	2,07	1	0,161	2,07	1
<i>Hildenbrandia rubra*</i>	0,514	0,43	1	0,065	3,70	1	0,149	2,21	1
Algues corallinacées				0,161	2,07	1	0,161	2,07	1
<i>Lithophyllum incrustans*</i>	0,071	3,46	1	0,029	5,27	1	0,001	13,65	1
<i>Mastocarpus stellatus</i>	0,203	1,68	1	0,549	0,37	1	0,512	0,44	1
Eponges	0,324	1,00	1	0,489	0,49	1			
Ascidies coloniales	0,206	1,65	1	0,381	0,79	1	0,901	0,02	1
Ascidies solitaires	0,258	1,32	1				0,428	0,65	1
Bryozoaires coloniaux	0,203	1,68	1	0,489	0,49	1	0,324	1,01	1
<i>Anomia ephippium</i>	0,324	1,00	1	0,489	1,00	1			
Balanes vivantes*	0,646	0,21	1	>0,001	20,25	1	>0,001	9,04	1
Balanes mortes*	0,259	1,31	1	0,060	3,82	1	0,005	9,35	1
Spirorbidae*	0,012	6,94	1	0,006	8,81	1	0,617	0,26	1
<i>Spirobranchus lamareckii</i>	0,540	0,38	1	0,608	0,27	1	0,364	0,85	1
Roche nue	0,168	1,98	1	0,144	2,26	1	0,121	2,56	1
<i>Pisidia longicornis</i>	0,499	0,47	1	0,489	0,49	1	0,456	0,57	1
<i>Porcellana platycheles</i>	0,324	1,00	1	0,489	0,49	1			

*Signifiante (P < 0,1)

Tableau 3

Résultats des trois ANOVA réalisées à partir des variables échantillonnées sur les faces supérieures de BMB-r, BMB-v et BF du champ de blocs du Verdelet : a) ANOVA BMB-r & BMB-v, b) ANOVA BMB-r & BF et c) ANOVA BMB-v & BF.

Variables	(a) BMB-r & BMB-v			(b) BMB-r & BF			(c) BMB-v & BF		
	p-value	F-value	df	p-value	F-value	df	p-value	F-value	df
Algues brunes*	>0,001	1,98	1	>0,00	8,26	1	0,531	0,40	1
Algues rouges*	0,137	2,31	1	0,002	11,54	1	>0,001	3,89	1
Algues vertes opportunistes*	>0,001	17,27	1	0,018	6,27	1	0,139	2,31	1
<i>Cladophora</i> sp.	0,150	2,15	1				0,313	1,06	1
<i>Calliostoma zizyphinum</i>	0,576	0,32	1	0,292	1,16	1	0,616	0,26	1
<i>Gibbula cineraria*</i>	0,011	7,12	1	0,019	6,12	1	0,318	1,04	1
<i>Gibbula pennanti</i>	0,454	0,57	1	0,713	0,14	1	0,773	0,09	1
<i>Gibbula umbilicalis</i>	0,324	1,00	1				0,489	0,49	1
<i>Littorina obtusata</i> (ou <i>L.fabalis</i>)	0,156	2,10	1	0,319	1,03	1			
<i>Mimachlamys varia</i>	0,324	1,00	1	0,489	0,49	1			
<i>Nassarius incrassatus</i>	0,748	0,10	1	0,337	0,95	1	0,489	0,49	1
<i>Nassarius reticulatus</i>	0,412	0,69	1	0,885	0,02	1	0,388	0,77	1
<i>Nucella lapillus*</i>	0,324	1,00	1	0,176	1,93	1	0,041	4,60	1
<i>Ocenebra erinacea</i>	0,535	0,39	1	0,489	0,49	1	0,226	1,53	1
Ophiuridae	0,324	1,00	1	0,489	0,49	1			
<i>Asterina gibbosa</i>	0,173	1,93	1	0,339	0,95	1			
Nudibranchia	0,809	0,06	1	0,319	1,03	1	0,489	0,49	1
Polychaeta	0,324	1,00	1				0,489	0,49	1
<i>Patella</i> sp.	0,378	0,80	1	0,330	0,98	1	0,169	2,00	1
<i>Anemonia viridis</i>				0,161	2,07	1	0,161	2,07	1
<i>Mytilus</i> spp.*	0,756	0,10	1	>0,001	0,00	1	>0,001	18,59	1
<i>Crepidula fornicata*</i>	0,007	8,04	1	0,750	0,10	1	0,127	2,47	1
<i>Hildenbrandia rubra</i>	0,926	0,01	1	0,643	0,22	1	0,717	0,13	1
Algues corallinacées*	0,201	1,69	1	0,025	5,59	1	0,153	2,15	1
<i>Lithophyllum incrustans*</i>	0,012	6,97	1	0,931	0,01	1	>0,001	19,50	1
<i>Mastocarpus stellatus</i>	0,324	1,00	1	0,489	0,49	1			
Eponges*	0,235	1,45	1	0,669	0,19	1	0,022	5,85	1
Ascidies coloniales	0,266	0,27	1	0,594	0,29	1	0,264	1,30	1
Ascidies solitaires	0,739	0,11	1	0,153	2,16	1	0,238	1,45	1
Bryozoaires coloniaux	0,263	1,29	1	0,566	0,34	1	0,323	1,01	1
Bryozoaires dressés	0,772	0,08	1	0,596	0,29	1	0,569	0,33	1
<i>Anomia ephippium*</i>	0,058	3,83	1	0,043	4,49	1	0,862	0,03	1
Balanes vivantes*	0,467	0,54	1	0,221	1,57	1	0,097	2,96	1
Balanes mortes*	0,006	8,44	1	0,080	3,31	1	0,657	0,20	1
Spirorbidae*	0,914	0,01	1	0,070	3,55	1	0,054	4,03	1
<i>Spirobranchus lamarckii*</i>	0,094	2,95	1	0,071	3,51	1	0,019	6,23	1
Roche nue*	0,052	4,02	1	0,995	0,00	1	0,214	1,62	1
Pycnogonida	0,324	1,00	1	0,482	0,74	2	0,489	0,49	1

*Significance (P < 0.1)

Tableau 4

Résultats des trois ANOVA réalisées à partir des variables échantillonnées sur les faces supérieures de BMb-r, BMb-v et BF du champ de blocs de Piégu : (a) ANOVA BMb-r & BMb-v, (b) ANOVA BMb-r & BF et (c) ANOVA BMb-v & BF.

Variables	(a) BMb-r & BMb-v			(b) BMb-r & BF			(c) BMb-v & BF		
	p-value	F-value	df	p-value	F-value	df	p-value	F-value	df
Algues brunes*	>0,001	9,36	1	0,092	3,03	1	>0,001	2,07	1
Algues rouges*	0,031	5,03	1	0,164	2,04	1	0,624	0,25	1
Algues vertes opportunistes*	0,169	1,97	1	0,085	3,18	1	0,031	5,17	1
<i>Cladophora</i> sp.	0,705	0,15	1	0,250	1,38	1	0,170	1,98	1
<i>Calliostoma zizyphinum</i>	0,324	1,00	1	0,161	2,07	1	0,581	0,31	1
<i>Gibbula cineraria</i>	0,751	0,10	1	0,935	0,01	1	0,754	0,10	1
<i>Gibbula pennanti*</i>	>0,001	0,970	1	0,011	7,49	1	0,038	4,74	1
<i>Gibbula umbilicalis</i>	0,865	0,03	1	0,467	0,54	1	0,419	0,67	1
<i>Littorina obtusata</i> (ou <i>L.fabalis</i>)*				0,009	7,91	1	0,009	7,91	1
<i>Mimachlamys varia</i>	0,324	1,00	1				0,489	0,49	1
<i>Nassarius reticulatus*</i>	0,283	1,19	1	0,111	2,71	1	0,034	4,81	1
<i>Nassarius pygmaeus</i>	0,324	1,00	1	0,489	0,49	1			
<i>Nucella lapillus*</i>	0,156	2,10	1	0,053	4,09	1	0,455	0,57	1
<i>Ocenebra erinacea*</i>	0,087	0,09	1	0,002	11,14	1	0,419	0,67	1
<i>Asterina gibbosa</i>	0,324	1,00	1	0,489	0,49	1			
Nudibranchia				0,161	2,07	1	0,161	2,07	1
Polychaeta				0,161	2,07	1	0,161	2,07	1
<i>Patella</i> sp.	0,120	2,53	1	>0,001	0,987	1	0,245	1,41	1
<i>Anemonia viridis</i>	0,324	1,00	1				0,489	0,49	1
<i>Ostrea edulis</i>	0,324	1,00	1				0,489	0,49	1
<i>Mytilus</i> spp.	0,882	0,02	1	0,132	2,41	1	0,166	2,03	1
<i>Crepidula fornicata</i>	0,230	1,49	1	0,659	0,20	1	0,719	0,13	1
<i>Hildenbrandia rubra*</i>	0,271	1,25	1	0,025	5,57	1	0,001	13,04	1
<i>Lithophyllum incrustans*</i>	0,021	5,77	1	>0,001	2,76	1	>0,001	3,55	1
<i>Mastocarpus stellatus*</i>	0,807	0,06	1	0,007	8,55	1	0,028	5,36	1
Eponges*	0,641	0,22	1	>0,001	5,86	1	>0,001	8,17	1
Ascidies coloniales*	0,108	2,72	1	0,276	1,24	1	0,018	6,31	1
Ascidies solitaires	0,373	0,81	1	0,441	0,61	1	0,221	1,57	1
Bryozoaires coloniaux*	0,451	0,58	1	>0,001	19,85	1	0,012	0,01	1
Bryozoaires dressés	0,303	1,09	1	0,608	0,27	1	0,691	0,16	1
<i>Anomia ephippium</i>	0,736	0,12	1	0,702	0,15	1	0,880	0,02	1
Balanes vivantes*	0,492	0,48	1	>0,001	16,56	1	0,105	2,81	1
Balanes mortes *	0,005	8,71	1	0,834	0,04	1	0,033	4,97	1
Spirobranchidae	0,169	1,97	1				0,334	0,97	1
<i>Spirobranchus lamarckii</i>	0,895	0,02	1	0,547	0,37	1	0,747	0,11	1
Roche nue*	0,017	6,23	1	0,143	2,27	1	0,009	7,85	1
<i>Pisidia longicornis</i>	0,324	1,00	1				0,489	0,49	1
<i>Porcellana platycheles</i>	0,324	1,00	1				0,489	0,49	1

*Significance (P < 0.1)

Annexe 4. Tableaux de moyennes à partir des variables échantillonnées sur les faces inférieures des blocs mobiles et fixés

Tableau 1

Densités, taux de recouvrements et pourcentages moyens des variables échantillonnées sur les faces inférieures de blocs mobiles "bruns-rouges" (BMb-r) et "blancs-verts" (BMb-v) et au niveau des cavités et surplombs des blocs fixés (BF). Les moyennes et erreurs standards sont calculées à partir de 20 échantillons de faces inférieures de chaque catégorie de blocs à l'échelle du **champ de blocs de l'île aux Moines (non fréquenté)**.

Variables	BMb-r		BF		Variables	BMb-r		BF	
	Moyenne	Erreur standard	Moyenne	Erreur standard		Moyenne	Erreur standard	Moyenne	Erreur standard
Algues brunes	0.00	0.00	0.48	0.48	<i>Patella</i> sp.	0.40	0.21	0.50	0.50
Algues rouges	1.40	0.52	4.74	3.21	<i>Actinia equina</i>	0.00	0.00	0.00	0.00
Algues vertes opportunistes	1.25	1.25	0.66	0.49	<i>Anemonia viridis</i>	0.05	0.05	0.00	0.00
<i>Cladophora</i> sp.	0.32	0.15	2.70	1.48	<i>Phallusia mamillata</i>	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Calliostoma zizyphinum</i>	0.45	0.20	0.60	0.22	<i>Ostrea edulis</i>	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Gibbula cineraria</i>	1.30	0.32	0.80	0.51	<i>Mytilus</i> spp.	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Gibbula pennanti</i>	1.15	0.36	0.60	0.34	<i>Crepidula fornicata</i>	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Gibbula umbilicalis</i>	0.40	0.25	0.30	0.30	<i>Hildenbrandia rubra</i>	0.33	0.25	0.33	0.22
<i>Littorina obtusata</i> (ou <i>L. fabalis</i>)	0.15	0.08	0.00	0.00	Algues corallinacées	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Mimachlamys varia</i>	0.05	0.05	0.00	0.00	<i>Lithophyllum incrustans</i>	8.19	2.68	11.75	4.48
<i>Nassarius incrassatus</i>	0.05	0.05	0.00	0.00	<i>Mastocarpus stellatus</i>	0.34	0.25	0.14	0.10
<i>Nassarius reticulatus</i>	0.00	0.00	0.10	0.10	Eponges	10.81	2.56	0.00	0.00
<i>Nassarius pygmaeus</i>	0.30	0.18	0.00	0.00	Ascidies coloniales	4.91	1.58	0.46	0.32
<i>Nucella lapillus</i>	0.10	0.07	0.00	0.00	Ascidies solitaires	0.09	0.06	0.91	0.32
<i>Ocenebra erinacea</i>	0.05	0.05	0.00	0.00	Bryozoaires coloniaux	9.29	3.52	3.05	1.36
<i>Ocenebra acicularis</i>	0.05	0.05	0.10	0.10	Bryozoaires dressés	0.00	0.00	14.1	4.66
Ophiuridae	0.15	0.15	0.00	0.00	<i>Anomia ephippium</i>	1.25	0.67	0.00	0.00
<i>Psammechinus miliaris</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	Balanes vivantes	0.03	0.03	0.00	0.00
<i>Asterina gibbosa</i>	0.45	0.17	0.00	0.00	Balanes mortes	0.00	0.00	0.00	0.00
Holothuroidea	0.00	0.00	0.00	0.00	Spirorbidae	15216.88	3018.29	1957.20	387.34
<i>Trivia arctica</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	<i>Spirobranchus lamarckii</i>	25.23	17.20	0.00	0.00
<i>Trivia monacha</i>	0.10	0.07	0.00	0.00	Roche nue	11.70	4.37	1.69	0.98
Aplysia	0.00	0.00	0.00	0.00	<i>Pisidia longicornis</i>	5.55	1.61	0.00	0.00
Pleurobranchia	0.05	0.05	0.00	0.00	<i>Porcellana platycheles</i>	0.80	0.20	0.00	0.00
Nudibranchia	0.25	0.12	0.00	0.00	<i>Inachus</i> spp.	0.00	0.00	0.00	0.00
Aphrodita	0.60	0.20	0.00	0.00	<i>Macropodia</i> spp.	0.00	0.00	0.00	0.00
Polychaeta	0.40	0.25	0.00	0.00	Pycnogonida	0.00	0.00	0.00	0.00
Polyplacophora	0.10	0.07	0.00	0.00					

Tableau 2b

Densités, taux de recouvrements et pourcentages moyens des variables échantillonnées sur les faces inférieures de blocs mobiles "bruns-rouges" (BMb-r) et 'blancs-verts' (BMb-v) et au niveau des cavités et surplombs des blocs fixés (BF). Les moyennes et erreurs standards sont calculées à partir de 20 échantillons de faces inférieures de chaque catégorie de blocs à l'échelle du **champ de blocs des Hébihens (peu fréquenté)**.

Variables	BMb-r		BMb-v		BF	
	Moyenne	Erreur standard	Moyenne	Erreur standard	Moyenne	Erreur standard
<i>Patella</i> sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Actinia equina</i>	0.00	0.00	0.10	0.07	0.00	0.00
<i>Anemonia viridis</i>	0.00	0.00	0.05	0.05	0.00	0.00
<i>Phallusia mamillata</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Ostrea edulis</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Mytilus</i> spp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Crepidula fornicata</i>	0.00	0.00	0.05	0.05	0.00	0.00
<i>Hildenbrandia rubra</i>	0.08	0.06	0.83	0.40	0.09	0.09
Algues corallinacées	0.00	0.00	0.05	0.04	0.00	0.00
<i>Lithophyllum incrustans</i>	0.00	0.00	1.68	0.46	0.42	0.23
<i>Mastocarpus stellatus</i>	0.00	0.00	0.60	0.33	0.96	0.96
Eponges	2.09	0.60	0.94	0.75	1.87	1.16
Ascidies coloniales	6.82	1.64	1.07	0.31	2.84	0.95
Ascidies solitaires	0.17	0.07	0.36	0.17	0.75	0.38
Bryozoaires coloniaux	2.01	0.53	1.89	0.74	9.41	3.80
Bryozoaires dressés	0.43	0.40	0.33	0.30	9.99	3.88
<i>Anomia ephippium</i>	0.04	0.02	0.30	0.17	0.34	0.18
Balanes vivantes	11.79	6.20	2.58	1.50	35.25	8.36
Balanes mortes	3.75	1.24	12.41	3.74	0.51	0.25
Spirorbidae	9762.35	1467.50	5189.63	1588.68	194.02	105.77
<i>Spirobranchus lamarckii</i>	46.01	6.95	80.97	21.76	27.70	3.31
Roche nue	4.61	1.05	8.59	1.89	0.04	0.04
<i>Pisidia longicornis</i>	1.30	0.36	0.70	0.19	0.00	0.00
<i>Porcellana platycheles</i>	5.55	1.15	0.50	0.23	0.00	0.00
<i>Inachus</i> spp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Macropodia</i> spp.	0.00	0.00	0.10	0.07	0.00	0.00
Pycnogonida	0.15	0.11	0.15	0.11	0.00	0.00

Tableau 3a

Densités, taux de recouvrements et pourcentages moyens des variables échantillonnées sur les faces inférieures de blocs mobiles "bruns-rouges" (BMb-r) et "blancs-verts" (BMb-v) et au niveau des cavités et surplombs des blocs fixés (BF). Les moyennes et erreurs standards sont calculées à partir de 20 échantillons de faces inférieures de chaque catégorie de blocs à l'échelle du **champ de blocs du Verdelet (moyennement à très fréquenté)**.

Variables	BMb-r		BMb-v		BF	
	Moyenne	Erreur standard	Moyenne	Erreur standard	Moyenne	Erreur standard
Algues brunes	0.00	0.00	4.73	2.28	0.50	0.50
Algues rouges	0.66	0.41	3.29	1.79	9.91	2.69
Algues vertes opportunistes	0.89	0.89	1.88	1.04	1.06	0.51
<i>Cladophora</i> sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Calliostoma zizyphinum</i>	0.55	0.13	1.15	0.29	1.10	0.41
<i>Gibbula cineraria</i>	7.00	2.68	8.65	2.14	0.40	0.22
<i>Gibbula pennanti</i>	0.65	0.21	1.70	0.38	0.90	0.50
<i>Gibbula umbilicalis</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Littorina obtusata</i> (ou <i>L. fabalis</i>)	0.00	0.00	0.05	0.05	0.00	0.00
<i>Mimachlamys varia</i>	0.10	0.07	0.85	0.57	0.00	0.00
<i>Nassarius incrassatus</i>	3.60	1.83	4.25	2.40	0.40	0.27
<i>Nassarius reticulatus</i>	0.10	0.10	0.30	0.22	0.00	0.00
<i>Nassarius pygmaeus</i>	0.15	0.15	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Nucella lapillus</i>	0.00	0.00	0.10	0.10	0.20	0.20
<i>Ocenebra erinacea</i>	1.25	0.47	0.70	0.28	1.30	0.65
<i>Ocenebra acicularis</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Ophiuridae	0.45	0.45	0.20	0.20	0.00	0.00
<i>Psammechinus miliaris</i>	0.25	0.12	0.10	0.07	0.00	0.00
<i>Asterina gibbosa</i>	1.15	0.40	1.70	0.27	0.10	0.10
Holothuroidea	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Trivia arctica</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Trivia monacha</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Aplysia	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Pleurobranchia	0.00	0.00	0.05	0.05	0.00	0.00
Nudibranchia	0.10	0.07	0.10	0.07	0.10	0.10
Aphrodita	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Polychaeta	0.15	0.11	0.10	0.07	0.00	0.00
Polyplacophora	0.05	0.05	0.10	0.07	0.00	0.00

Tableau 3b

Densités, taux de recouvrements et pourcentages moyens des variables échantillonnées sur les faces inférieures de blocs mobiles "bruns-rouges" (BMb-r) et "blancs-verts" (BMb-v) et au niveau des cavités et surplombs des blocs fixés (BF). Les moyennes et erreurs standards sont calculées à partir de 20 échantillons de faces inférieures de chaque catégorie de blocs à l'échelle du **champ de blocs du Verdelet (moyennement à très fréquenté)**.

Variables	BMb-r		BMb-v		BF	
	Moyenne	Erreur standard	Moyenne	Erreur standard	Moyenne	Erreur standard
<i>Patella</i> sp.	0.10	0.10	0.00	0.00	1.60	1.60
<i>Actinia equina</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Anemonia viridis</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Phallusia mamillata</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Ostrea edulis</i>	0.00	0.00	0.05	0.05	0.10	0.10
<i>Mytilus</i> spp.	0.50	0.35	0.50	0.22	11.6	3.69
<i>Crepidula fornicata</i>	0.20	0.12	0.50	0.22	0.00	0.00
<i>Hildenbrandia rubra</i>	0.87	0.61	1.30	0.73	0.09	0.09
Algues corallinacées	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Lithophyllum incrustans</i>	0.17	0.16	1.18	0.32	0.93	0.31
<i>Mastocarpus stellatus</i>	0.00	0.00	0.06	0.04	0.00	0.00
Eponges	5.05	2.63	0.44	0.23	7.64	4.23
Ascidies coloniales	5.79	1.45	2.09	0.54	2.16	0.60
Ascidies solitaires	5.50	4.05	1.36	0.46	0.75	0.44
Bryozoaires coloniaux	16.11	3.36	5.31	1.18	4.34	1.50
Bryozoaires dressés	3.01	1.12	0.81	0.33	21.03	10.34
<i>Anomia ephippium</i>	3.23	1.92	6.39	4.52	0.20	0.11
Balanes vivantes	23.52	8.87	14.59	2.78	6.43	2.03
Balanes mortes	54.69	21.65	6.46	2.15	2.50	1.12
Spirorbidae	5255.34	2210.90	1156.49	467.46	10.25	7.04
<i>Spirobranchus lamarckii</i>	255.88	38.29	255.97	72.69	11.40	6.29
Roche nue	13.02	3.10	6.70	0.87	0.09	0.09
<i>Pisidia longicornis</i>	3.40	0.71	1.65	0.47	0.00	0.00
<i>Porcellana platycheles</i>	1.55	0.85	0.90	0.52	0.00	0.00
<i>Inachus</i> spp.	0.00	0.00	0.15	0.15	0.00	0.00
<i>Macropodia</i> spp.	0.00	0.00	0.05	0.05	0.00	0.00
Pycnogonida	0.00	0.00	0.15	0.11	0.00	0.00

Tableau 4a

Densités, taux de recouvrements et pourcentages moyens des variables échantillonnées sur les faces inférieures de blocs mobiles "bruns-rouges" (BMb-r) et "blancs-verts" (BMb-v) et au niveau des cavités et surplombs des blocs fixés (BF). Les moyennes et erreurs standards sont calculées à partir de 20 échantillons de faces inférieures de chaque catégorie de blocs à l'échelle du **champ de blocs de Piégu (extrêmement fréquenté)**.

Variables	BMb-r		BMb-v		BF	
	Moyenne	Erreur standard	Moyenne	Erreur standard	Moyenne	Erreur standard
Algues brunes	0.00	0.00	0.75	0.58	0.30	0.30
Algues rouges	0.00	0.00	2.44	1.54	6.49	1.64
Algues vertes opportunistes	0.00	0.00	2.25	1.78	2.79	1.02
<i>Cladophora</i> sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Calliostoma zizyphinum</i>	0.90	0.28	0.20	0.12	0.90	0.31
<i>Gibbula cineraria</i>	3.95	0.93	1.70	0.36	0.00	0.00
<i>Gibbula pennanti</i>	1.65	0.35	1.15	0.36	0.30	0.30
<i>Gibbula umbilicalis</i>	0.25	0.16	0.05	0.05	0.50	0.50
<i>Littorina obtusata</i> (ou <i>L. fabalis</i>)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Mimachlamys varia</i>	0.85	0.42	0.50	0.30	0.10	0.10
<i>Nassarius incrassatus</i>	2.20	1.61	0.20	0.12	0.10	0.10
<i>Nassarius reticulatus</i>	0.00	0.00	0.05	0.05	0.00	0.00
<i>Nassarius pygmaeus</i>	1.05	0.39	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Nucella lapillus</i>	0.20	0.12	1.55	0.94	0.40	0.22
<i>Ocenebra erinacea</i>	1.65	0.59	0.60	0.18	0.60	0.50
<i>Ocenebra acicularis</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Ophiuridae	0.15	0.11	0.30	0.16	0.00	0.00
<i>Psammechinus miliaris</i>	0.05	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Asterina gibbosa</i>	1.85	0.42	0.30	0.21	0.20	0.13
Holothuroidea	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Trivia arctica</i>	0.00	0.00	0.05	0.05	0.00	0.00
<i>Trivia monacha</i>	0.05	0.05	0.10	0.10	0.00	0.00
Aplysia	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Pleurobranchia	0.00	0.00	0.05	0.05	0.00	0.00
Nudibranchia	0.35	0.17	0.10	0.10	0.00	0.00
Aphrodita	0.05	0.05	0.35	0.17	0.00	0.00
Polychaeta	0.00	0.00	0.10	0.10	0.00	0.00
Polyplacophora	0.05	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00

Tableau 4b

Densités, taux de recouvrements et pourcentages moyens des variables échantillonnées sur les faces inférieures de blocs mobiles "bruns-rouges" (BMb-r) et "blancs-verts" (BMb-v) et au niveau des cavités et surplombs des blocs fixés (BF). Les moyennes et erreurs standards sont calculées à partir de 20 échantillons de faces inférieures de chaque catégorie de blocs à l'échelle du **champ de blocs de Piégu (extrêmement fréquenté)**.

Variables	BMb-r		BMb-v		BF	
	Moyenne	Erreur standard	Moyenne	Erreur standard	Moyenne	Erreur standard
<i>Patella</i> sp.	0.10	0.07	0.25	0.16	0.30	0.21
<i>Actinia equina</i>	0.10	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Anemonia viridis</i>	0.05	0.05	0.10	0.10	0.00	0.00
<i>Phallusia mamillata</i>	0.10	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Ostrea edulis</i>	0.15	0.08	0.30	0.13	0.10	0.10
<i>Mytilus</i> spp.	1.05	0.30	2.15	0.66	4.20	1.76
<i>Crepidula fornicata</i>	1.50	0.44	1.30	0.33	3.50	3.50
<i>Hildenbrandia rubra</i>	0.99	0.47	0.99	0.74	0.00	0.00
Algues corallinacées	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Lithophyllum incrustans</i>	0.22	0.13	0.01	0.01	0.35	0.19
<i>Mastocarpus stellatus</i>	0.00	0.00	0.03	0.03	0.00	0.00
Eponges	2.49	0.86	0.65	0.32	5.45	1.75
Ascidies coloniales	3.38	0.99	3.02	0.94	6.24	2.78
Ascidies solitaires	3.57	0.79	2.79	0.56	1.71	1.14
Bryozoaires coloniaux	13.59	2.56	7.32	1.99	15.34	7.89
Bryozoaires dressés	1.17	0.80	3.40	1.46	3.68	1.10
<i>Anomia ephippium</i>	0.33	0.14	0.55	0.30	0.02	0.025
Balanes vivantes	33.60	6.35	28.55	5.84	4.80	1.29
Balanes mortes	3.59	0.67	6.33	2.38	2.01	1.03
Spirorbidae	786.79	445.46	648.60	516.62	413.00	210.94
<i>Spirobranchus amarckii</i>	246.59	29.87	119.14	19.35	40.4	10.85
Roche nue	21.07	5.00	11.57	3.43	0.27	0.25
<i>Pisidia longicornis</i>	2.95	0.82	1.30	0.37	0.00	0.00
<i>Porcellana platycheles</i>	5.50	1.03	1.80	0.61	0.00	0.00
<i>Inachus</i> spp.	0.00	0.00	0.10	0.10	0.00	0.00
<i>Macropodia</i> spp.	0.00	0.00	0.10	0.07	0.00	0.00
Pycnogonida	0.15	0.11	0.10	0.10	0.00	0.00

Can we use a landscape approach to assess natural and anthropogenic perturbations of the rocky shore ecosystems?

Christian Hily and Maud Bernard

UMR 6539 CNRS LEMAR Technopole Brest Iroise, 29280, Plouzané

Christian.hily@univ-brest.fr

Abstract

Intertidal zone is a marine area which can be reached easily at low tide periods and consequently allows observation at the landscape scale, much larger than that of the subtidal zone. Then an intertidalscape approach can be developed, particularly on the rocky shores where a macroalgal and faunal zonation based on emersion rates help the understanding of structure and evolution of the ecosystem. In this paper we give the baseline of a new approach of intertidalscape ecology from examples on the Brittany rocky shores and particularly by developing a visual index (Intertidalscape Boulder Field Index, IBFI) using the opportunistic behavior of the green macroalgae to characterize the hand fishing impacts on the boulder field habitat of the low eulittoral zone, on the rocky shores of Brittany, France.

Introduction

Unlike the subtidal, the intertidal zone is a very original part of the marine environment because it is accessible without scuba diving during periods when the tide is low. These periods vary with tidal magnitude and the time of day when they occur. The consequences of the emersion are numerous and the whole structure and functioning of the intertidal ecosystem are driven by the stressful physical conditions running up and down the shore. Because its accessibility during low periods, the intertidal zone can be investigated with methods close to those of terrestrial habitats. Measurement of spatial patterns, and their temporal variability, with the landscape ecology approach (Risser et al, 1984) is then possible in such complex environments characterized by a heterogeneous mosaic of habitat types particularly on rocky shores in which the well-known patterns of vertical zonation are fragmented by the microhabitats created by crevices, boulders, pools... Seascape ecology is becoming more and more recognized as a valuable approach of the marine ecology (Turner, 2005), but most studies focused on subtidal coastal habitats mainly on coral reefs and seagrass meadows (Boström et al 2011). At low tide period intertidal landscape can be observe at a large scale, much larger than subtidal landscapes even in clear waters. Moreover, *in situ* experiments are easier, and field procedures are close to those developed for sampling vegetation and animals in terrestrial environments. Measurement of heterogeneity and complexity in rocky shores and beaches is possible both at the habitat-landscape scale and the microhabitats scale. This heterogeneity explains the great variations of the intertidal landscape over very short vertical and horizontal distances. The field accessibility explains the

numerous papers published for decades on the ecology and diversity of the fauna and flora, and on the structuring effects induced by the physical stress of emersion. However landscape ecology which considers interactions between spatial patterns, ecological processes and scales (Risser et al. 1984) remained few developed in intertidal.

Today, anthropogenic disturbances are dramatically increasing on coastal areas and intertidal zones are particularly affected by human and agriculture effluents and lots of fishing and leisure activities. The impacts at the landscape scale are almost never considered. Coastal conservation and management need strong bases to evaluate and characterize changing in the marine ecosystems at large scales and to propose valuable management measures to minimize impacts and to restore biodiversity. Consequently methodological approaches are need to quantify changing and evolution of the shore habitats both at the local and regional scales (Polis et al, 2004). Landscape approach adapted to intertidal zone would be a new methodological development to evaluate changes, with limited costs, at pertinent scale both in term of ecosystem functioning and environmental management, and to complete protocols based on local sampling which are usually applied in biodiversity measurements in marine environment. In this paper we studied some rocky shores patterns which can be used in a landscape ecology approach from examples on the Brittany (France) shores. Aims are to look for the opportunities provided by the landscape ecology to characterize rocky shores habitats and, in a feed-back loop, look for opportunities to use visual changes as indicators of changes in ecosystem structure and ecosystem functioning under natural and/or anthropogenic perturbations. We develop, as an example, a visual landscape index based on the development of the green opportunistic macroalgae to characterize the intensity of the recreational handfishing activity in the low eulittoral boulder field habitats.

Structure of intertidalscapes and their interpretation

Terminology

According with classical definition of terrestrial landscape, it is a basic structural unit of the geographic environment (Gudelis, 1993), a geosystem which includes a set of interacting and interdependant entities, forming an integrated whole. If each landscape is a set of entities (components), it is also a part (component) of a higher geosystem. So three levels should be considered to understand and interpret the landscape; the level of landscape, the lower level of landscape components and the higher level, the level of the higher geosystem.

According Dunning et al. (1992) a landscape is an area of land containing a mosaic of habitat patches, often within which a particular target habitat patch is embedded in a matrix. Many authors consider the landscape level which can be seen directly by an observer situated from a specific point of view in a vertical and/or horizontal observation. Because intertidal zone is a part of the marine environment we propose to use the term “intertidal seascape” or “intertidalscape” which should be better suitable than “landscape” for the intertidal zone. So an intertidalscape is be the set of structural components of the ecosystem or eco-complex between the low-and high-water tidemarks and which can be seen by an observer situated at sea or on land (cliff, dune...). The aims here are to characterize intertidalscape evolution resulting from the ecological processes which control spatial structures (patches and mosaics) in response to natural and anthropogenic perturbations. This approach can respond to

questions of connectivity between patches and components of the ecosystems, which correspond with the definition of the landscape ecology as defined by Wu (2006), discipline in which ecosystem complexity is studied through heterogeneity at various spatial scales.

Moreover, in a second step, if dynamics of the ecosystem components are previously well described and explained, landscape indicators can be developed to give rapid diagnostics on the level of perturbation they suffer. We propose here some considerations for an intertidalscape ecology based on interpretation of the spatial distribution of structural and functional components. For the rocky shores these components are habitats (biotope + biocenosis) localized in the rocky matrix and characterized with several spatial dimensions based on physical, biological and temporal features (periods of emersion, stochastic events, seasonality...).

Then the first step of a landscape approach of an intertidal zone will be identification and specialization of the habitats. At a higher scale the identification of specific associations of some habitats will be able to define an intertidalscape typology describing the main categories of ecomplexes based on their geomorphological, physical, biological, but also socio-economical dimensions. Many authors (see Schoch and Dethier, 1996; Little and Kitching, 1996) defined different variables playing a main role in the rockyshore ecology, variables which could be used to elaborate such a typology. The habitat classifications recently developed at the French national level (Cahiers d'habitats, Rebert – Guillaumont et al, 2010) and European Community levels (Natura 2000, EUNIS (<http://eunis.eea.europa.eu>)) don't consider the scale of landscape. To our knowledge, there is not today any approach in development to built such an intertidal- sea-scape typology. Consequently if we can have a landscape reading in the intertidal zone and an analysis based on their habitat composition and distribution, and eventually others dimensions as cultural, aesthetic or socio-economical, it is not possible to situate this analysis in a reference grid. Such reference classification would integrate all the components but also the interactions between these components. Moreover many discussions remain to know if concepts developed in terrestrial landscape ecology can be applied for sea or if a new approach must be developed for the seascape ecology (Pittman et al, 2011). We consider that if the terminology and concepts developed for terrestrial applications are equally applicable to the study of intertidal environments and to describe their heterogeneity, some processes remain, however, specific of marine environment as the connectivity between patches and the role of corridors (Turner, 2005), the phase of immersion facilitating the exchanges and connectivity between patches and at higher scales.

Structure of the rocky intertidalscapes

On rocky shores, intertidalscape depends mainly of (1) wave exposure, which structures habitats in a horizontal dimension, along a gradient of exposure decreasing from the tips of rocky headlands to coves and sheltered bays, and (2) emersion, which structure habitat on a vertical dimension according the tidal excursion gradient. As a consequence of this second gradient, zonation is the pattern of distribution of the dominant macroalgal and macrofaunal organisms, in term of abundances and cover rates of the substratum matrix, observable as successive bands from the high to the lower shore (numerous papers had been published on the rockyshore organization from Lewis (1964) to Menge and Branch (2000)).

Crossing exposure and emersion gradients gives the main structuring components of the intertidalscape. From the observer which looks for a landscape reading at a site scale (i.e.

a cove, a beach, a little bay), intertidal zone looks like a mosaic of various colors structured in a horizontal zonation alternating dark bands dominated by macroalgae (furoids) and grey bands dominated by macrofauna. In the western European coasts, from the high shore to the lower shore, the first level, corresponding to the supra littoral zone under the wave splash and spray influence, is generally characterized by two lichen bands: firstly a yellow-orange-grey band mixing various erected and species (*Caloplaca marina*, *Xantoria parietina*, *Ramalina* spp.) and lower on the shore a black band mainly composed of the encrusting lichen *Verrucaria mora* species. Lower, from exposed to sheltered situations, different bands of macroalgae (furoids - *Pelvetia*, *Ascophyllum*, *Fucus*, and in the lower intertidal red seaweeds (*Chondrus*, *Gigartina*...) and macrofauna bands (barnacles, limpets, mussels) respectively, are easily identified at the intertidalscape level as three main zones which has been described par differently authors as : littoral fringe (= high mediolittoral zone), eulittoral zone (=medium and low mediolittoral zone) and sublittoral zone (= emerged fringe of the infralittoral zone).

Then a landscape reading can be based on identification and spatialization of color and rugosity of patches distributed as a mosaic in a rocky matrix, can give broadly but rapidly the main structure and functioning patterns, and can be the basis of a diachronic analyses to survey the evolution of the relative surfaces of the patches. If these patterns are recognized since many years, the large possibilities offered by such global landscape analysis remained largely unexploited. However at a larger scale, remote sensing and aerial photographs analysis provided very helpful results to characterize the dynamics of decreasing of the furoids and kelp beds in Brittany. It remains that if some studies provided good bases for a coastal seascape ecology (Lima and Zollner, 1996) future research efforts are needed to link spatial patterning of intertidal habitats and ecosystem functioning. Finally the possibilities given by the landscape ecology to characterize human perturbations on the shore, remained largely unexplored.

In a rocky intertidal seascape, matrix is the rock substratum which shows heterogeneity at a smaller scale like the occurrence of boulders, crevice and tide pools. Patches are mainly biogenic patches of macroalgal and dense macrofaunal populations of gregarious sedentary species, mostly fixed on the substratum. At the landscape scale, some anthropogenic structures can be present: mainly oyster farms structures. The intertidalscape is then a complex spatial mosaic of heterogeneous habitats depending of both on the heterogeneity of the rocky matrix and of environmental factors including anthropogenic ones. Within this landscape, mobile macrofaunal species are present foraging for preys, mainly large crustaceans and fishes at the high tide period and birds at the low tide period and can be considered as inducing indirect interactions between the intertidalscape components. Man is an element of these species which can control some components by a fishing activity and algal harvesting (furoids and red seaweeds), either from boats and scuba diving at high tide period or hand fishing at the low tide period. Their activities don't only concern interactions between species (predator/prey interactions) and connectivity between patches, but also can deeply modify the spatial organization of habitat patches. As an example, hand-fishing for shellfish (crabs, abalones, clams...) on the boulder fields of the low eulittoral can induce strong modifications of the habitat structure which can be identified at the intertidalscape scale.

Temporal scales and evolution in intertidalscapes

Intertidalscapes are different from terrestrial landscapes and subtidal seascapes because of the strong visual modifications induced by the daily succession of emersion/submersion periods and its variability in terms of tidal range according the tidal cycles. The periodic changes of intertidalscape are not only visual but also functional, with drastic modifications of energy and matter fluxes, metabolism, and moving of the mobile large carnivorous species. On the other hand intertidalscapes show fewer seasonal changes than temperate terrestrial landscapes.

Moreover, strong changes in the intertidalscape can also be due to stochastic natural or anthropogenic catastrophic events. Storms associated with big waves are also factors which can modify the intertidal seascape more frequently and more deeply than modifications of the terrestrial landscapes under storms. Likewise, oil spills are known to deeply modify seascapes and the ecosystem functioning, the ecological successions initiated after the cleaning of the oil have been described and the processes studied, but recovery of intertidal ecosystems have not been studied in terms of patch dynamics restoration at the landscape scale.

Thus the different potentialities of an intertidalscape approach can be summarized as follow:

- **Facilitate the identification of habitats:** a new hierarchical classification of intertidal habitat had been proposed recently, which use some visual features of patches to differentiate rocky habitats (the REBENT typology, [Guillaumont et al. 2010](#)). It is a classification which is adapted from the Eunis classification to facilitate the habitat mapping. About eulittoral rocky habitats at the mediolittoral level, as an example, the habitat type “Rock and boulders dominated by macroalgae” is differentiated from the habitat “Rock and boulders dominated by macrofauna”. The edges and the fragmentation of such patches can be easily identified and mapped by GPS.
- **Detect changes:** periodical intertidalscape readings help temporal changes detection both at short term by identifying the spatial amplitude of the dynamic stability (ex: mussel beds), and at long term by identifying persistent modifications the mosaic due to a component fragmentation. Short term changes: as underlined by Ellis and Schneider (1997) “more than any other factor, our inability to explain natural variability places a limit on our ability to detect anthropogenic change”. This variability is not only effective at the spatial scale but also at the temporal scale. Change in an intertidalscape can be the result of a punctual natural event which will be visible only for few days or weeks, but which will not induce changes at a pluri-annual scale. As an example, beaching of drifting kelp uprooted by a winter storm is an event which can totally change the intertidalscape for days and weeks. Easily visible by an observer, the phenomenon induces drastic changes in the ecosystem functioning of the shore. We studied the ecological consequences of abundant laminariales beaching (which can reach more than one meter in thickness) on a shore of the Molene archipelago in the West Brittany ([Le Hir, 2002](#)). We showed that the structure and functioning of the ecosystem, was modified by cascading effects in a bottom up stimulation of the trophic network initiated by the algal macrodetritus exploited by

detritivorous amphipods and isopods which increased drastically their populations and were further eaten by a diverse fauna of secondary consumers. Such events are a part of the natural annual variability of the intertidalscape and functioning of the intertidal ecosystems.

- **Describe evolution, banalization and homogenization of intertidalscape**

But kelp beaching events may also be induced by anthropogenic activities resulting from waste of the mechanical harvesting of laminariales on spring and summer. In this case, beaching occurs all along this period and algae remain accumulated on the substratum for months. Then the ecosystem cannot assimilate these amounts of organic matter as described previously. As a consequence, anaerobic decomposition occurs, inducing high mortalities on fauna and flora, associated with strong visual, olfactory and functioning consequences at the scale of the beach site.

Another case study illustrates the helpful potentialities of the intertidalscape approach to describe the evolution of the shores. The pacific oyster *Crassostrea gigas* is an exotic invasive species introduced in the seventy's in the oyster farms. Favored by the global temperature increase, this species can spawn in most of the aquaculture sites in which it is introduced in Europe, and developed progressively dense populations in a lot of various intertidal marine and estuarine habitats. We showed that this invasive species is an engineer which creates a biogenic reef, a new habitat on the intertidal zone, which induces drastic modifications on the shores: metabolism, biodiversity, biotic interactions, *etc.* (Lejart and Hily, 2011). Then today in many sites, a new band (oyster band) occurs in the intertidal zonation which covers most of the medium and low mediolittoral zone (Fig.1). The intertidalscape is banalized and homogenized, and then, the landscape approach is pertinent to characterize areas invaded, and to monitor the spatial evolution of this phenomenon which concerns more and more regions in Europe.



Fig.1. Banalization and homogenization of the intertidalscape by the invasive Pacific oyster *Crassostrea gigas* - Photo C. Hily

Shifts between engineer species structuring landscape and habitats induce major perturbations of the ecosystem functioning. This example enhance that once process and consequences of changes had be described and explained, the modifications observed of some elements of an intertidalscape can be used as useful visual bioindicators. The organization to surveys such perceptible signs of change, is very effective at a large regional scale because of their rapidity and low cost. Further research to identify others visual bioindicators at the intertidalscale would be useful to help in the characterization of habitat ecological health needed in the marine EC directives.

Characterize ecological successions

Ecological successions can also be characterized by visual changes at the landscape scale. As an example the natural cycle of rocky shore biogenic cover, alternating dominance of limpets – barnacles – periwinkle – fucoids (Hartnoll and Hawkins, 1985) was recently disturbed on many sites in Brittany. Limpets remain and abundant over years, dominating on the others species and preventing the renewal of fucoids populations by overgrazing young plants. This induces a visible decreasing of fucoids cover (both *Fucus vesiculosus* and *Ascophyllum nodosum*) rates on the shores. Because fucoids are engineer species, this process induces a shift in intertidal mediolittoral habitats. We experimented in the field the control exerted on macroalgae by limpets (unpublished data): we removed of all individuals from 5mx5m quadrats (n=5), and maintained these quadrats without limpets (*Patella vulgata*) for one year. Changes in the intertidalscape were visible three weeks after removing with a dense cover of the opportunistic green macroalgae *Enteromorpha* sp.. Three month later this first step was followed by a settlement phase by Fucoids (mainly *Fucus serratus*, and few *Ascophyllum nodosum* and *Fucus vesiculosus*). This succession was easily visible at the intertidalscape 1: bare rock with barnacles and limpets; 2: full cover of green algae cover; 3: mixed green and brown algae; 4: Brown algae dominant cover. This is a visual example of a perturbation (removing of grazers) which induces an opportunistic peak (green algae), these opportunists are further replaced by a fucoids cover by a facilitation process. The development of green algae (*Enteromorpha* spp., *Ulva* spp.) is well known to characterize stress and perturbation of the benthic ecosystems, particularly under high nutrient input (Ménèsquen and Piriou J.Y., 1995, Cloern, 2001). Green algae blooms on rocky shores were also observed after oil spill events, so it seemed interesting to look for a use of green algae as a bioindicator of perturbation of the ecosystem at the intertidalscape scale.

Green algae cover to characterize perturbations on the rocky shores.

Firstly it must be underlined that we shall consider only the green algae which are fixed on the rock substratum and not those which are lying on the sediment or the drifted algae which are beached on the shore. Such beaching events can be very impressive in some sites of Brittany where eutrophication induce a very high green macroalgae production (Fig.2.).



Fig.2. Mobile green algae (*Ulva* sp.) beached on rocks and boulders coming from subtidal sediment offshore - Photo C. Hily

Secondly the natural conditions under which green opportunistic macroalgae can develop must be identified to avoid roughly errors of interpretation. Surface of the substratum must be free of dense macroalgal or faunal beds. Proliferation is facilitated on rocks and boulders situated under a high flux of dissolved organic matter (Bellan and Bellan Santini, 1972; Rafaelli et al 1998; Neto et al 2011), they occur very often at the output of freshwater effluents, sewages and rivers on the shore, their high tolerance to low salinities unlike most of the other species of the shore is an asset for the colonization. As a consequence most of the natural situations where the green algae are common in dense cover on the shores, are on areas under freshwater flows from small rivers and resurgences.

Pebbles which are frequently overturned by waves at the high mediolittoral level of beaches can be also colonized by green algae during their period of stability between two successive storms. Tides pools of the high mediolittoral are also habitats which naturally are commonly occupied by green algae. Indeed, the harsh environment (strong temperature, salinity gradient, oxygen gradients) prevents the settlement and development of others macroalgae, and, consequently, *Enteromorpha* sp. has no competitor to occupy substratum. Except this three cases, which are easy to recognize on the field, patches of green algae are direct consequences of anthropogenic disturbances which have previously destroyed the biogenic cover of the rocky substratum. We used this feature to develop a visual index of hand fishing pressure on the boulder fields of the low mediolittoral.

The boulder fields and the hand fishing activity

Boulder fields are considered as a specific habitat of high biodiversity (Sousa, 1979). Its complexity and heterogeneity are induced by the heap of boulders which creates various microhabitats (overhangs and cavities) colonized by a large set of species (Takada, 1999; Le Hir and Hily, 2005). If boulders can occur in the medium mediolittoral, it is the low

mediolittoral zone and the emerged fringe of the infralittoral zone which are considered as the “boulder fields” habitat because the associated biocenosis is different (in term of structure and biodiversity) from the biocenosis of the rocks around at the same level of emersion (Hily and Le Hir, 2005). Actually, the cavities and overhangs shelter a large diversity of fixed and mobile fauna, among them crabs (*Portunus puber*, *Cancer pagurus*), abalones *Haliotis tuberculata*) and shrimps (*Palaemon serratus*) are collected by hand fishermen. When they forage for these shellfish species, most of the fishers overturn the boulders and leave them upside down (Fig.3). Consequently all the species which leaved fixed on the boulder cannot survive and dead in few days or weeks because they are not adapted to the changes of the environmental conditions. Boulders which are concerned by hand fishing activity are pieces of rock with an irregular parallelepiped shape, with two main faces, the lower and the upper whose surfaces are generally $> 500\text{cm}^2$, with a thick varying between 5 and 25 cm. Biggest boulders can occur but they cannot be overturned and consequently are not concerned by the hand fishing disturbance. At the upper face of the boulders, the fixed species are mainly macroalgae (fucoïds) and encrusting calcareous algae which cannot survive without light, and which are squashed when the boulder is turned upside down. At the lower face, the fixed species are mainly faunal: bryozoans, hydrozoans, ascidians and sponges which are sensible species to variations of temperature, desiccation, salinity, and consequently cannot survive in the intertidal zone without the shelter conditions provided by cavities and overhangs. The hand fishing activity increased considerably in France these last years and many sites are disturbed each spring tide (almost each month) and most of the boulders are overturned and remained upside down at the end of the period of the spring tide (tree consecutive days in general).



A - Hand-fisherman overturning a boulder - Photo A. Ponsoero



B - Boulders (white ones) recently overturned and leaved upside down by a single hand-fisherman – The boulder field is the brown band (low mediolittoral) in the foreground, while in the background the grey and white bands are the medium and the high mediolittoral respectively - Photo M. Bernard.

Fig.3. View of the boulder’s overturing by hand-fishermen



A - Initial position : Upper face **september 2010**



B - Initial position : Lower face **september 2010**



C - **october 2010** : Upper face upside down since one month (the boulder had been overturned just to the shot, then reverse)



D - Lower face upsidedown since one month **october 2010**



E - **february 2011**



F - **february 2011**



G - **april 2011**



H - **april 2011**

Fig.4. Temporal evolution of the macroalgal cover of the two faces of one single boulder, after have been overturned. A-B: initial position of the boulder before over turned experimentally upside down. C- E- G: the upper face which became the lower face. D – F – H the lower face which became the upper face -Photos: M. Bernard

After the mortality of the fixed organisms the opportunistic green algae development is facilitated by two processes: rocky substratum becomes free of biogenic cover and fluxes of particulate and dissolved organic matter increase, and sometimes anoxia conditions occur. After few weeks, a dense cover of green opportunistic algae rapidly grows on the upper face (i.e. the lower face before the boulder's overturning) (Fig.4). At the landscape scale a boulder which had been overturned by a hand fisherman is a green point on a brown matrix. Then at the intertidalscape scale, when the number of boulders overturned increases, the surface of green color increases.

The Intertidalscape Boulder Field Index (IBFI) proposed here is based on this principle. It is visual, SMART indicator (Simple, Measurable, Achievable, Realistic, and Time limited) with a protocol calibrated to be operated by non specialists.

1- Definition of the index:

In the low mediolittoral and emerged fringe of infralittoral of semi-sheltered and sheltered habitats, rocky substratum is covered by erected brown and/or red macroalgae under which encrusting algae and fauna can develop. Without perturbation the intertidalscape of the boulder fields is brown and locally dark red. The rate of green cover increases with the increasing of the overturned boulders number. However those which were turned upside down few days ago, are light colored (mixed white and pale yellow), due to the fixed fauna. To elaborate such an index we studied 20 boulder fields in Brittany to obtain various situations on the largest gradient from 100% brown/red cover to 100% green cover.

The aim is to link the relative cover of green color to a level of hand fishing pressure. The observations showed that this surface must be related to the area which corresponds to the total of boulders which can really be overturned by fishermen. Actually, the Total Macroalgal Cover (TMC) is composed of algae which grow (1) on the mobile boulders (MB) which can be overturned for shellfish (= algae cover of mobile boulders MBca) and (2) on rocky substrata which are not concerned by the overturning. Among these latter, four categories can occur: small boulders not attractive for hand-fishermen, boulders which are deeply buried in the sediment, boulders which are too big and cannot be overturned and rock. We gather these four types in a Fixed Boulder (FB) category (Fig.5). Because the FB are never overturned their algae cover (FBca) remain brown/red.

The rate of Green Macroalgal cover (GMC) (including the rate of the white boulders recently overturned) can be expressed relatively to TMC and the MBca. If FBca is 0%, the cover rate of green algae can reach 100%. However it is a very rare situation. Thus, the first step is to estimate MBca and FBca values in one boulder field. These values are stable in time, so after this first step, for monitoring the hand fishing pressure, the green macroalgal cover (GMC) will be the only one variable measured. Our index is referred to the MBca parameter.

The IBF index is based on a discrete distribution of cover rates in five classes (Ellis et al 1997): each class is described to facilitate the reading of the landscape (Table 1, Fig.6).

2- Description of the biocenosis:

To better understand the state of the habitat we described the general feature of the biocenosis (fauna and flora) under these five situations (Table 1, Fig.6).

3 – Identification of the boulder shape and surface:

Delimitation of the boulder field can be driven by a GPS and localized on an aerial photography to know the total area.

4 – Estimation of the index value:

On the field two options can be developed. (1) A rough but easy estimation of the green cover can be obtained from a fixed point of view (localized by GPS) for a simple monitoring. Photographs must be taken from this fixed position for further diachronic analysis. (2) A better estimation can be obtained by applying a more accurate protocol based on quadrats. Five 5*5 meters quadrats are placed randomly within the boulder field. In each quadrat materialized by a rope, the total number of MB is counted: $TnMB = n(\text{green} + \text{white}) \text{ MB} + n_{\text{brown/red}} \text{ MB}$. By this method the rate of green cover is equal to the rate of green boulders. Studies are on the way at the laboratory to better describe the processes of degradation – restoration of the biocenosis and the time required for one boulder to recover a full brown/red macroalgae canopy and to better identify responses of species and group of species to the perturbation.

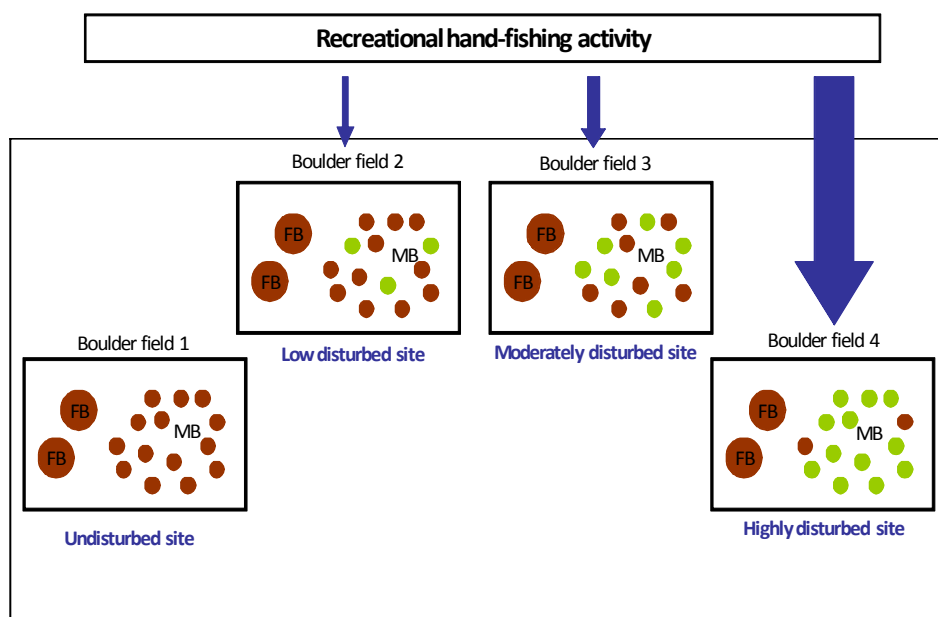


Fig.5. Various theoretical distribution of brown/red versus green/white boulders under increasing intensities of hand-fishing (MB = mobile boulders, FB Fixed boulders)

Table 1.

IBFI : each value of the index is associated with a description at the landscape scale.

IBFI Values	IBFI = 0	IBFI = 1	IBFI = 2
% "Brown/red" MBca	Between 96% and 100%	Between 76% and 95%	Between 56% and 75%
% "White/green" MBca (i.e. GMC)	Between 0% and 4%	Between 5% and 24%	Between 25 and 44%
Overall description	No visible impact. Uniform coverage of brown/red algae on MB upper surfaces across the boulder field. Exceptional observation of few patches with a white color or a green algae cover. No to rare white/green MB, almost exclusive presence of brown/red MB.	Dominance of brown/red algae coverage on MB upper surfaces. Few sparse patches of white color or green algae coverage on MB upper surfaces Strong dominance of brown/red MB and low representation of white/green MB.	The main color of boulder field is brown/red with a strong proportion green and white color. High numbers of brown/red MB and white/green boulders well represented
IBFI Values	IBFI = 3	IBFI = 4	IBFI = 5
% "Brown/red" MBca	Between 36% and 55%	Between 16% and 35%	Between 0% and 15%
% "White/green" MBca (i.e. GMC)	Between 45% and 64%	Between 65% and 84%	Between 85% and 100%
Overall description	No dominance between brown/red color and white/green color. Alternance of undisturbed zones of boulders (brown/red MB) and disturbed zones of boulders (white/green MB)	Dominance of white/green algae coverage on MB upper surfaces. Few sparse patches of brown/red color. Strong dominance of white/green MB and low representation of brown/red MB. Common characteristics between the two categories of MB upper surfaces.	Almost no brown/red color at the boulder field scale. It is dominated by white/green color. No to rare brown/red MB, almost exclusive presence of white/green MB. Distinction between brown/red MB and white/green MB becomes ambiguous.



A - IBFI = 0



B - IBFI = 1



C - IBFI = 3



D - IBFI = 4

Fig.6. Intertidalscape of four boulder fields under four different pressure of hand-fishing IFB index equal to 0, 1, 3 and 4 (IBFI 0 = 0-4% GMC, IBFI 1 = 5-24%, IBFI 2 = 25-44%, IBFI 3 = 45-64%; IBFI 4 = 65-84%; IBFI 5 = 85-100%). Photos M. Bernard

Conclusion

These examples of using opportunistic species behavior to characterize and survey the spatio-temporal variability of an anthropogenic perturbation, shows that the intertidalscape provides large perspectives for further developing the intertidalscape ecology approach. Wu and Hobbs (2002) underlined that the challenge was now to better define and identify strong relationships between spatial distributions and ecological processes. As evocated in this paper we are developing ecological studies to identify the species, functional groups and biotic interactions which are the driving force behind the observed changes at the landscape scales. On the other hand, efforts must be brought at the intertidal ecocomplex level to better understand complexity and heterogeneity of landscape components at different imbricate scales. Because of this high heterogeneity, ecological processes and patterns distributions seem sometimes incomprehensible and biocenoses seem chaotic (Menge and Branch, 2000). A new approach of the ecological interactions and processes at the landscape scale should

help to understand some patterns which cannot be understood at the smaller scales which are classically used by marine ecologists because the high heterogeneity and complexity of the rocky shores. By developing intertidalscape indicators and landscape ecology concepts which can be applied or adapted to the intertidal zone, it would be further possible to better detect early signs of perturbations, and then this landscape approach could play a main role in the long term monitoring of the environmental coastal quality in the future. Actually, to be robust and to avoid broad interpretation errors because perturbations step in different spatial scales from the global to the local, ecological surveys should be realized at regional scales. Early signal detection given by the intertidalscape indices should be able to activate specific scientific studies to better understand processes and, by helping management and conservation, should be able to prevent strong degradations of the ecosystem quality.

References

- Bellan, G., Bellan-Santini, D., 1972. Influence de la pollution sur les peuplements marins de la région de Marseille. In: Ruivo M. (Ed.) Marine Pollution and Sea Life, Fishing News Ltd. Survey, pp. 396-401.
- Bonström C., Pittman S.J., Simenstad C., Kneib R.T., 2011. Seascape ecology of biogenic habitats: advances, gaps, and challenges. *Mar Ecol Progr ser*: 427: 191-217;
- Cloern J. E., 2001. Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Marine Ecology Progress Series*. Vol. 210: 223-253.
- Dunning J.B., Danielson B.J., Pulliam H.R., 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65: 169-175;
- Ellis, J. I. and D. C. Schneider. 1997. Evaluation of a gradient sampling design for environmental impact assessment. *Environ. Monitoring Assessment* 48: 157-172.
- Guillaumont, B., Bajjouk, T., Rollet, C., Hily, C., Gentil, F. 2010 Typologie d'habitats marins benthiques, Analyse de l'existant et propositions pour la cartographie ; Habitats côtiers de la région Bretagne Note de synthèse.
- Gudelis V., 1993. A glossary of coastal research terms. Vilnius Akademia, 408 pp;
- Le Hir M., Hily C., 2005. Biodiversity and habitat structure intertidal boulderfields. *Biodiversity and Conservation*. 14 (1): 233-250.
- Lewis, J. R. 1964. Ecology of rocky shores. English Universities Press, London, UK.
- Li H., Wu J. 2004. Use and misuse of landscape indices *Landscape Ecology* 19: 389-399,
- Lima S.L, Zollner P.A., 1996. Towards a behavioural ecology of ecological landscapes. *Trends Ecol Evol* 11:131-135;
- Little C., Kitching J.A., 1996. The biology of rocky shores. Oxford University press, 240pp
- Pittman S.J., Kneib R.T., Simenstad C.A., 2011. Practising coastal seascape ecology. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 427: 187-190;
- Polis G., Power M., Huxel G., 2004. Food Webs at the Landscape Level. At the frontier of the integration of the food-web ecology and the landscape ecology Chap 26; Univ of Chicago press, 528 pp.
- Ménesguen A. and Piriou J.Y., 1995. Nitrogen loadings and macroalgal (*Ulva* sp.) mass accumulation in Brittany (France). *Ophelia*. Vol. 42: 227-237;

- Menge, B. A. and G. Branch. 2000. Rocky intertidal communities. Pages 221-251 *in* M. D. Neto, J.M., R. Gaspar, L. Pereira and J.C. Marques, 2011. Marine Macroalgae Assessment Tool (MarMAT) for intertidal rocky shores. Quality assessment under the scope of the European Water Framework Directive. Ecological Indicators doi:10.1016/j.ecolind.2011.09.006.
- Raffaelli, D.G., J.A. Raven & L.J. Poole, L.J., 1998. Ecological impact of green macroalgal blooms. *Oceanogr. Mar. Biol.* 36: 97-125.
- Risser P.G., Karr J.R. and Forman R.T.T. 1984. *Landscape Ecology: Directions and Approaches*. Illinois Natural History Survey Special Publ. 2, Champaign, Illinois, USA.
- Schoch G. C. and M. N. Dethier. 1996. Scaling up: the statistical linkage between organismal abundance and geomorphology on rocky intertidal shorelines. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 201: 37-72.
- Sousa W.P., 1979. Disturbance in intertidal boulder fields. The nonequilibrium maintenance of species diversity. *Ecology* 60: 1225-1239;
- Takada Y., 1999. Influence of shade and number of boulder layers on mobile organisms on a warm temperate boulder shore. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 189: 171- 179;
- Turner MG. 2005 Landscape ecology: what is the state of the science? *Ann Rev Ecol Syst* 36: 319-344;
- Wu JG. 2006 Landscape ecology, cross-disciplinarity and sustainable scienc. *Landsc Ecol* 21(1): 1-4.
- Wu J. and Hobbs R., 2002. Key issues and research priorities in landscape ecology: An idiosyncratic synthesis. *Landscape Ecology* 17: 355-365.

Résumé

Les activités humaines, de loisir et professionnelles, vont en s'intensifiant sur les zones rocheuses intertidales. Le piétinement associé à ces activités, le remaniement des blocs pour rechercher des espèces consommables, ne sont pas sans incidence sur les biocénoses des milieux rocheux. Les conséquences de ces activités sur la structure et la dynamique des roches du médiolittoral et des champs de blocs de bas d'estran en particulier, nécessitent d'être caractérisées. A travers l'identification des espèces et descripteurs qui répondent le plus aux perturbations "piétinement des platiers rocheux" et "retournement des blocs par les pêcheurs à pied", des indicateurs écologiques simplifiés peuvent être dégagés et faciliter, à terme, le diagnostic de l'état de conservation de ces habitats.

Les processus écologiques de dégradation et de déstructuration des biocénoses sous l'effet du piétinement passent par des interactions entre espèces très complexes. Les résultats d'expérimentations *in situ* soulignent des phénomènes de seuils très marqués, liés en particulier à la protection jouée par les algues brunes structurantes sur les autres espèces.

L'étude du retournement des blocs par les pêcheurs à pied met en évidence une phase de mortalité presque totale des organismes fixés ou peu mobiles des blocs et une faible résilience de l'habitat. Le choix de stations de référence appropriées et l'utilisation des espèces et descripteurs les plus sensibles au retournement des blocs ont permis la création de deux indicateurs de perturbation. Déclinés à deux échelles spatiales différentes, ils sont applicables en routine par les scientifiques et les gestionnaires d'aires marines protégées.

Mots clés: Habitats rocheux intertidaux, activités anthropiques, piétinement, pêche à pied récréative, champs de blocs, indicateurs de qualité écologique.

Abstract

Recreational and professional activities are intensifying on the rocky intertidal. The overturning of boulders and the trampling associated with human activities, have consequences on the structure and dynamic of rocky intertidal communities. Through the identification of species and descriptors that respond more to the disturbances "trampling of mediolittoral rock platforms" and "the overturning of low eulittoral boulders by hand-fishermen", SMART indicators (Simple, Measurable, Achievable, Realistic, and Time limited indicator) can be created for the assessment of the conservation status of these habitats.

The effects of trampling were tested with control approach. Experiments *in situ* underlined very complex interactions between species during the ecological processes of degradation of biocenoses. High thresholds of disturbance were also observed. They were particularly related to the protection played by structuring brown algae on other species.

The study of boulder's overturning highlighted a step of almost total mortality of fixed or low mobile organisms that live on upper or lower surfaces of boulders. Results also showed a low resilience of the habitat. The use of appropriate reference situations and of the most sensitive species to the boulder's overturning, led to the creation of two ecological indicators. Declined to two different spatial scales, they may be applied routinely by scientists and managers of marine protected areas.

Key words: Rocky intertidal habitats, human activities, trampling, recreational hand-fishing, boulder fields, indicators of ecological quality.