

Réserve Naturelle BAIE DE SAINT-BRIEUC



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



Sommaire

1- Introduction	7
2- Matériels et Méthodes	11
11- Site d'étude	13
12- Echantillonnage	13
13- Laboratoire	14
14- Traits fonctionnels	14
15- Analyse	14
1.5.1 Sédiment	14
2.5.2 α -diversity taxonomique	15
2.5.3 Assemblages benthiques	15
2.5.4 Trajectoires taxonomiques et fonctionnelles	15
3. Résultats	17
3.1- Description générale du sédiment	19
3.2- Description générale de la macrofaune	19
3.3- Assemblages benthiques	21
3.4- Trajectoires	23
3.4.1- Trajectoires taxonomiques	23
3.4.1- Trajectories fonctionnelles	25
4- Discussion	29
4.1- Les trajectoires taxonomiques influencent les assemblages benthiques	31
4.2- Des changements plus importants en bas d'estran	32
4.3- Persistance des propriétés fonctionnelles de la communauté	34
4.4- La nécessité de données à long-terme à multiples échelles temporelles et spatiales	35
4.5- Quel rôle joue la Réserve naturelle dans la conservation des habitats benthiques ?	36
5- Conclusion	39
6- Bibliographie	43
Annexes	51



1

Introduction





Introduction

Les écosystèmes côtiers sont soumis à de fortes pressions naturelles et anthropiques qui affectent, parfois fortement, la structure et le fonctionnement des communautés benthiques (Harris, 2012 ; Cimon et Cusson, 2018). Bien que l'évaluation de la stabilité/variabilité des communautés benthiques ait reçu une grande attention de la part des scientifiques, fréquemment en relation avec des considérations de gestion, elle reste un point central dans les domaines de l'écologie et de la conservation (Ellis *et al.*, 2000). L'étude de la stabilité/variabilité des systèmes écologiques nécessite la prise en compte des perturbations, définies comme "*tout événement discret dans le temps qui perturbe la structure des écosystèmes, des communautés ou des populations*" (Picket et White, 1985). Les événements de perturbation à petite échelle et à fréquence intermédiaire peuvent avoir des effets positifs sur le système à plus grande échelle, tandis que les perturbations à plus grande échelle sont beaucoup plus susceptibles de réduire l'hétérogénéité des communautés et de se restaurer plus lentement (Bazzaz, 1983 ; Caswell et Cohen, 1991 ; Connell, 1978 ; Ellis *et al.*, 2000). Bien que la compréhension des changements écologiques nécessite de distinguer les variabilités naturelles et anthropiques (Osenberg et Schmitt, 1996 ; Stewart-Oaten, 1996), dans les écosystèmes contemporains, il est souvent difficile, voire impossible, de trouver des sites non impactés (Boldina *et al.*, 2014). Les études fournissant des descriptions cohérentes des communautés benthiques sont essentielles pour établir des lignes de base et détecter les changements écologiques (Desroy *et al.*, 2002 ; Hardman-Mountford *et al.*, 2005 ; Schückel *et al.*, 2015 ; Veiga *et al.*, 2017).

Pour comprendre leur dynamique complexe à long terme, les communautés benthiques sont communément échantillonnées via un réseau de stations et une périodicité d'échantillonnage variant de la saison à la décade. Une telle approche permet de détecter des changements majeurs dans la macrofaune benthique sans pouvoir inférer sur les causes des changements (Bacouillard *et al.*, 2020). L'échantillonnage simultané de plusieurs stations réparties dans la zone d'intérêt permet d'étudier les changements temporels survenant à différentes échelles interconnectées : (1) à l'échelle d'une station, où les processus locaux peuvent déterminer la composition des communautés (changements sédimentaires, pressions anthropiques locales), et (2) à l'échelle d'un groupe de stations ayant une composition similaire (appelées ci-après assemblages), où les processus opérant à plus grande échelle peuvent déterminer la variabilité temporelle (climat, perturbations anthropiques diffuses et chroniques).

Malgré le fait que la perte de diversité menace le fonctionnement des écosystèmes, les changements induits par l'homme n'impacte pas systématiquement la diversité. Par exemple, des changements substantiels dans la composition et la structure des espèces dans l'espace et le temps peuvent ne pas entraîner systématiquement des changements proportionnels concernant la diversité α (Whittaker, 1972 ; Dornelas *et al.*, 2014) et la fonctionnalité (McLean *et al.*, 2019 ; de Sousa Gomes-Gonçalves *et al.*, 2020). L'étude de la variabilité temporelle des assemblages benthiques par l'analyse de la composition et de la structure sont par conséquent limitée en ce qui concerne les considérations fonctionnelles. Dans ce contexte, l'approche basée sur les traits fonctionnels offre un cadre intégratif complémentaire pour relier les changements en terme de biodiversité à leurs conséquences fonctionnelles (Suding *et al.*, 2008 ; Boyé *et al.*, 2019). Les études combinant les évaluations de la composition, de la structure et du fonctionnement des assemblages



à une échelle multidimensionnelle permettent de détecter les différentes réponses de la faune (McLean *et al.*, 2019).

La détection de potentiels changements dans la distribution des espèces et la composition des assemblages, qui peuvent être utiles en matière de surveillance et de conservation (Desroy *et al.*, 2002 ; Schückel *et al.*, 2013 ; Veiga *et al.*, 2017), nécessite l'établissement de connaissances historique. Sur les côtes françaises de la Manche, les études scientifiques se sont largement concentrées sur les communautés benthiques des principales baies et estuaires côtiers (Desroy *et al.*, 2002). Dans la baie de Saint-Brieuc (Manche occidentale), où les habitats intertidaux sont partiellement protégés depuis 1998 par une Réserve naturelle nationale, l'analyse des changements diachroniques des assemblages benthiques n'a pas été mise à jour depuis 20 ans (Gros et Hamon, 1988 ; Bonnot-Courtois et Dreau, 2002 ; Le Mao *et al.*, 2002). Des études antérieures ont souligné le lien étroit entre les ressources benthiques et les limicoles qui se nourrissent de macro-invertébrés (Ponsero *et al.*, 2011 ; Sturbois *et al.*, 2015 ; Ponsero *et al.*, 2016) et justifient l'importance pour les gestionnaires d'étudier et de conserver les habitats benthiques. Après deux décennies, une analyse des assemblages benthiques utilisant les mêmes protocoles que ceux utilisés par le passé est nécessaire pour évaluer les changements temporels des habitats intertidaux. Cette approche est essentielle pour fournir aux décideurs et aux gestionnaires des connaissances actualisées sur l'évolution de la composition, de la structure et du fonctionnement des assemblages benthiques.

Cette étude, fondée sur un suivi à long terme de la macrofaune benthique des substrat meubles intertidaux en baie de Saint-Brieuc, vise à analyser la variabilité taxonomique et fonctionnelle des communautés benthiques au cours des 30 dernières années à différentes échelles spatiales à partir de 42 stations échantillonnées en 1987, 2001 et 2019. L'approche se concentre sur l'analyse des trajectoires écologiques par l'utilisation de la méthode *Community Trajectory Analysis* (CTA) (De Cáceres *et al.* (2019), Sturbois *et al.* (2021)). Les résultats sont discutés au regard des facteurs environnementaux et anthropiques potentiels, de l'importance des stratégies d'acquisition des données à long-terme, et des bénéfices potentiels liées à la présence de la Réserve naturelle nationale de la baie de Saint-Brieuc sur la zone d'étude.





2

Matériels et Méthodes



Réserve Naturelle Nationale de la Baie de Saint-Brieuc

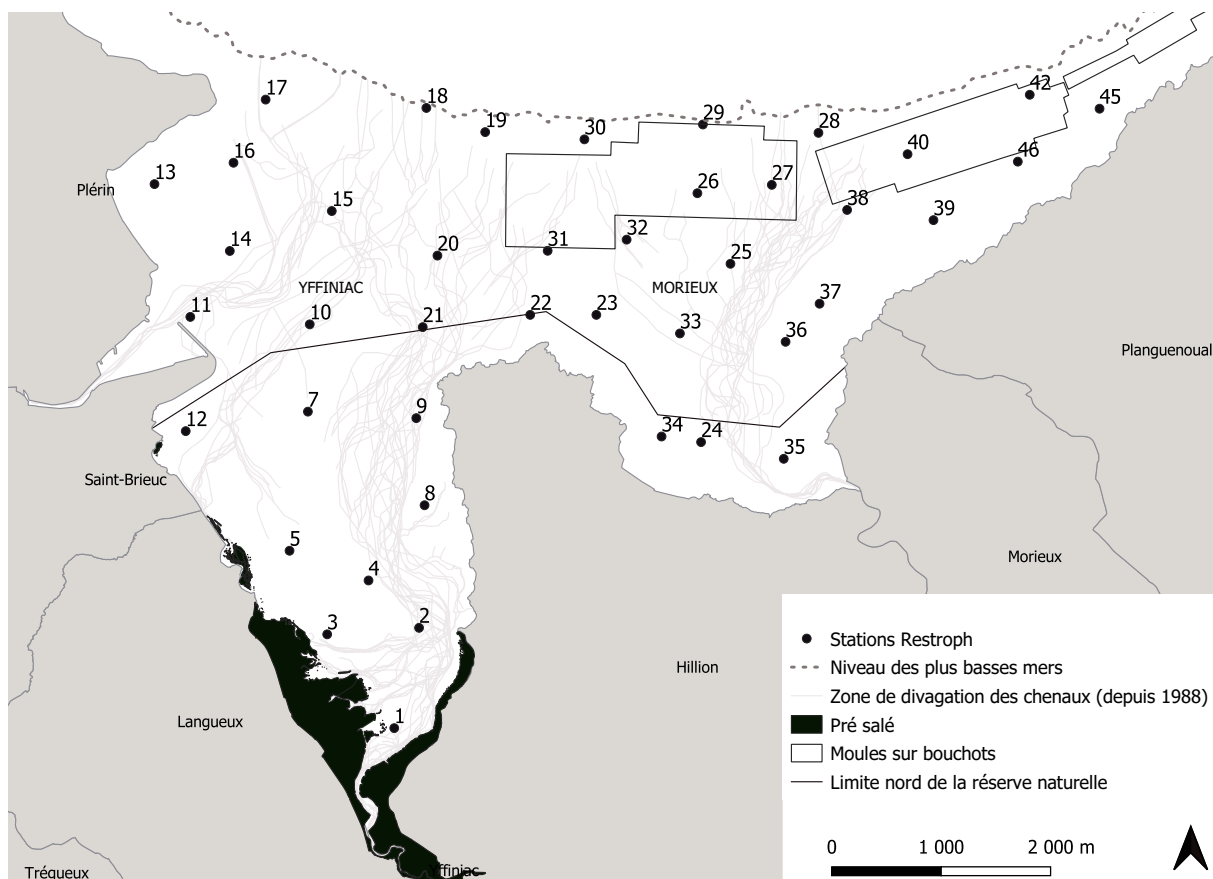


Fig. 1- Localisation de la zone d'étude et stratégie d'échantillonnage. Les points noirs correspondent aux 42 stations du programme de recherche ResTroph échantillonnées en 1987, 2001 et 2019. La limite Nord de la réserve naturelle est indiquée par une ligne noire et les bouchots à moules par des polygones.

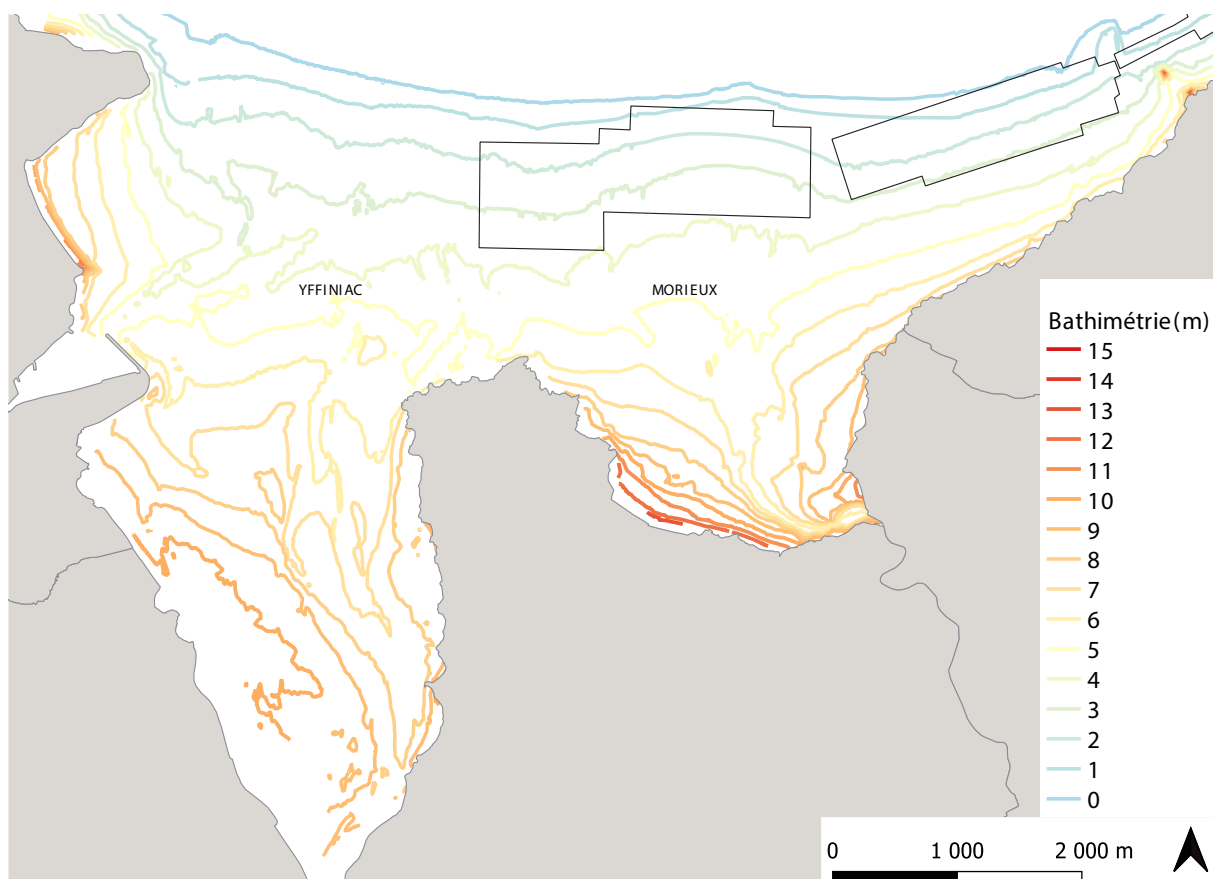


Fig. 2- Bathymétrie de la zone d'étude. Les isolignes sont colorées en fonction de l'altitude, du haut (rouge) au niveau bas de l'estran (bleu). Les bouchots à moules sont représentés par des polygones.

2.1 Site d'étude

Cette étude a été réalisée en baie de Saint-Brieuc (Manche, France) (Figure 1). La zone d'étude comprend environ 2900 ha d'estran divisés en deux anses (Yffiniac et Morieux) principalement dominées par des sables fins à moyens. Les parties les plus abritées sont colonisées par un pré salé en haut d'estran (Sturbois et Bioret, 2019). La baie est sous l'influence d'un régime de marée mégatidal. Le marnage varie entre 4 m lors des marées de mortes-eaux et près de 13 m lors des marées de vives-eaux (Figure 2). La divagation des chenaux est particulièrement importante, notamment sur les bas niveaux (Annexe A). Une grande partie de la baie (1140 ha) est incluse dans le périmètre de la Réserve naturelle nationale de la baie de Saint-Brieuc, créée en 1998 pour protéger les populations d'oiseaux migrateurs et hivernants (Figure 1). Diverses pressions anthropiques sont recensées sur la zone d'étude : extraction de sédiments ($1000 \text{ m}^3 \cdot \text{an}^{-1}$, autour des stations 3 et 5) menée jusqu'en 2004 et dépôts de sédiments vaseux (près de la station 11) dragués dans le port de Saint-Brieuc depuis 2004 ($120\,000 \text{ m}^3 \cdot \text{an}^{-1}$). La baie souffre également du phénomène d'eutrophisation, entraînant de fortes proliférations de macroalgues lors d'épisodes cycliques de marées vertes (Charlier *et al.*, 2007 ; Gravier, 2012). La pêche professionnelle (*Cerastoderma edule*) et récréative (*Cerastoderma edule*, *Pecten maximus*, *Arenicola marina*) est une activité importante depuis plusieurs décennies, notamment dans l'anse d'Yffiniac. Dans le niveau inférieur de l'anse de Morieux, la mytiliculture sur bouchots (Figure 1) a augmenté au cours de la période d'étude, passant de 277 ha en 1987 à 386 ha en 2001 et 312 ha en 2019.



2.2 Echantillonnage

La macrofaune benthique a été échantillonnée pendant l'hiver (mars) en 1987, 2001 et 2019 sur 42 stations, en suivant la grille d'échantillonnage (Figure 1) et le protocole défini en 1987 par Gros et Hamon (1988). Sur chaque site, quatre répliqués ont été collectés pour l'analyse du macrobenthos à l'aide d'un carottier à main de $1/32 \text{ m}^2$ (diamètre : 20 cm), à une profondeur de 25 cm. Le contenu des carottes a été délicatement tamisé sur place à travers un tamis à maille carrée de 1 mm. Le matériel retenu a été conservé pour analyse dans une solution de formaldéhyde tamponnée à 5%.

La densité par m^2 d'*Arenicola marina*, espèce difficile à échantillonner avec un carottier, a été estimée visuellement en comptant les tortillons sur chaque station au sein de 10 quadrats de 1 m^2 . Une description visuelle du type de sédiment a été enregistrée et deux échantillons de sédiments ont été prélevés (carottiers de diamètre 5 cm, profondeur 5 cm) et ont ensuite été analysés pour mesurer la distribution granulométrique ainsi que les teneurs en eau et en matière organique. Les répliqués ont été collectés à une distance maximum de 2 m sur chaque station (GPS Etrex Garmin).



2.3 Laboratoire

La macrofaune benthique a été identifiée au niveau le plus bas possible (généralement au niveau de l'espèce) et comptée. Les abondances ont été exprimées en densités par mètre carré. Les taxons ont été nommés en cohérence avec le World Register of Marine Species (WoRMS Editorial Board, 2020).

Pour l'analyse granulométrique, les sédiments ont été dessalés à l'eau douce et laissés décanter pendant 48 h avant d'être séchés à 60°C pendant 48 h, tamisés à travers des tamis standards AFNOR (40 à 25000 µm), et pesés. Les teneurs en eau et en matière organique ont été respectivement déterminées après séchage (60°C pendant 48 h) et combustion des sédiments à 550 °C pendant 4 h (Hedges et Stern, 1984 ; Salonen, 1979).



Sigalion mathildae est un annelide polychète très présent sur le site d'étude.

2.4 Traits fonctionnels

Le jeu de données fonctionnels est composé de six traits comprenant 23 catégories (Annexe B). Ces traits caractérisent la morphologie (taille du corps, flexibilité, fragilité) et le comportement [comportement alimentaire, habitude de vie, tolérance, (Degen et Faulwetter, 2019)]. Cet ensemble de traits est lié à la vulnérabilité des espèces aux perturbations mécaniques (associées à l'activité de pêche récréative et professionnelle et à la circulation des véhicules) et à l'enrichissement organique (tolérance). Ces traits ont été choisis pour analyser les changements fonctionnels de la communauté, en relation avec les principales pressions identifiées sur la zone d'étude. Les informations ont été extraites de la littérature sur des taxons spécifiques, des connaissances d'experts et de trois bases de données accessibles au public : polytraits (<http://polytraits.lifewatchgreece.eu>), le World Register of Marine Species (WoRMS Editorial Board, 2020) et le Biological Trait Information Catalogue (BIOTIC, <http://www.marlin.ac.uk/biotic/>). Des scores ont été attribués aux espèces en fonction de leur affinité avec chaque catégorie de traits, à l'aide d'un codage flou allant de 0 (aucune affinité) à 3 [forte affinité (Chevene *et al.*, 1994)]. Des valeurs de traits pondérées par la communauté (CWM) ont été calculées pour caractériser la structure fonctionnelle.

2.5 Analyse

Les données recueillies en 1987, 2001 et 2019 ont été analysées pour suivre les changements taxonomiques et fonctionnels. Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec R 4.0 (R Development Core Team, 2020).

2.5.1 Sédiment

La description granulométrique des sédiments a été réalisée avec le package R *G2Sd* (Fournier *et al.*, 2014). Dix paramètres sédimentaires ont été sélectionnés: teneur en eau (H₂O), teneur en matière organique (OMC), moyenne arithmétique, médiane (d₅₀), gravier (> 2mm), sable grossier (1mm à 250 µm), sable fin (250 à 125 µm), sable très fin (125 à 63 µm), et teneur en vase (<63µm). Les sables fins et très fins représentent la classe granulométrique dominante dans la zone d'étude (Bonnot-Courtois et Dreau, 2002 ; Gros et Hamon, 1988).



2.5.2 α -diversity taxonomique

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

2.5.3 Assemblages benthiques

Une classification ascendante hiérarchique (CAH) a été réalisée pour distinguer les assemblages benthiques (i.e. groupes de sites) à chaque campagne en utilisant la distance de Hellinger entre chaque paire d'échantillons (Legendre et Gallagher, 2001) et en appliquant la méthode de Ward. La méthode *Indicator value* (Indval) a été appliquée pour caractériser les assemblages (Dufrene et Legendre, 1997).

2.5.4 Trajectoires taxonomiques et fonctionnelles

Des Analyses en Composantes Principales (ACP) ont été réalisées sur les données transformées (Hellinger) et suivies d'une analyse CTA. La CTA est fondée sur l'analyse des propriétés géométriques des trajectoires écologiques au sein d'un espace multivarié pré-défini (Ω) (De Cáceres *et al.*, 2019). L'outil initial et son récent développement (Sturbois *et al.*, 2021) ont été utilisés pour étudier et représenter les changements temporels à l'échelle stationnelle en intégrant l'ensemble des dimensions de l'espace multivarié. Un ensemble de métriques fondées sur les distances mesurées au sein d' Ω a été calculé. La longueur du segment (*segment length*) représente, pour une station, la distance entre deux relevés consécutifs. S1 informe sur les changements entre 1987 et 2001, et S2 entre 2001 et 2019. Le trajectory path représente la somme des longueurs des segments (S1+S2). Le *net change* a été calculé pour analyser les trajectoires entre 1987 et 2019, en considérant l'ensemble des données de 1987 comme un état initial (c'est-à-dire le premier état écologique de la série chronologique). Le *net change* renseigne le changement global survenu au cours de l'ensemble de la période d'étude. Le *net change ratio* représente le rapport entre le *net change* et le trajectory path. Il informe sur la rectitude des trajectoires. Les patrons de retour à l'état initial ou d'éloignement (RDT) ont été identifiés en soustrayant le *net change* n-1 au *net change* n (Sturbois *et al.*, 2021).

De Cáceres *et al.* (2019) ont développé une approche pour définir la ressemblance des trajectoires basée sur la géométrie incluant la forme, la taille, la direction et la position des trajectoires par rapport à la ressemblance entre toutes les observations appartenant à une même trajectoire. Les dissimilarités entre les trajectoires écologiques ont été calculées pour tester leur ressemblance (De Cáceres *et al.*, 2019) et souligner de potentiel patron spatiaux en fonction des clusters identifiés par CAH. La méthode *Indicator value* (Dufrene et Legendre, 1997) a été appliquée aux groupes de trajectoires taxonomiques pour tester les différences entre 1987, 2001 et 2019. La contribution relative des traits fonctionnels entre a été comparée pour chaque cluster de trajectoire fonctionnelle (1987-2019) et à l'échelle de l'ensemble de la zone d'étude (1987-2001-2019).



3

Résultats



	1987	2001	2019	3 années
Richesse totale	50	53	85	133
Richesse moyenne	10.4 (sd=3.21)	10.8 (sd=5.23)	16.8 (sd=6.69)	
N Annélides	26	23	32	54
N Crustacés	13	19	35	45
N Echinodermes	1	2	1	2
N Mollusques	9	9	15	24
N Nemertes	0	0	1	1
N Plathelminthes	0	0	1	1
N Siponcles	1	0	0	1
N espèces constantes	7	4	12	
N espèces communs	5	13	12	
N espèces occasionnelles	13	11	11	
N espèces rares	25	25	50	
Abondance totale	34222	95991	50639	
Abondance moyenne	815 (sd=1617)	2286 (sd=4496)	1206 (sd=1530)	
Shannon (H)	1.62(sd=0.46)	1.46 (sd=0.76)	1.98 (sd=0.70)	
Simpson (D)	0.696(sd=0.153)	0.61 (sd=0.29)	0.74 (sd=0.21)	
Pielou (J)	0.704(sd=0.153)	0.65 (sd=0.29)	0.71 (sd=0.21)	

Tableau I: Description générale de la macrofaune

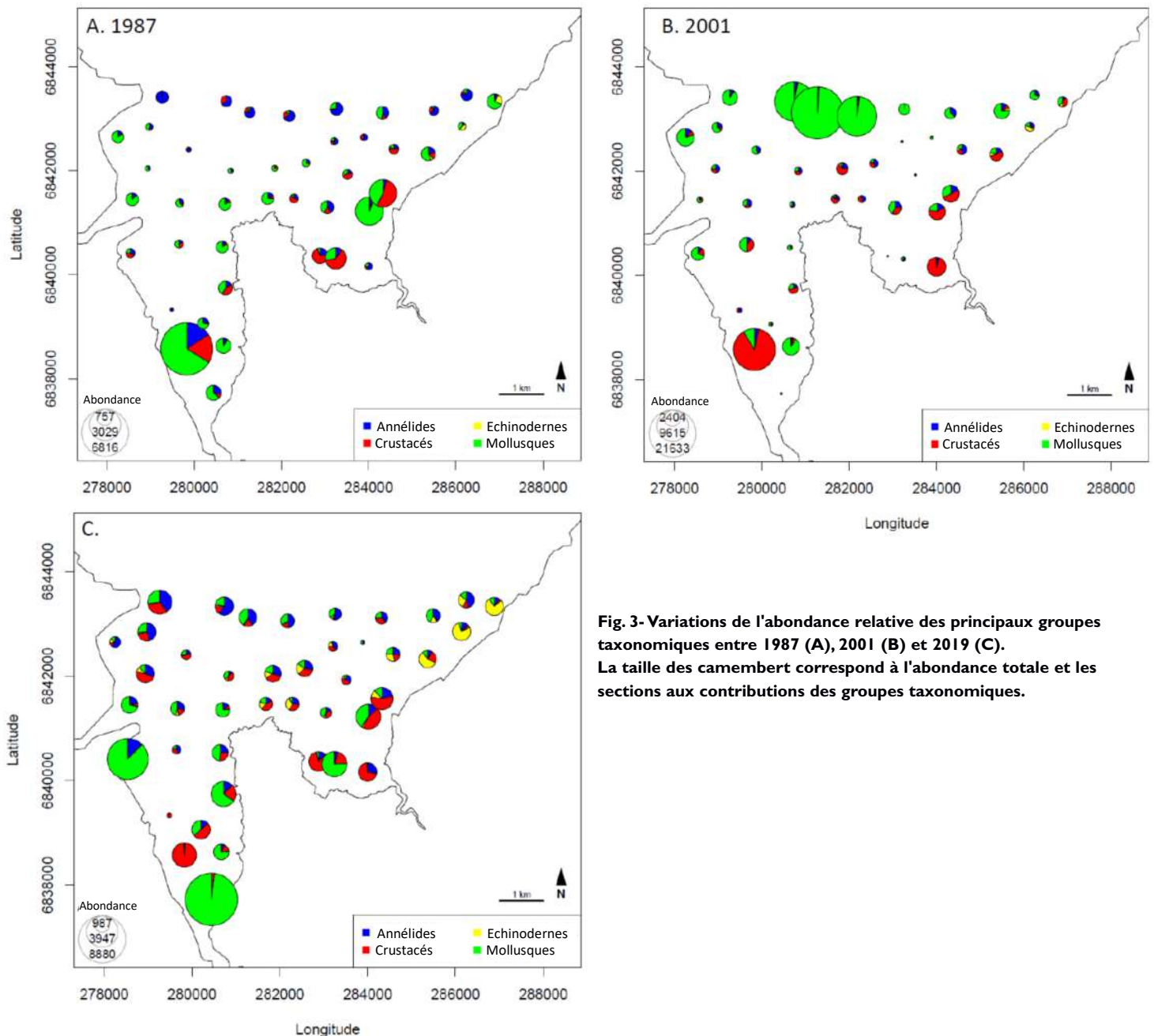


Fig. 3- Variations de l'abondance relative des principaux groupes taxonomiques entre 1987 (A), 2001 (B) et 2019 (C). La taille des camembert correspond à l'abondance totale et les sections aux contributions des groupes taxonomiques.

3.1 Description générale du sédiment

La zone d'étude est dominée par des sédiments fins aux trois dates d'échantillonnage : (moyennes arithmétiques = $144,4 \mu\text{m} \pm 52,5$, $135,9 \mu\text{m} \pm 44,9$ et $159,5 \mu\text{m} \pm 70,6$ en 1987, 2001 et 2019, respectivement). Le sable est la classe granulométrique la plus représentée au cours des trois dernières décennies : $97,0 \% \pm 1,9$, $98,5 \% \pm 4,1$ et $95,6 \% \pm 5,6$. La vase et le gravier sont moins représentés et se situaient respectivement entre $1,2 \% \pm 4,0$ et $3 \% \pm 5,5$, et $0,3 \% \pm 0,8$ et $1,4 \% \pm 5,0$. Dans l'ensemble, les sédiments superficiels de la zone d'étude se résument à des sables fins organisés le long d'un continuum de sables fins à très fins caractérisés par des variations locales des contributions en vase et gravier.

3.2 Description générale de la macrofaune

Le nombre de taxons observés à chaque campagne est variable (tableau I). Par rapport à 1987, 11 taxons n'ont pas été ré-observés et 14 taxons sont apparus en 2001, et 14 taxons n'ont pas été ré-observés et 46 taxons sont apparus en 2019. 36 taxons sont communs aux trois campagnes et représentent $95,5 \% \pm 2,9$ de l'abondance totale. Les polychètes, les crustacés et les mollusques sont dominants. Le nombre de taxons de ces trois groupes a augmenté au cours de la période d'étude. Les autres catégories contribuent à moins de 5 % de la richesse en taxons, à l'exception des échinodermes, qui représentent 8,26 % de l'abondance totale en 2019. La forte abondance totale observée en 2001 est due à une forte augmentation du mollusque *Donax vittatus* dans les niveaux bas de l'estran (Figure 3), responsable de 51,8% de l'abondance totale.

En 1987, la faune est dominée par les mollusques, à l'exception du bas d'estran, où les annélides constituent le groupe le plus nombreux (Figure 3). En 2019, la distribution entre les groupes taxonomiques est devenue plus équilibrée, surtout en bas d'estran, principalement en raison d'une augmentation de l'abondance des mollusques. L'abondance des crustacés a également augmenté dans la plupart de la zone d'étude et une nette extension de la distribution des échinodermes (*Acrocnida spatulispina*) a été observée dans la partie occidentale de la zone d'étude.

La richesse taxonomique augmente du haut vers le bas de l'estran alors que les abondances suivent une variation inverse (Tableau I). La densité, la richesse en taxons et la diversité (H, D) enregistrées intégrant l'ensemble des échantillons est variables dans l'espace et dans le temps. Par rapport à 1987, l'abondance ($815 \text{ ind.m}^{-2} \pm 1617$ contre $1206 \text{ ind.m}^{-2} \pm 1530$), la richesse en taxons ($10,42 \pm 3,21$ contre $16,80 \pm 6,69$) et la diversité des espèces ont légèrement augmenté en 2019.



Ass.	Indicator species	indval	p	Most numerous species	Mean.m ² ± se	N st	S	Abund	H	D	J
I-87	<i>Pygospio elegans</i>	0.857	0.0001	<i>Peringia ulvae</i>	1076.57 ± 958.91	7	8.29	1864.14	1.44	0.67	0.71
	<i>Hediste diversicolor</i>	0.714	0.0001	<i>Pygospio elegans</i>	260.57 ± 223.57		± 0.96	± 1410.00	± 0.15	± 0.05	± 0.07
	<i>Peringia ulvae</i>	0.714	0.0001	<i>Corophium arenarium</i>	194.29 ± 182.40						
	<i>Limecola balthica</i>	0.696	0.0001	<i>Limecola balthica</i>	148.57 ± 58.63						
	<i>Arenicola marina</i>	0.612	0.0003	<i>Bathyporeia pilosa</i>	98.29 ± 77.83						
II-87	<i>Macomangulus tenuis</i>	0.595	0.0001	<i>Macomangulus tenuis</i>	344.75 ± 152.13	16	9.63	537.56	1.45	0.63	0.65
	<i>Cerastoderma edule</i>	0.498	0.0026	<i>Cerastoderma edule</i>	59.94 ± 20.50		± 0.60	± 172.02	± 0.12	± 0.05	± 0.04
				<i>Nephtys hombergii</i>	25.50 ± 6.42						
				<i>Urothoe poseidonis</i>	19.50 ± 6.89						
			<i>Bathyporeia sarsi</i>	12.00 ± 3.72							
III-87	<i>Urothoe poseidonis</i>	0.502	0.0007	<i>Macomangulus tenuis</i>	238.4 ± 118.43	10	10.00	837.90	1.61	0.73	0.71
	<i>Acrocnida spatulispina</i>	0.486	0.0021	<i>Bathyporeia sarsi</i>	225.6 ± 101.72		± 0.70	± 265.84	± 0.09	± 0.02	± 0.03
				<i>Urothoe poseidonis</i>	163.2 ± 61.37						
				<i>Acrocnida spatulispina</i>	36.8 ± 19.93						
			<i>Nephtys hombergii</i>	35.2 ± 12.97							
IV-87	<i>Scoloplos armiger</i>	0.947	0.0001	<i>Polycirrus medusa</i>	92.556 ± 32.18	9	14.00	465.89	2.07	0.81	0.79
	<i>Chaetozone gibber</i>	0.889	0.0001	<i>Magelona mirabilis</i>	71.333 ± 21.28		± 1.13	± 45.52	± 0.13	± 0.03	± 0.03
	<i>Polycirrus medusa</i>	0.763	0.0001	<i>Chaetozone gibber</i>	53.333 ± 17.44						
	<i>Magelona filiformis</i>	0.667	0.0001	<i>Fabulina fabula</i>	41.778 ± 25.11						
	<i>Magelona mirabilis</i>	0.613	0.0002	<i>Bathyporeia sarsi</i>	34.667 ± 16.71						
I-01	<i>Peringia ulvae</i>	0.713	0.0002	<i>Corophium arenarium</i>	1371.33 ± 1371.33	9	6.89	2630.33	1.10	0.53	0.58
	<i>Cerastoderma edule</i>	0.390	0.0179	<i>Peringia ulvae</i>	405.56 ± 179.62		± 1.33	± 1487.69	± 0.23	± 0.10	± 0.12
	<i>Eurydice affinis</i>	0.351	0.0184	<i>Bathyporeia sarsi</i>	297.78 ± 297.78						
	<i>Pygospio elegans</i>	0.344	0.0287	<i>Cerastoderma edule</i>	180.44 ± 100.01						
			<i>Macomangulus tenuis</i>	128.89 ± 88.14							
II-01	<i>Macomangulus tenuis</i>	0.544	0.0001	<i>Macomangulus tenuis</i>	382.07 ± 116.231	15	9.73	874.20	1.54	0.69	0.74
	<i>Lekanesphaera levii</i>	0.333	0.0142	<i>Urothoe poseidonis</i>	112.67 ± 51.27		± 1.19	± 206.65	± 0.11	± 0.04	± 0.05
	<i>Bathyporeia tenuipes</i>	0.283	0.0335	<i>Cumospsis fagei</i>	72.87 ± 42.31						
				<i>Spiophanes bombyx</i>	57.73 ± 17.96						
			<i>Nephtys hombergii</i>	45.00 ± 11.32							
III-01	<i>Acrocnida spatulispina</i>	0.870	0.0001	<i>Urothoe poseidonis</i>	122.70 ± 30.46	10	15.40	740.10	2.33	0.87	0.86
	<i>Eocuma dollfusi</i>	0.692	0.0001	<i>Macomangulus tenuis</i>	94.60 ± 26.62		± 0.75	± 96.79	± 0.06	± 0.01	± 0.02
	<i>Sigalion mathildae</i>	0.622	0.0001	<i>Acrocnida spatulispina</i>	74.40 ± 27.36						
	<i>Urothoe poseidonis</i>	0.581	0.0001	<i>Eocuma dollfusi</i>	56.20 ± 22.26						
	<i>Malmgrenia arenicolae</i>	0.524	0.0008	<i>Cumospsis fagei</i>	37.20 ± 10.64						
IV-01	<i>Donax vittatus</i>	0.863	0.0001	<i>Donax vittatus</i>	6175.63 ± 2846.18	8	11.38	6475.50	0.61	0.25	0.30
				<i>Magelona mirabilis</i>	52.25 ± 24.80		± 2.24	± 2880.00	± 0.19	± 0.09	± 0.08
				<i>Macomangulus tenuis</i>	31.00 ± 12.14						
				<i>Sigalion mathildae</i>	22.50 ± 6.75						
				<i>Polycirrus medusa</i>	19.75 ± 13.64						
I-19	<i>Peringia ulvae</i>	0.955	0.0001	<i>Peringia ulvae</i>	4437.33 ± 2503.19	3	11.67	5126.80	0.98	0.41	0.39
	<i>Limecola balthica</i>	0.877	0.0010	<i>Macomangulus tenuis</i>	181.33 ± 90.78		± 3.53	± 2396.89	± 0.50	± 0.22	± 0.19
				<i>Pygospio elegans</i>	157.33 ± 157.33						
				<i>Cerastoderma edule</i>	88.00 ± 84.03						
			<i>Corophium arenarium</i>	72.00 ± 46.88							
II-19	<i>Urothoe poseidonis</i>	0.510	0.0004	<i>Macomangulus tenuis</i>	410.667 ± 137.42	12	14.67	1135.00	1.80	0.72	0.67
	<i>Macomangulus tenuis</i>	0.451	0.0019	<i>Urothoe poseidonis</i>	194.000 ± 73.74		± 0.82	± 198.53	± 0.13	± 0.04	± 0.04
	<i>Cerastoderma edule</i>	0.451	0.0287	<i>Bathyporeia sarsi</i>	144.667 ± 79.88						
				<i>Cerastoderma edule</i>	94.000 ± 27.35						
			<i>Spio martinensis</i>	44.667 ± 17.04							
III-19	<i>Acrocnida spatulispina</i>	0.629	0.0001	<i>Acrocnida spatulispina</i>	324.80 ± 307.86	10	18.30	825.04	2.07	0.76	0.71
	<i>Kurtiella bidentata</i>	0.62	0.0001	<i>Kurtiella bidentata</i>	66.40 ± 33.742		± 1.69	± 86.42	± 0.20	± 0.06	± 0.06
	<i>Malmgrenia marphysae</i>	0.617	0.0079	<i>Bathyporeia elegans</i>	49.60 ± 52.092						
	<i>Polycirrus medusa</i>	0.497	0.0007	<i>Polycirrus medusa</i>	48.00 ± 38.088						
	<i>Bathyporeia elegans</i>	0.496	0.0125	<i>Cumospsis longipes</i>	45.60 ± 68.201						
IV-19	<i>Magelona mirabilis</i>	0.595	0.0001	<i>Donax vittatus</i>	81.71 ± 31.58	14	20.50	730.37	2.49	0.88	0.85
	<i>Donax vittatus</i>	0.505	0.0109	<i>Magelona mirabilis</i>	68.00 ± 15.68		± 2.00	± 128.38	± 0.12	± 0.01	± 0.02
	<i>Aponuphis bilineata</i>	0.500	0.005	<i>Acrocnida spatulispina</i>	46.28 ± 15.69						
	<i>Scoloplos armiger</i>	0.486	0.0271	<i>Pseudocuma longicorne</i>	45.71 ± 34.59						
			<i>Polycirrus medusa</i>	43.42 ± 16.49							
V-19	<i>Eurydice affinis</i>	1.000	0.0004	<i>Bathyporeia pilosa</i>	818.67 ± 500.23	3	7.33	1053.10	0.98	0.47	0.54
	<i>Eurydice pulchra</i>	0.905	0.0004	<i>Scolecopsis squamata</i>	85.33 ± 85.33		± 2.03	± 540.33	± 0.28	± 0.15	± 0.17
	<i>Bathyporeia pilosa</i>	0.714	0.0003	<i>Eurydice pulchra</i>	64.00 ± 25.72						
				<i>Nemertea</i>	18.67 ± 14.85						
			<i>Eurydice affinis</i>	10.67 ± 2.67							

Tableau II: Caractéristiques des assemblages identifiés par la classification ascendante hiérarchique en 1987, 2001 et 2019 : assemblages (Ass), nombre de stations (N st), richesse taxonomique (S), densité moyenne par m² (M Dens), indice de Shannon-Weaver (H), indice de Simpson (D) et régularité de Pielou (J) (± = erreur standard). La distribution des espèces utilisées pour décrire les assemblages est détaillée en annexe C.

3.3 Assemblages benthiques

La CAH sépare quatre clusters en 1987 et 2001 et cinq clusters en 2019. Principalement influencées par la bathymétrie (Figure 2), la distribution et la structuration des assemblages est stable du haut vers le bas de l'estran, malgré l'extension au sud-ouest de l'assemblage IV, et l'apparition d'un nouvel assemblage en 2019 (Figure 4).

L'assemblage I, situé dans les sables vaseux de la partie supérieure du plateau, est caractérisé par *Pygospio elegans* en 1987, et *Peringia ulvae* en 2001 et 2019 (premier rang indval, Tableau II). *P. ulvae* est dominante en 1987 et 2019, alors que *Corophium arenarium* était l'espèce la plus abondante en 2001.

L'assemblage II, associé au sable très fin à fin sur la moitié haute de l'estran est caractérisé par *Macomangulus tenuis* en 1987 et 2019 et *Urothoe poseidonis* en 2019. *M. tenuis* est resté l'espèce la plus abondante au fil du temps.

L'assemblage III, présent dans les sables très fins à fins de la moitié inférieure de l'estran, est caractérisé par *U. poseidonis* en 1987 et *Acrocnida spatulispina* en 2001 et 2019. Cet assemblage est dominé par *M. tenuis* en 1987, *U. poseidonis* en 2001, et *A. spatulispina* en 2019.

L'assemblage IV, associé à des sables principalement situés en bas d'estran, est caractérisé par *Scoloplos armiger* en 1987, *Donax vittatus* en 2001 et *Magelona mirabilis* en 2019. Il est dominé par *P. medusa* en 1987 et *D. vittatus* en 2001 et 2019.

Un nouvel assemblage (V) a été identifié en 2019, dans la partie supérieure de l'estran, sur des bancs de sables mobiles associés à des apports de sable importants. *Eurydice affinis* caractérise cet assemblage et *Bathyporeia pilosa* est l'espèce qui y est la plus abondante. Les cartes de distribution des espèces utilisées pour décrire les assemblages (tableau II) sont détaillées en annexe C.

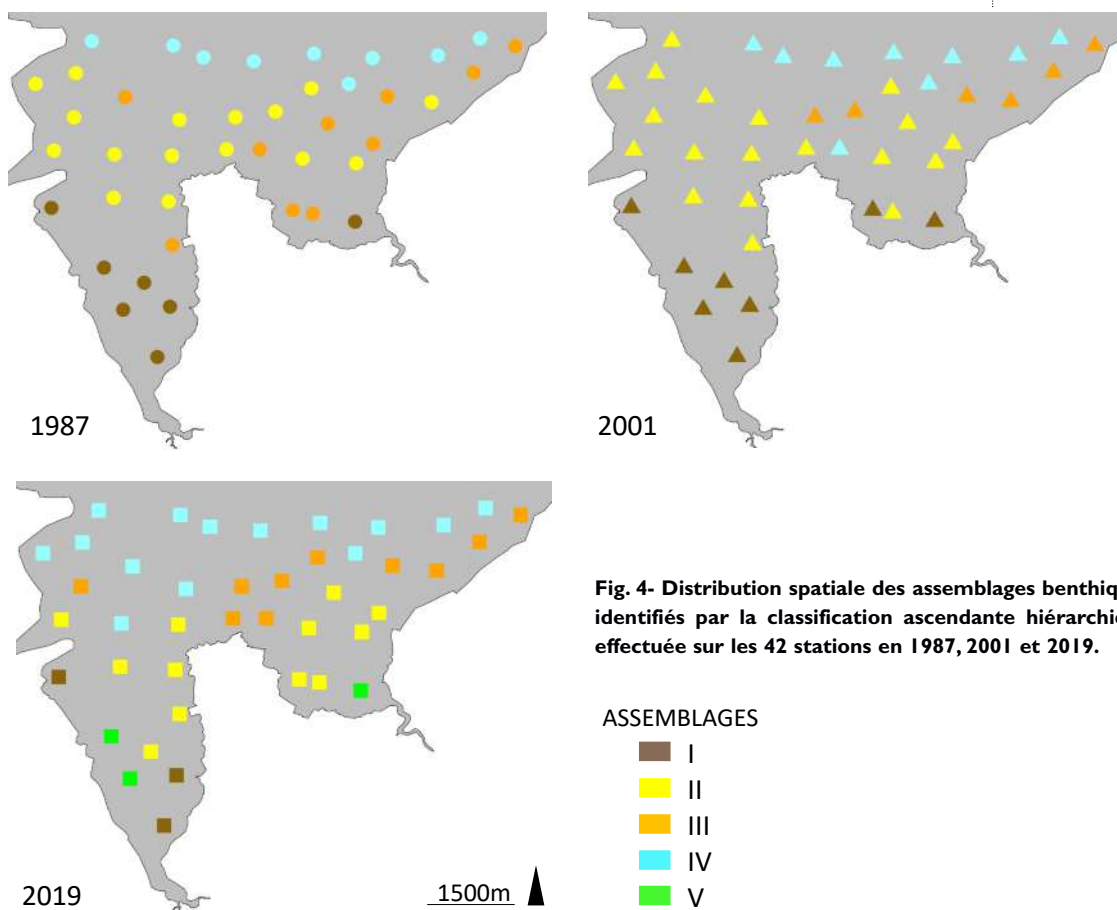
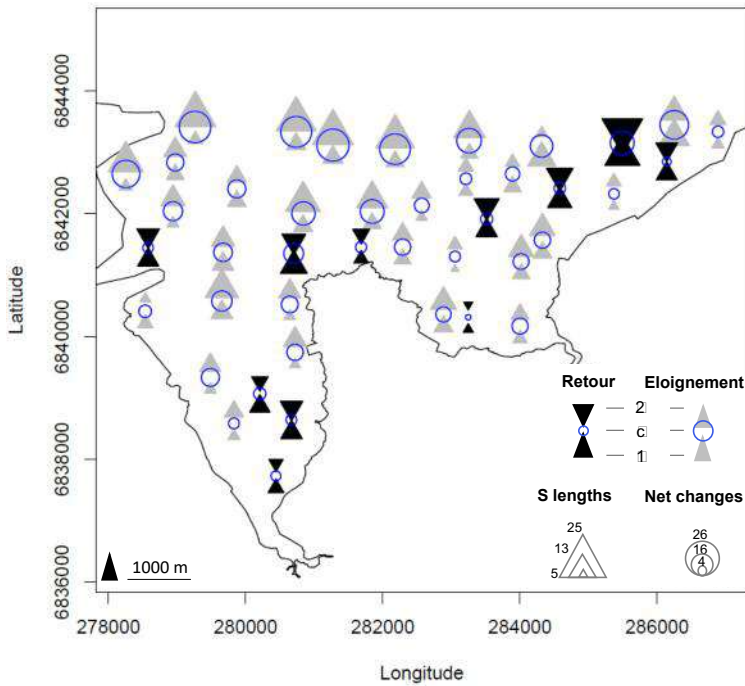
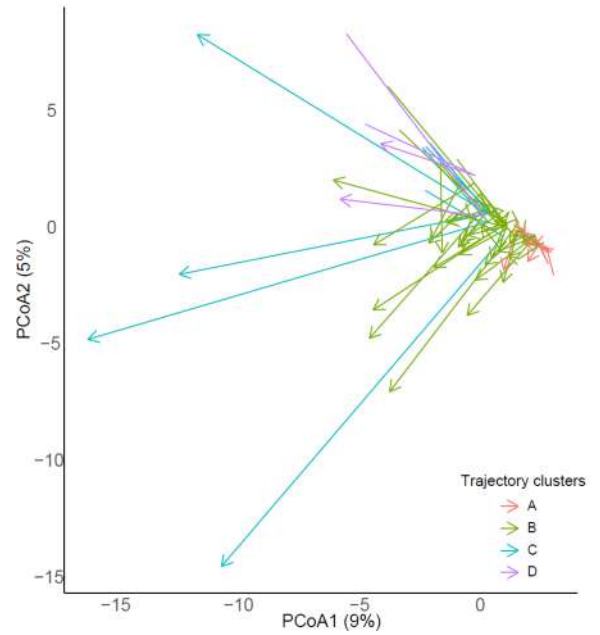


Fig. 4- Distribution spatiale des assemblages benthiques identifiés par la classification ascendante hiérarchique effectuée sur les 42 stations en 1987, 2001 et 2019.

A. Trajectoires taxonomiques



B. Diagramme d'ordination



C. Distribution des clusters de trajectoires

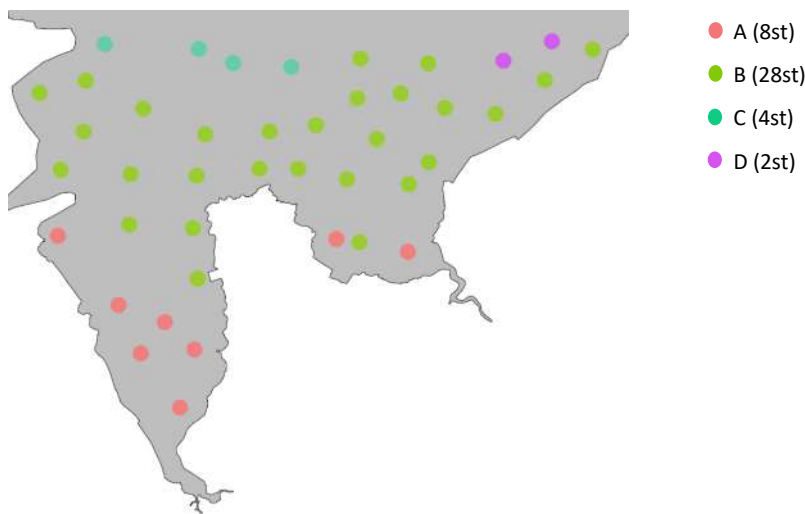


Fig. 5- Trajectoires taxonomiques.

A. : Cartes des trajectoires. Les métriques basées sur la distance sont représentées par des symboles circulaires et triangulaires. Les *net changes* sont représentés par des cercles bleus entre 1987 et 2019. Les triangles du bas représentent le segment de trajectoire S1 (1987 à 2001) et ceux du haut S2 (2001 à 2019). La taille des symboles correspond aux longueurs. Pour les triangles, les couleurs sont utilisées pour distinguer les trajectoires de retour à l'état initial (noir) des trajectoires d'éloignement (gris).

B. : Diagramme d'ordination. Les trois états écologiques de chaque station ont été reliés par des flèches afin de représenter l'ensemble de la trajectoire. Chaque trajectoire a été colorée en fonction des groupes de trajectoires taxonomiques définis par la classification ascendante hiérarchique sur la matrice de similarité des trajectoires.

C. : Localisation des groupes de trajectoires dans la zone d'étude.

3.4 Trajectoires

3.4.1 Trajectoires taxonomiques

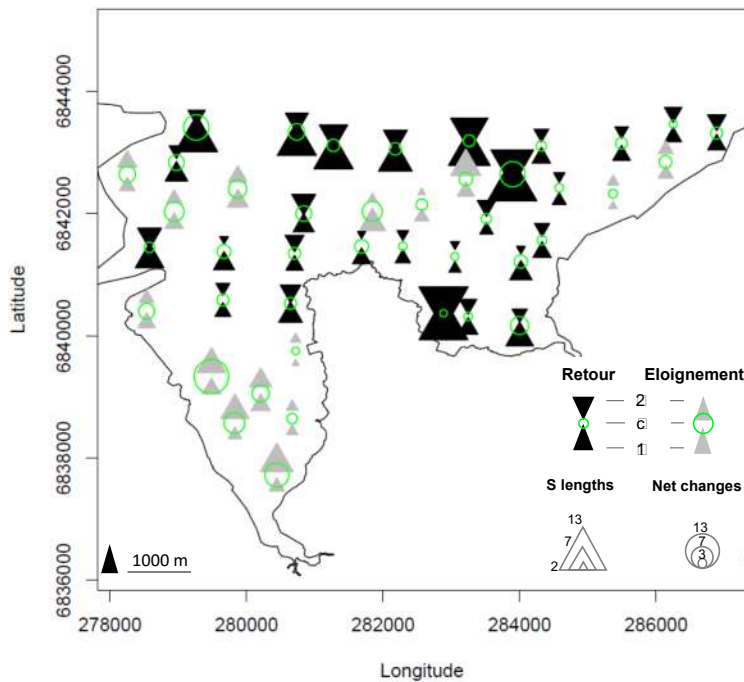
La période 1987-2001 est caractérisée par des changements moins importants (longueurs totales S1 = 453,05, moyenne = $10,79 \pm 3,46$) que la seconde [longueurs totales S2 = 582,34, moyenne = $13,87 \pm 5,56$ (figure 5, A)]. Les valeurs de *net change* les plus importantes sont observées en bas d'estran, où huit stations concentrent 31 % des changements (179,24). Une corrélation positive ($0,529$, $p=0,0002$) est observée entre le *net change* et la bathymétrie. Le RDT est positif pour 31 sites (71,43%) et négatif pour 11 sites, montrant une dynamique globale d'éloignement par rapport à l'état taxonomique initial défini en 1987. Le *net change* total (582,34) ne représente que 56 % de la trajectoire totale (1035,39). Ce faible *net change ratio* ($53,14 \% \pm 0,12$) indique des changements de direction significatifs (c'est-à-dire des groupes d'espèces responsable des changements) dans l'espace multivarié entre 1987-2001 et 2001-2019 pour les trajectoires d'éloignement, et est également influencé par les trajectoires de retour à l'état initial observé sur certaines stations.

La CAH réalisée sur la matrice de similarité des trajectoires (analyse CTA) sépare quatre principaux groupes de trajectoires taxonomiques (Figure 5, B et C). Le cluster A est composé de 8 stations situées dans la partie abritée et décrit l'évolution d'un assemblage caractérisé par *P. elegans* en 1987 et *B. pilosa* en 2019 et dominé par *P. ulvae* en 1987 et 2019 et *C. arenarium* en 2001. Le cluster B, groupe le plus répandu (28 stations), est caractérisé par *M. tenuis* en 1987, *U. poseidonis* en 2001 et *E. dofusii* en 2019. *M. tenuis* est resté l'espèce la plus abondante lors des trois campagnes. Le cluster C (NC=25,06 \pm ,38 ; TP=35,33 \pm 0,83) et D (NC=20,78 \pm 1,91 ; TP=40,65 \pm 5,28) sont caractérisés par des valeurs de *net change* et de trajectory path plus importantes par rapport au cluster A (NC=10,49 \pm 0,83 ; TP=21,20 \pm 1,43) et B (NC=12,74 \pm 0,81 ; TP=23,94 \pm 1,11), mais concerne un nombre plus limité de trajectoires (14 % des stations). Le cluster C regroupe 4 stations situées au nord-ouest, caractérisées par *C. gibber* lors des trois campagnes et dominées par *P. medusa* en 1987 et *D. vittatus* en 2001 et 2019. Le cluster D qui regroupait seulement deux stations situées dans le bas d'estran à l'est, est caractérisé par *Bathyporeia guilliamsoniana* en 1987, *P. medusa* en 2001 et *Nucula nitidosa* en 2019. *Magelona mirabilis* est l'espèce la plus abondante en 1987 et 2019 et *D. vittatus* est dominant en 2001. Les cartes de distribution des espèces utilisées pour décrire les groupes de trajectoires taxonomiques (tableau III) sont détaillées en annexe C.

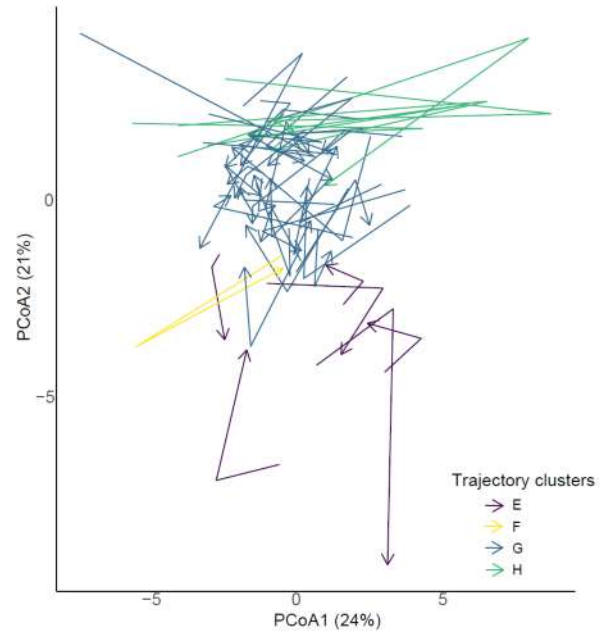
Tableau II: Caractéristiques groupes de trajectoires en 1987, 2001 et 2019. Les trajectoires taxonomiques sont colorées en fonction des groupes de trajectoires et décrites à l'aide des métriques de distance, moyenne \pm se (NC : net change, TP : trajectory path). La distribution des espèces utilisées pour décrire les groupes de trajectoires taxonomiques (Ind.sp. : espèces indicatives, 1st. Num. : deux premières espèces nombreuses) est détaillée en annexe C.

	A 8 st NC= 10.49 \pm 0.83 TP= 21.20 \pm 1.43		B 28 st NC= 12.74 \pm 0.81 TP= 23.94 \pm 1.11		C 4 st NC= 25.06 \pm 0.38 TP= 35.33 \pm 0.83		D 2st NC= 20.78 \pm 1.91 TP= 40.65 \pm 5.28	
1987	Ind. sp.	<i>Pygospio elegans</i> 0.750 / 0.0116 <i>Arenicola marina</i> 0.734 / 0.0018	<i>Macomangulus tenuis</i> 0.748 / 0.0001	<i>Chaetozone gibber</i> 0.701 / 0.0159	<i>Bathyporeia guilliamsoniana</i> 1.000 / 0.0011 <i>Pontocrates altamarinus</i> 1.000 / 0.0014			
	1st. Num.	<i>Peringia ulvae</i> 942.00 \pm 841.27 <i>Pygospio elegans</i> 228.00 \pm 196.34	<i>Macomangulus tenuis</i> 283.00 \pm 96.53 <i>Bathyporeia sarsi</i> 77.71 \pm 38.74	<i>Polycirrus medusa</i> 120.25 \pm 68.67 <i>Magelona mirabilis</i> 88.00 \pm 43.57	<i>Magelona mirabilis</i> 84.00 \pm 52.00 <i>Magelona filiformis</i> 56.00 \pm 16.00			
2001	Ind. sp.	<i>Peringia ulvae</i> 0.673 / 0.0206 <i>Eurydice affinis</i> 0.444 / 0.0367	<i>Urothoe poseidonis</i> 0.561 / 0.0075 <i>Macomangulus tenuis</i> 0.514 / 0.0035	<i>Chaetozone gibber</i> 0.669 / 0.0185 <i>Notomastus latericeus</i> 0.500 / 0.0084	<i>Polycirrus medusa</i> 0.622 / 0.0292 <i>Holothuria</i> spp. 0.500 / 0.0454			
	1st. Num.	<i>Corophium arenarium</i> 1542.75 \pm 1542.75 <i>Peringia ulvae</i> 336.63 \pm 188.07	<i>Macomangulus tenuis</i> 209.14 \pm 48.04 <i>Urothoe poseidonis</i> 106.18 \pm 29.61	<i>Donax vittatus</i> 11424.75 \pm 4404.48 <i>Macomangulus tenuis</i> 467.25 \pm 407.51	<i>Donax vittatus</i> 985.50 \pm 478.50 <i>Bathyporeia sarsi</i> 50.50 \pm 50.50			
2019	Ind. sp.	<i>Bathyporeia pilosa</i> 0.719 / 0.0047 <i>Corophium arenarium</i> 0.625 / 0.0132	<i>Eocuma dofusii</i> 0.571 / 0.0396	<i>Chaetozone gibber</i> 1 / 0.0001 <i>Nemertea</i> spp. 0.723 / 0.0009	<i>Nucula nitidosa</i> 0.670 / 0.0081 <i>Aponuphis bilineata</i> 0.623 / 0.0229			
	1st. Num.	<i>Peringia ulvae</i> 1667.00 \pm 1152.91 <i>Bathyporeia pilosa</i> 332.00 \pm 217.43	<i>Macomangulus tenuis</i> 176.00 \pm 68.66 <i>Acrocnida spatulispina</i> 133.44 \pm 43.81	<i>Donax vittatus</i> 194.00 \pm 83.03 <i>Pseudocuma longicorne</i> 136.00 \pm 118.07	<i>Magelona mirabilis</i> 176.00 \pm 16.00 <i>Acrocnida spatulispina</i> 168.00 \pm 64.00			

A. Trajectoires fonctionnelles



B. Diagramme d'ordination



C. Localisation of trajectory clusters

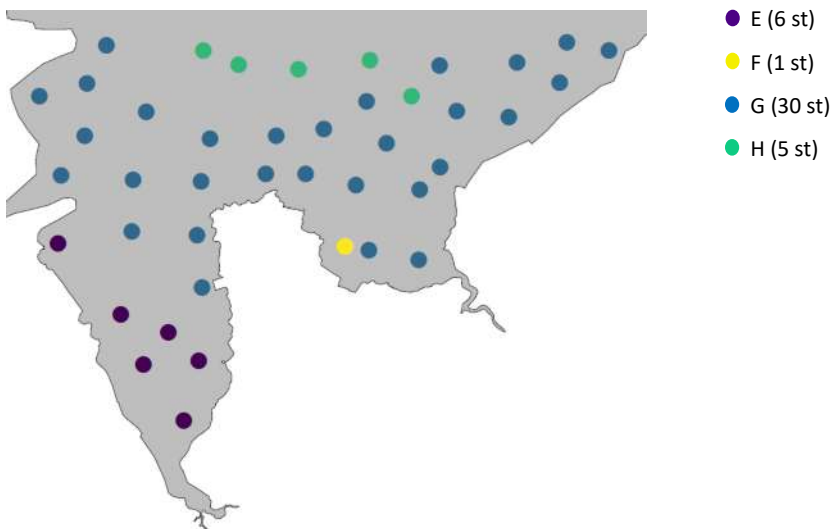


Fig. 6- Trajectoires fonctionnelles.

A. : Cartes des trajectoires. Les métriques basées sur la distance sont représentées par des symboles circulaires et triangulaires. Les *net changes* sont représentés par des cercles bleus entre 1987 et 2019. Les triangles du bas représentent le segment de trajectoire S1 (1987 à 2001) et ceux du haut S2 (2001 à 2019). La taille des symboles correspond aux longueurs. Pour les triangles, les couleurs sont utilisées pour distinguer les trajectoires de retour à l'état initial (noir) des trajectoires d'éloignement (gris).

B : Diagramme d'ordination. Les trois états écologiques de chaque station ont été reliés par des flèches afin de représenter l'ensemble de la trajectoire. Chaque trajectoire a été colorée en fonction des groupes de trajectoires fonctionnelles définis par la classification ascendante hiérarchique sur la matrice de similarité des trajectoires.

C. : Localisation des groupes de trajectoires dans la zone d'étude.

3.4.2 Trajectoires fonctionnelles

Les deux périodes présentent un niveau de variabilité fonctionnelle comparable à l'échelle de l'ensemble de la zone d'étude entre 1987 et 2001 ($net\ change=254,55, 6,06 \pm 2,88$) et 2001 et 2019 ($223,41, 5,32 \pm 2,61$). Sept stations concentrent 30 % (143,67) de la valeur $net\ change$ total, illustrant une grande variabilité fonctionnelle dans ces zones. Le RDT révèle des trajectoires de retour à l'état initial pour 25 stations (60 %), réparties uniformément dans la zone d'étude (figure 6, A). Le faible $net\ change\ ratio$ ($46,78\% \pm 0,11$) est influencé par les nombreuses trajectoires de retour à l'état initial.

La CAH effectuée sur la matrice de similarité des trajectoires sépare quatre principaux clusters (Figure 6, B et C). Le cluster E regroupe six stations situées dans les parties abritées et supérieures de l'estran et caractérisées par les valeurs de $net\ change$ les plus élevées ($7,50 \pm 1,27$) et modérées de trajectory path ($10,80 \pm 1,09$). Les trajectoires du cluster E se caractérisent principalement par une augmentation de la contribution des espèces très sensibles à l'enrichissement en matière organique, à mode de vie libre et de petite taille (figure 7). Le cluster F, qui ne concerne qu'une seule station, est caractérisé par la valeur de trajectory path la plus élevée (27,29) mais l'un des plus petits $net\ change$ (2,63) traduisant l'important retour à l'état initial opéré sur cette station entre 2001-2019. Le cluster G regroupe le plus grand nombre de stations (30 stations) caractérisé par des valeurs modérées de $net\ change$ ($4,66 \pm 0,28$) et de trajectory path ($9,53 \pm 0,48$). Ce cluster est caractérisé par des changements fonctionnels modérés, à l'exception d'un changement positif dans la contribution des espèces flexibles et de petite taille. Le cluster H regroupe cinq stations de bas d'estran caractérisées par une valeur élevée de trajectory path ($19,97 \pm 1,72$) et des $net\ changes$ modérés ($5,71 \pm 0,94$), en relation avec les trajectoires retour à l'état initial observées sur ces sites. Les changements fonctionnels observés au sein du cluster H concernent une augmentation de la contribution des suspensivores, des espèces à mode de vie libre, moyennement fragiles et rigides, notamment en lien avec les fortes variations de *D. vittatus* observée dans ces stations.

Malgré les changements fonctionnels observés aux échelles stationnelles et des clusters de trajectoires fonctionnelles, et quelques légers changements significatifs pour certaines catégories de traits, les propriétés fonctionnelles globales se maintiennent dans le temps à l'échelle de la communauté (Figure 8).



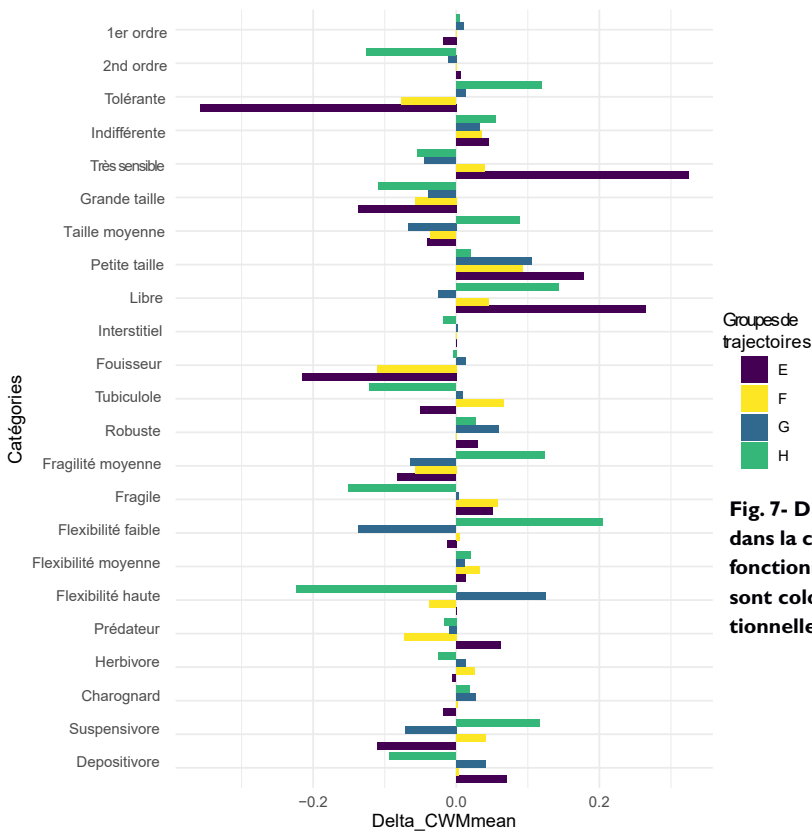


Fig. 7- Diagrammes en barres représentant le changement dans la contribution des catégories (CWM) de chaque trait fonctionnel (moyenne 2019 - moyenne 1987). Les barres sont colorées en fonction des groupes de trajectoires fonctionnelles.

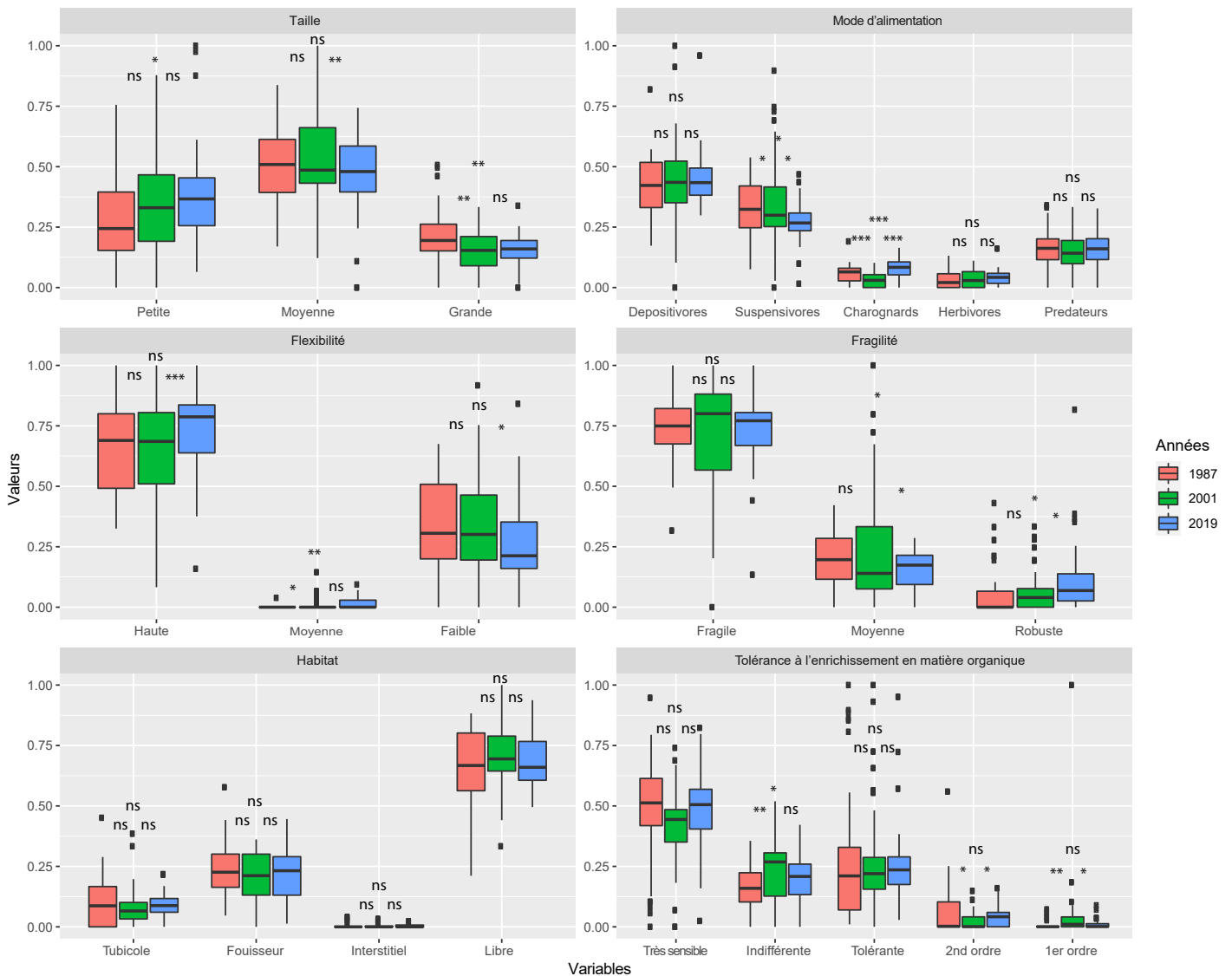
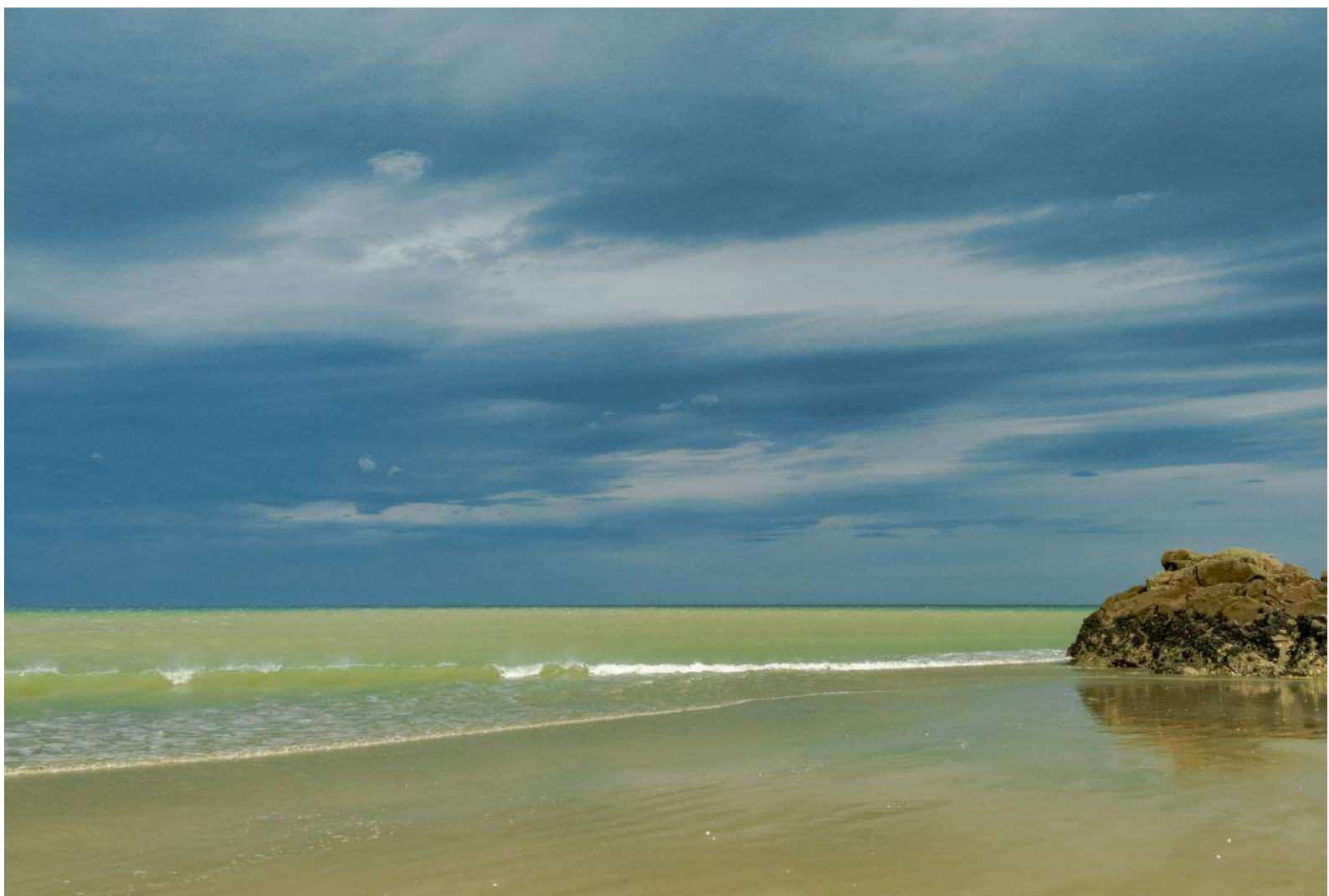


Fig. 8- Box plots de la contribution des catégories (CWM) de chaque trait fonctionnel (1987 : rouge ; 2001 : vert ; 2019 : bleu). Le diagramme en boîte indique la médiane (ligne dans la boîte), les premiers et troisièmes quartiles (extrémité de la boîte) et les données extrêmes (points noirs). La significativité des tests appariés de student par permutation est indiquée pour chaque catégorie de trait (ns : non significatif ; * : pval<0,05 ; ** : pval<0,01 ; * pval:<0,001).**



4

Discussion





4.1 Les trajectoires taxonomiques influencent les assemblages benthiques

La macrofaune est dominée par les mollusques, les polychètes et les crustacés (McLachlan et Brown, 2006), et 95,5 % de l'abondance totale relève de 36 espèces communes aux trois périodes d'échantillonnage. Cela révèle une forte stabilité dans le pool d'espèces influençant l'abondance et la composition de la communauté. Certains gains et pertes d'espèces occasionnelles et rares ont influencé les variations de la contribution relative des grands groupes taxonomiques à la richesse globale. Les changements dans les assemblages concernent certaines des espèces prédominantes, ce qui suggère un fort impact de la dynamique de certaines populations plutôt que le remplacement d'un pool important d'espèces au sein de la communauté. Des changements ont été observés concernant la contribution des espèces, indicatrices ou parmi les plus abondantes, à la définition des assemblages et des groupes de trajectoires taxonomiques. La contribution de certaines espèces à cette description demeure cependant constante dans le temps, notamment *P. ulvae*, *L. balthica*, *U. poseidonis*, *C. edule*, *M. tenuis*, *C. gibber* et *M. mirabilis*. A l'échelle stationnelle, malgré une tendance globale d'accroissement des changements dans le temps, une majorité de trajectoires fonctionnelles de retour vers l'état initial ont été observées.

Deux mécanismes principaux sont impliqués dans la variabilité à long terme des assemblages benthiques : la dynamique des espèces structurantes et l'existence d'une forte variabilité locale.

1. Couplée à des gains ou pertes aléatoires d'espèces (Legendre, 2019), la dynamique des espèces structurantes entraîne des changements taxonomiques spécifiques modérés dans la structure multivariée des assemblages. Cependant, plusieurs espèces peuvent induire des tendances fortes, comme *D. vittatus*, dont l'abondance a varié de $13,4 \pm 15$ ind.m² (20 stations) en 1987 à 3107 ± 6347 ind.m² (16 stations) en 2001 et $72,8 \pm 101$ ind.m² (19 stations) en 2019 ou *A. spatulispina* et *Kurtiella bidentata*, dont l'occurrence et l'abondance ont augmenté. Des patrons similaires ont été observés par Ponsero *et al.* (2009) pour *Cerastoderma edule*, qui présente une forte variation interannuelle d'abondance. Dans l'assemblage I, le déclin des populations de *L. balthica* est potentiellement attribuable au changement climatique (augmentation de la température) comme le suggèrent différents travaux sur les littoraux européens (Beukema *et al.*, 2009 ; Genelt-Yanovskiy *et al.*, 2017 ; Jansen *et al.*, 2007 ; Ong *et al.*, 2017 ; Philippart *et al.*, 2003 ; Van Colen *et al.*, 2018). La baie de Saint-Brieuc étant située dans la partie sud de la distribution de *L. balthica*, les populations sont susceptibles d'être affectées par le réchauffement climatique.

2. Une variabilité locale plus forte induit potentiellement des changements dans la définition des assemblages, par rapport à l'état initial défini en 1987. L'identification d'un nouvel assemblage en 2019, en lien avec les variations sédimentaires, et la réaffectation de certaines stations à des assemblages différents illustrent ces changements spatiaux. La distribution d'*A. spatulispina* et de *K. bidentata* a également montré une extension importante dans le temps.

Dans certaines stations, la variabilité taxonomique locale était plus importante que la dispersion au sein des assemblages observée en 1987, ce qui a entraîné des changements dans l'affectation de ces stations au sein des assemblages au cours du temps. A l'inverse, d'autres trajectoires ont "amorti" les changements fonctionnels locaux dans certaines stations à l'échelle de l'assemblage, en particulier dans la partie basse de l'estran. Prises isolément, ces stations sont caractérisées par des trajectoires fonctionnelles con-



trastées, et la présence de différentes trajectoires de retour vers l'état initial, en une sorte de "jeu de chaises musicales" au sein de ces assemblages, contribue à expliquer la persistance fonctionnelle globale.

Les communautés macrobenthiques sont souvent associées à une mosaïque de micro-habitats où les événements de perturbation naturelle entraînent la création de tâches caractérisées par différents stades de récupération (Defeo *et al.*, 2009 ; Ellis *et al.*, 2000 ; Hall *et al.*, 1994). Selon Grimm et Wissel (1997), la persistance est définie comme une propriété de stabilité d'un système écologique qui intègre néanmoins des variations temporelles modérées. Elle diffère du concept de constance, davantage consacré aux systèmes qui demeurent inchangés. Malgré les changements observés à l'échelle des assemblages couplés à une dynamique fluctuante des populations d'espèces structurantes, une persistance globale de l'ensemble de la communauté benthique de la baie de Saint-Brieuc est observée. Ces hypothèses sont en accord avec Bacouillard *et al.* (2020), qui suggèrent que le turnover local peut être très élevé, notamment en réponse aux dynamiques hydrologiques et sédimentaires (Desroy *et al.*, 2007), sans pour autant nuire à la persistance à long terme de la communauté.

4.2 Des changements plus importants en bas d'estran

La CTA révèle que la variabilité taxonomique est plus importante sur les niveaux bas de l'estran. Sur les parties hautes de l'estran, les conditions abritées, l'influence de la variation de salinité et le temps d'émersion limitent l'accès à ces habitats à un nombre limité d'espèces adaptées. La variabilité due à des colonisations potentielles par de nouvelles espèces et de ce fait plus limitée. Inversement, la richesse en taxons augmente selon un gradient haut/bas d'estran, ce qui contribue à l'accroissement de l'amplitude des changements sur les bas niveaux de l'estran. Comme observé en 2019 pour *Aponophis bilineata* et *Nucula nitidosa*, la présence locale d'espèces subtidales sur les bas niveaux constitue également une source de variation.

La partie nord-ouest de la baie, caractérisée par des activités de pêche professionnelle et récréative connues pour avoir un impact sur les propriétés des communautés benthiques (Boldina *et al.*, 2014 ; Mosbahi *et al.*, 2016), concentre les *net changes* les plus importants. Le régime des marées, associé à l'hydrodynamisme, particulièrement fort dans la zone d'étude, est par ailleurs reconnu comme un facteur important façonnant la variabilité des systèmes côtiers (Monbet, 1992 ; Wildish, 1977 ; Wildish et Kristmanson, 1979). Ce facteur est responsable de la couverture sédimentaire superficielle et, par conséquent, de la dynamique de la distribution de la macrofaune, comme l'ont démontré Fujii (2007) dans l'estuaire de l'Humber (Royaume-Uni), Compton *et al.* (2013) dans la mer des Wadden, ou Veiga *et al.* (2017) sur les côtes du nord du Portugal. L'influence de la divagation des chenaux intertidaux (représentant une superficie de 1420 ha depuis 1988, annexe A) est également considérée comme un facteur de remise en suspension des sédiments et de restructuration des habitats, particulièrement important dans les bas niveaux situés à l'ouest de la zone d'étude. Dans la partie orientale, les faibles *net changes* associés aux fortes valeurs de *trajectoiry path* et aux trajectoires de retour à l'état initial pourraient s'expliquer par le déplacement de bancs de sable du nord au sud. Un tel impact du transport sédimentaire a déjà été souligné dans différentes zones côtières en Nouvelle-Zélande (Thrush *et al.*, 2003), en France (Goulet *et al.*, 2000) ou expérimentalement au Royaume-Uni (Whomersley *et al.*, 2010). L'assemblage V-19, dépendant des apports



élevés de sable, a également révélé l'effet local de l'accumulation de sable sur la macrofaune. Par conséquent, toute activité anthropique modifiant potentiellement les paramètres sédimentaires (bio dépôt, dépôt de sédiments, rechargement de plage, dragage...) est susceptible de modifier à son tour intensément la composition, la structure et le fonctionnement des assemblages de fonds meubles comme le suggèrent Veiga *et al.* (2017).

La partie centrale de l'anse de Morieux est caractérisée par les plus faibles valeurs de *net changes* et de *trajectory path* taxonomiques. Cette stabilité apparente pourrait refléter au contraire de fortes contraintes anthropiques liées notamment à l'accès des véhicules aux bouchots à moules, qui augmente la résistance aux contraintes de cisaillement (Sturbois *et al.*, 2015 ; Ponsero *et al.*, 2016), la mortalité de la macrofaune, et par conséquent limite la colonisation et la dynamique des espèces (Reyes-Martínez *et al.*, 2014).

Whomersley *et al.* (2010) ont suggéré que les communautés benthiques fréquemment perturbées par des mouvements de sédiments ou d'autres conditions environnementales naturelles faisaient preuve d'une plus grande résilience face à de nouvelles perturbations physiques. Cette résilience face aux perturbations, dues à la sélection d'espèces adaptées, dépendent de l'historique des perturbations antérieures et de la plasticité écologique des espèces (Davic, 2003). Dans notre étude, 36 espèces prédominantes contribuent à la persistance de la communauté dans le temps. La plupart de ces espèces sont adaptées à la vie dans des sédiments mobiles (McLachlan et Brown, 2006) et possède la capacité à s'adapter dans une certaine mesure à des phénomènes d'érosion ou de sédimentation.

Dans de nombreux écosystèmes côtiers, les multiples sources de perturbations, naturelles et anthropiques, sont souvent mêlées (Whomersley *et al.*, 2010), ce qui rend la distinction de leur contribution respective difficile (Harris, 2012). Cette étude confirme la complexité de dissocier les facteurs de changement dans les zones dynamiques, où une forte variabilité naturelle entraîne des "réinitialisations" régulières des communautés (Defeo et McLachlan, 2013), contribuant à éclipser potentiellement les impacts anthropiques. A l'inverse, les zones caractérisées par un faible hydrodynamisme où les communautés benthiques ne sont pas naturellement adaptées aux perturbations sont plus sensibles à une perturbation physique supplémentaire comme démontré par Jac *et al.* (2020). Dans la baie de Saint-Brieuc caractérisée par de fortes contraintes naturelles, il serait intéressant de conduire des études complémentaires couplant des échantillonnages expérimentaux et de terrain à haute fréquence pour étudier le rôle respectif de l'hydrodynamisme et des activités anthropiques dans la structuration des assemblages benthiques (mesure de la contrainte de cisaillement dans les zones concernées ou non par la circulation de véhicules issus de la mytiliculture, analyse de la variabilité de la macrofaune benthique couplée à différents gradients d'activités de pêche et ou de dynamiques locales...).



4.3 Persistance des propriétés fonctionnelles de la communauté

La CTA révèle des patrons de trajectoire taxonomique et fonctionnelle contrastés. Clare *et al.* (2015) ont montré que 1) la compensation de certaines perte d'abondance chez certaines espèces par des taxons "redondants" contribuent à amortir les changements fonctionnel. A l'inverse, 2) la stabilité fonctionnelle est soumise à des perturbations a périodiques dues à des substitutions de taxons caractérisé par des traits fonctionnels différents ou à des fluctuations de population non compensées. Les trajectoires élevées observées sur le bas de l'estran reflètent une importante variabilité fonctionnelle, mais l'importance des patrons de retour vers l'état initial, notamment influencées par la dynamique fluctuante de la population de *D. vittatus*, ont conduit à de faibles valeur de *net change*. Il a été démontré que les propriétés fonctionnelles persistent dans le temps à l'échelle de la communauté dans son ensemble. La faible sensibilité de la taille, de la flexibilité et des traits de fragilité aux changements de genre et, dans une moindre mesure, d'espèce, contribue également à limiter l'influence de la variabilité taxonomique sur la stabilité fonctionnelle. La faible influence des traits relatifs au comportement alimentaire ne suggère pas de changements majeurs à l'échelle des habitats sédimentaires intertidaux, en accord avec Sturbois *et al.* (2021) qui ont montré que la forte variabilité sédimentaire était limitée à quelques sites. Ces quelques sites sont caractérisés par les *net changes* fonctionnels les plus élevés (cluster E), incluant l'assemblage V-19.

Le choix des traits s'est réalisé en relation avec les principales pressions identifiées sur la zone d'étude. Nous avons émis l'hypothèse que les activités de pêche dans la partie basse de l'estran peuvent influencer les assemblages benthiques dans le temps en fonction des changements des valeurs relatives de la taille du corps, de la flexibilité, de la fragilité. Les faibles *net changes* pour le cluster fonctionnel G, le plus largement distribué sur l'estran ne soutient pas une telle réponse fonctionnelle aux pressions humaines, peut être en lien avec l'hydrodynamisme de la zone d'étude et l'existence de tels facteurs anthropiques en 1987.

Un intérêt similaire a été consacré à la tolérance des espèces à l'enrichissement en matière organique en lien avec le processus d'eutrophisation, principalement dû aux marées vertes. Aucun changement majeur n'a été observé à l'échelle de l'ensemble de la zone d'étude dans la contribution des différentes catégories de tolérance. Les changements sont modérés dans les différents groupes fonctionnels, sauf dans le groupe E caractérisé par un changement positif important dans la contribution des espèces très sensibles. Malgré une lente tendance à l'amélioration de la qualité de l'eau sur le long terme et une diminution progressive des marées vertes associées au plan local de développement et de gestion de l'eau, ces événements affectent toujours fortement la zone d'étude. Quillien *et al.* (2015a) ont discuté de l'influence potentielle des tapis d'*Ulva* sp. sur le pic d'abondance de *D. vittatus* (amélioration des recrutements et effet négatif sur les prédateurs des larves), ce qui pourrait expliquer les fortes densités atteignant 21 487 ind.m² en 2001 (Le Mao *et al.*, 2002) et 14685 ind.m² en 2011 (Ponsero *et al.*, 2020). Quillien *et al.* (2015b) ont également mis en évidence des effets à grande échelle des marées vertes sur des plages sableuses macrotidales en Bretagne, montrant notamment que l'échinoderme *A. spatulispina* et le mollusque *K. bidentata* étaient stimulés dans les sédiments de fonds meubles impactés par les marées vertes, contrairement aux crustacés *B. elegans* et *Cumopsis* spp. qui étaient impactés. Dans notre étude, l'abondance et l'occurrence de ces quatre taxons ont augmenté au cours de la période d'étude, révélant un gradient plus complexe de



sensibilité aux marées vertes et/ou à l'enrichissement en nutriments et l'implication d'autres facteurs moteurs. Comme le soulignent Bolam *et al.* (2000), Everett (1994), et Raffaelli *et al.* (1999), les généralisations sur l'effet du tapis d'algues ne sont pas simples. Les importantes marées vertes associées à l'absorption de nutriments agissent comme un tampon sur l'influence de l'enrichissement en nutriments sur la macrofaune, comme le suggèrent Ponsoero et Le Mao (2011). Une stratégie de suivi annuelle, est nécessaire pour vérifier si ces variations de population sont le résultat de tendances à long terme ou d'une dynamique de population interannuelle plus aléatoire.

4.4 La nécessité de données à long-terme à multiples échelles temporelles et spatiales

La CTA appliquée aux communautés marines apporte de nouvelles métriques pour décrire les trajectoires écologiques (De Cáceres *et al.*, 2019 ; Sturbois *et al.*, 2021). Ce nouvel outil est utile pour la quantification et à la description précises des changements, comme le suggèrent Cimon et Cusson (2018), pour le développement et la recherche de nouvelles métriques pour documenter la dynamique des communautés. Le potentiel et l'intérêt d'un tel outil axé sur l'analyse de la dynamique écologique augmentent considérablement avec la taille des séries temporelles.

Il n'existe pratiquement pas de données de référence appropriées décrivant la variabilité naturelle de la plupart des systèmes environnementaux concernés par un régime cumulatif d'impacts (Ellis *et al.*, 2000). Comme de nombreuses zones estuariennes et côtières, la baie de Saint-Brieuc a été exposée à une forte influence humaine au cours des dernières décennies. L'état écologique identifié en 1987 et considéré comme l'état initial dans cette étude, a été défini dans un contexte de pression déjà bien établi (notamment enrichissement en nutriments, prolifération de macroalgues, mytiliculture, activités de pêche). L'absence d'un état de référence vierge constitue une forte limitation dans l'analyse des tendances à long terme (Hardman-Mountford *et al.*, 2005 ; Rubal *et al.*, 2014 ; Veiga *et al.*, 2017). De plus, notre étude souffre de l'absence de mesures à long terme des facteurs environnementaux et des pressions anthropiques, notamment pour dissocier les changements naturels des changements d'origine anthropiques.

Nos résultats soulignent la valeur des données historiques pour la gestion des zones marines et côtières, ainsi que l'importance du maintien de protocole standardisé sur le long terme (Callaway, 2016). Cependant, les changements décrits dans cette étude ne sont basés que sur trois campagnes échantillonnage, ce qui limite la mise en évidence et la compréhension des processus à l'œuvre à court et moyen terme, occultant ainsi potentiellement d'importants changements intermédiaires (variation importante et cyclique de certaines espèces, comme observé pour *D. vittatus*). Comme le suggèrent Bacouillard *et al.* (2020), le couplage de stratégies d'échantillonnage à différentes échelles spatiales et temporelles [quelques stations avec un échantillonnage à haute fréquence (Hewitt *et al.*, 2016), et échantillonnage d'un nombre de stations plus importants à basse fréquence (Kröncke *et al.*, 2011)] pourrait aider à suivre les changements entre des pas de temps éloignés. Bacouillard *et al.* (2020) proposent dans la baie de Seine 60 stations échantillonnées tous les cinq ans pour évaluer les changements à long terme de la diversité β (c'est-à-dire les distributions des assemblages) et cinq stations échantillonnées au moins une fois par an pour analyser l'hétérogénéité des réponses de la communauté locale à de multiples facteurs de stress. En baie de Saint-Brieuc, Sturbois *et al.* (under review) ont égale-



ment démontré l'intérêt de coupler différentes échelles spatiales et temporelles par l'utilisation de deux jeux de données complémentaires sur l'espace subtidal (38 stations en 1987 et 2019, et une station de 2005 à 2019). Dans cette étude récente, la série temporelle de 15 ans suggère que les changements observés au cours des 30 dernières années se sont probablement produits à partir de 2015 sur la zone subtidale. Le développement local d'une stratégie de surveillance ambitieuse dans la zone intertidale basée sur le réseau de 42 stations échantillonnées tous les 10 ans couplé à au moins une station échantillonnée une fois par an au sein de chaque assemblage paraît important à initier et à sécuriser dans le temps.

4.4 Quel rôle joue la Réserve naturelle dans la conservation des habitats benthiques ?

Les AMP sont des zones géographiques clairement définies, dédiées et gérées, par des moyens réglementaires ou d'autres moyens efficaces, afin d'assurer la conservation à long terme de la nature incluant des services écosystémiques et des valeurs culturelles associés (Day *et al.*, 2012). Outils importants pour la protection de l'environnement marin (Klein *et al.*, 2015), les AMP influencent potentiellement la dynamique de multiples espèces, la protection par rapport aux activités anthropiques s'étendant, au moins dans une certaine mesure, à toutes les espèces présentes dans l'AMP ou en périphérie (Bevilacqua *et al.*, 2006 ; Thompson *et al.*, 2012 ; Appolloni *et al.*, 2017). Parmi les différentes déclinaisons du concept d'AMP, les réserves naturelles sont strictement dédiées à la protection de la biodiversité et des enjeux de conservation face aux activités humaines (Day *et al.*, 2012).

L'évaluation de l'effet des AMP sur les habitats demeure une question importante en biologie de la conservation. La Réserve naturelle nationale de la baie de Saint-Brieuc a initialement été créée pour la protection des oiseaux. Les limicoles hivernants se nourrissant de macrofaune (Ponsero *et al.*, 2011), leur protection implique la conservation des habitats marins et des ressources benthiques. Des réglementations dédiées à la conservation de la macrofaune ont été progressivement mises en place sur l'estran, telles que la limitation de la pêche professionnelle des bivalves de loisir et la fermeture de l'extraction de sédiment dans l'anse d'Yffiniac. Cependant, la réserve naturelle ne couvre actuellement qu'un tiers de la zone intertidale considérée comme une unité fonctionnelle pour les limicoles (Ponsero *et al.*, 2016 ; Sturbois *et al.*, 2015), sans réglementation spécifique en dehors de la réserve. Cette taille insuffisante des AMP pour assurer la conservation du benthos a été soulignée en Europe et fait partie des recommandations de Greathead *et al.* (2020). Il n'a pas été possible d'évaluer précisément un quelconque effet réserve en raison 1) des fortes différences spécifiques entre les assemblages protégés et non protégés, 2) de la forte influence de la bathymétrie sur les propriétés et la variabilité des communautés écologiques, et 3) de la difficulté à dissocier la variabilité naturelle de la variabilité anthropique sous contraintes naturelles. L'évaluation des effets des AMP reste une question centrale pour les scientifiques et les gestionnaires, limitée par le manque d'approches spécifiquement dédiées à la mesure de l'impact des différents facteurs naturels et anthropiques contrôlés. Une telle évaluation nécessite le développement de protocoles et de plans d'échantillonnage adaptés, idéalement à l'échelle d'un réseau de sites à une échelle supra.

L'évaluation du rôle de la réserve est d'autant plus difficile que l'eutrophisation



observée dans la zone d'étude dépend des activités terrestres à l'oeuvre au-delà des limites de la réserve, sans régulation possible à l'échelle de la réserve naturelle. L'AMP apparaît comme un outil très limité pour lutter contre l'eutrophisation et les événements de marées vertes inhérents. Paradoxalement, bien que les marées vertes aient des effets indiscutables sur l'environnement et notamment sur la santé humaine, la prolifération d'*Ulva* sp. peut être bénéfique pour les populations d'oiseaux comme cela a déjà été démontré pour la bernache cravant *Branta bernicla* (Ponsero *et al.*, 2009b), et pour le Bécasseau maubèche *Calidris canutus* en favorisant les populations de *Donax vittatus* (Sturbois *et al.*, 2015).

Le suivi à long terme dépasse les limites de l'AMP et contribue à améliorer la prise en compte de la macrofaune dans le processus de gouvernance. Par exemple, l'AMP fait partie d'un comité de suivi du gisement de Coques *Ceratoderma edule* qui régleme l'activité de pêche et peut anticiper ou retarder la saison de pêche et ajuster les licences professionnelles en fonction des résultats des suivis. Les gestionnaires de l'AMP travaillent également avec les autorités locales pour limiter le ramassage mécanique des macroalgues sur les parties hautes de l'estran (en dehors des plages) afin d'éviter tout impact sur les sédiments et la macrofaune. Les revendications des gestionnaires de la réserve naturelle et d'autres acteurs ont largement contribué à l'arrêt récent (2020) des dépôts de sédiments dragués dans le port de Saint-Brieuc. Cette implication des gestionnaires de la réserve contribuent indéniablement à la conservation des habitats benthiques et à la stabilité à long terme des ressources benthiques (van Gils *et al.*, 2006) et, selon les espèces, à la conservation des limicoles (Sturbois et Ponsero, 2019). Dans ce contexte, la stratégie de surveillance de l'AMP fournit une bonne connaissance de base des espèces et des habitats, pertinente dans un scénario d'extension de l'AMP comme le recommandent Greathead *et al.* (2020), puisque le choix de l'emplacement et la conception sont souvent basés sur des opportunités plutôt que sur des critères écologiques (Sala, 2002).



5

Conclusion



La CTA apporte de nouvelles perspectives quantitatives et qualitatives pour caractériser et illustrer les changements dans les habitats marins. La prise en compte à la fois des changements locaux et des variations au niveau des populations permet d'expliquer les différences observées à l'échelle des assemblages. Les changements observés reflètent principalement la dynamique aléatoire des populations d'espèces structurantes dans un habitat soumis à des contraintes naturelles et anthropiques, plutôt que de forts changements spécifiques de la communauté. Certaines espèces soulignent l'effet à long terme des marées vertes dans certains assemblages. Cette étude souligne l'intérêt de développer une stratégie ambitieuse de suivi afin d'intégrer les multiples échelles spatiales et temporelles, ainsi que la mesure efficace des facteurs environnementaux et anthropiques.

Cette étude fournit aux décideurs et aux gestionnaires une évaluation actualisée de l'évolution de la composition, de la structure et du fonctionnement des assemblages benthiques. Ces connaissances intégreront les futurs cycles de gouvernance, dans une approche multi-échelle impliquant les décideurs et les parties prenantes, et feront des habitats marins, un élément central du processus de conservation et du projet futur d'extension de la réserve naturelle. Cette approche devra prendre en compte les pratiques locales actuelles, sans s'y focaliser, pour permettre l'intégration de scénarios potentiels traduisant des visions futures et innovantes (Pereira, 2021).

Remerciements

Nous remercions toutes les personnes qui ont participé à l'échantillonnage sur le terrain, avec une mention spéciale pour Alexandre Le Moal et Charles Veillard, qui ont contribué de manière significative aux analyses de laboratoire.

Ce travail a été soutenu par l'Agence de l'Eau Loire-Bretagne (subvention numéro 180212501), la Région Bretagne (OSIRIS PFEA621219CR0530023), l'Europe pour le fonds européen pour la pêche et la mer (subvention numéro FEAMP 621-B) et le Ministère de la Transition Ecologique et Solidaire (subvention numéro EJ N°2102930123) qui financent le programme de recherche ResTroph Baie de Saint-Brieuc. Ce travail a été réalisé dans le cadre de la thèse de doctorat de A. Sturbois pour l'Université de Bretagne Occidentale.



6

Bibliographie



- Appolloni, L., Bevilacqua, S., Sbrescia, L., Sandulli, R., Terlizzi, A., Russo, G.F., 2017. Does full protection count for the maintenance of β -diversity patterns in marine communities? Evidence from Mediterranean fish assemblages. *Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst.* 27, 828–838. <https://doi.org/10.1002/aqc.2750>
- Bacouillard, L., Baux, N., Dauvin, J.-C., Desroy, N., Geiger, K.J., Gentil, F., Thiébaud, É., 2020. Long-term spatio-temporal changes of the muddy fine sand benthic community of the Bay of Seine (eastern English Channel). *Marine Environmental Research* 161, 105062. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2020.105062>
- Bazzaz, F.A., 1983. Characteristics of Populations in Relation to Disturbance in Natural and Man-Modified Ecosystems, in: Mooney, H.A., Godron, M. (Eds.), *Disturbance and Ecosystems, Ecological Studies*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 259–275. https://doi.org/10.1007/978-3-642-69137-9_17
- Beukema, J.J., Dekker, R., Jansen, J.M., 2009. Some like it cold: populations of the tellinid bivalve *Macoma balthica* (L.) suffer in various ways from a warming climate. *Marine Ecology Progress Series* 384, 135–145.
- Bevilacqua, S., Terlizzi, A., Frascchetti, S., Russo, G.F., Boero, F., 2006. Mitigating human disturbance: can protection influence trajectories of recovery in benthic assemblages?: MPAs and benthic assemblage recovery. *Journal of Animal Ecology* 75, 908–920. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01108.x>
- Blanchet, F.G., Legendre, P., Borcard, D., 2008. FORWARD SELECTION OF EXPLANATORY VARIABLES. *Ecology* 89, 2623–2632. <https://doi.org/10.1890/07-0986.1>
- Bolam, S.G., Fernandes, T.F., Read, P., Raffaelli, D., 2000. Effects of macroalgal mats on intertidal sandflats: an experimental study. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 249, 123–137.
- Boldina, I., Beninger, P.G., Le Coz, M., 2014. Effect of long-term mechanical perturbation on intertidal soft-bottom meiofaunal community spatial structure. *Journal of Sea Research* 85, 85–91.
- Bonnot-Courtois, C., Dreau, A., 2002. Cartographie morpho-sédimentaire de l'estran en Baie de Saint-Brieuc. Laboratoire de Géomorphologie et environnement littoral-DIREN Bretagne.
- Boyé, A., Thiébaud, É., Grall, J., Legendre, P., Broudin, C., Houbin, C., Le Garrec, V., Maguer, M., Droual, G., Gauthier, O., 2019. Trait-based approach to monitoring marine benthic data along 500 km of coastline. *Diversity and Distributions* 25, 1879–1896. <https://doi.org/10.1111/ddi.12987>
- Callaway, R., 2016. Historical Data Reveal 30-Year Persistence of Benthic Fauna Associations in Heavily Modified Waterbody. *Frontiers in Marine Science* 3. <https://doi.org/10.3389/fmars.2016.00141>
- Caswell, H., Cohen, J.E., 1991. Disturbance, interspecific interaction and diversity in metapopulations. *Biological Journal of the Linnean Society* 42, 193–218.
- Charlier, R.H., Morand, P., Finkl, C.W., Thys, A., 2007. Green Tides on the Brittany Coasts. *Environmental Research, Engineering and Management* 3, 52–59.
- Chevène, Fran., Doleadec, S., Chessel, D., 1994. A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater Biol* 31, 295–309. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01742.x>
- Cimon, S., Cusson, M., 2018. Impact of multiple disturbances and stress on the temporal trajectories and resilience of benthic intertidal communities. *Ecosphere* 9, e02467. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2467>
- Clare, D.S., Robinson, L.A., Frid, C.L.J., 2015. Community variability and ecological functioning: 40 years of change in the North Sea benthos. *Marine Environmental Research* 107, 24–34. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2015.03.012>
- Compton, T.J., Holthuijsen, S., Koolhaas, A., Dekinga, A., ten Horn, J., Smith, J., Galama, Y., Brugge, M., van der Wal, D., van der Meer, J., van der Veer, H.W., Piersma, T., 2013. Distinctly variable mudscapes: Distribution gradients of intertidal macrofauna across the Dutch Wadden Sea. *Journal of Sea Research* 82, 103–116. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2013.02.002>



- Connell, J.H., 1978. Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science* 199, 1302–1310.
- Davic, R.D., 2003. Linking Keystone Species and Functional Groups: A New Operational Definition of the Keystone Species Concept. *CE* 7, resp 11. <https://doi.org/10.5751/ES-00502-0701r11>
- Day, J., Dudley, N., Hockings, M., Holmes, G., Laffoley, D., Solton, S., Wells, S., 2012. Guidelines for Applying the IUCN Protected Area Management. Categories to Marine Protected Areas (Best Practice Protected Area Guidelines Series No. 19). IUCN, Gland, Switzerland.
- De Cáceres, M., Coll, L., Legendre, P., Allen, R.B., Wisser, S.K., Fortin, M., Condit, R., Hubbell, S., 2019. Trajectory analysis in community ecology. *Ecol Monogr* 89, e01350. <https://doi.org/10.1002/ecm.1350>
- De Cáceres, M., Sturbois, A., 2021. Package “ecotraj”. Ecological Trajectory Analysis.
- de Sousa Gomes-Gonçalves, R., Silva de Aguiar, F., Costa de Azevedo, M.C., Araújo, F.G., 2020. Functional stability despite anthropogenic influences on the ichthyofauna of a tropical bay. *Marine Environmental Research* 159, 105016. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2020.105016>
- Defeo, O., McLachlan, A., 2013. Global patterns in sandy beach macrofauna: Species richness, abundance, biomass and body size. *Geomorphology*.
- Defeo, O., McLachlan, A., Schoeman, D.S., Schlacher, T.A., Dugan, J., Jones, A., Lastra, M., Scapini, F., 2009. Threats to sandy beach ecosystems: A review. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 81, 1–12.
- Degen, R., Faulwetter, S., 2019. The Arctic Traits Database – a repository of Arctic benthic invertebrate traits. *Earth Syst. Sci. Data* 11, 301–322. <https://doi.org/10.5194/essd-11-301-2019>
- Desroy, N., Janson, A.-L., Denis, L., Charrier, G., Lesourd, S., Dauvin, J.-C., 2007. The intra-annual variability of soft-bottom macrobenthos abundance patterns in the North Channel of the Seine estuary. *Hydrobiologia* 588, 173–188. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-0661-2>
- Desroy, N., Warembourg, C., Dewarumez, J.M., Dauvin, J.C., 2002. Macrobenthic resources of the shallow soft-bottom sediments in the eastern English Channel and southern North Sea. *ICES J Mar Sci* 60, 120–131. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2002.1333>
- Dornelas, M., Gotelli, N.J., McGill, B., Shimadzu, H., Moyes, F., Sievers, C., Magurran, A.E., 2014. Assemblage Time Series Reveal Biodiversity Change but Not Systematic Loss. *Science* 344, 296–299. <https://doi.org/10.1126/science.1248484>
- Dufrene, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological monographs* 67, 345–366.
- Ellis, J.I., Norkko, A., Thrush, S.F., 2000. Broad-scale disturbance of intertidal and shallow sublittoral soft-sediment habitats; effects on the benthic macrofauna. *Journal of Aquatic Ecosystem Stress and Recovery* 7, 57–74. <https://doi.org/10.1023/A:1009923530894>
- Everett, R.A., 1994. Macroalgae in marine soft-sediment communities : effects on benthic faunal assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 175, 253–274.
- Fournier, J., Gallon, R.K., Paris, R., 2014. G2Sd: a new package for the statistical analysis of unconsolidated sediments. *Géomorphologie: relief, processus, environnement* 1, 73–78.
- Fujii, T., 2007. Spatial patterns of benthic macrofauna in relation to environmental variables in an intertidal habitat in the Humber estuary, UK: Developing a tool for estuarine shoreline management. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 75, 101–119.
- Genelt-Yanovskiy, E.A., Aristov, D.A., Poloskin, A.V., Nazarova, S.A., 2017. Trends and drivers of *Macoma balthica* L. dynamics in Kandalaksha Bay, the White Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 1–12. <https://doi.org/10.1017/S0025315417001473>
- Gouleau, D., Jouanneau, J.M., Weber, O., Sauriau, P.G., 2000. Short- and long-term sedimentation on Montportail–Brouage intertidal mudflat, Marennes–Oléron Bay (France). *Continental Shelf Research* 20, 1513–1530. [https://doi.org/10.1016/S0278-4343\(00\)00035-2](https://doi.org/10.1016/S0278-4343(00)00035-2)



- Gravier, D., 2012. Monitoring of green tides on the Brittany coasts (France). *Primary Producers of the Sea Bio* 458, 9.
- Greathead, C., Magni, P., Vanaverbeke, J., Buhl-Mortensen, L., Janas, U., Blomqvist, M., Craeymeersch, J.A., Dannheim, J., Darr, A., Degraer, S., Desroy, N., Donnay, A., Griffiths, Y., Guala, I., Guerin, L., Hinchin, H., Labrune, C., Reiss, H., Van Hoey, G., Birchenough, S.N.R., 2020. A generic framework to assess the representation and protection of benthic ecosystems in European marine protected areas. *Aquatic Conserv: Mar Freshw Ecosyst* 30, 1253–1275. <https://doi.org/10.1002/aqc.3401>
- Grimm, V., Wissel, C., 1997. Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia* 109, 323–334. <https://doi.org/10.1007/s004420050090>
- Gros, P., Hamon, D., 1988. Typologie biosédimentaire de la Baie de Saint-Brieuc (Manche ouest) et estimation de la biomasse des catégories trophiques macrozoobenthiques. IFREMER.
- Hall, S., Raffaelli, D., Thrush, S., 1994. Patchiness and disturbance in shallow water benthic assemblages.
- Hardman-Mountford, N.J., Allen, J.I., Frost, M.T., Hawkins, S.J., Kendall, M.A., Mieszkowska, N., Richardson, K.A., Somerfield, P.J., 2005. Diagnostic monitoring of a changing environment: An alternative UK perspective. *Marine Pollution Bulletin* 50, 1463–1471. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2005.06.022>
- Harris, P.T., 2012. Anthropogenic Threats to Benthic Habitats, in: *Seafloor Geomorphology as Benthic Habitat*. Elsevier, pp. 39–60. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385140-6.00003-7>
- Hedges, J.I., Stern, J.H., 1984. Carbon and nitrogen determinations of carbonate-containing solids [In sediments, sediment trap materials and plankton]. *Limnology and Oceanography* 29, 657–663.
- Hewitt, J.E., Ellis, J.I., Thrush, S.F., 2016. Multiple stressors, nonlinear effects and the implications of climate change impacts on marine coastal ecosystems. *Glob Change Biol* 22, 2665–2675. <https://doi.org/10.1111/gcb.13176>
- Jac, C., Desroy, N., Certain, G., Foveau, A., Labrune, C., Vaz, S., 2020. Detecting adverse effect on seabed integrity. Part 2: How much of seabed habitats are left in good environmental status by fisheries? *Ecological Indicators* 117, 106617. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106617>
- Jansen, J.M., Pronker, A.E., Bonga, S.W., Hummel, H., 2007. *Macoma balthica* in Spain, a few decades back in climate history. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 344, 161–169. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.12.014>
- Klein, C.J., Brown, C.J., Halpern, B.S., Segan, D.B., McGowan, J., Beger, M., Watson, J.E.M., 2015. Shortfalls in the global protected area network at representing marine biodiversity. *Sci Rep* 5, 17539. <https://doi.org/10.1038/srep17539>
- Kröncke, I., Reiss, H., Eggleton, J.D., Aldridge, J., Bergman, M.J.N., Cochrane, S., Craeymeersch, J.A., Degraer, S., Desroy, N., Dewarumez, J.-M., Duineveld, G.C.A., Essink, K., Hillewaert, H., Lavaleye, M.S.S., Moll, A., Nehring, S., Newell, R., Oug, E., Pohlmann, T., Rachor, E., Robertson, M., Rumohr, H., Schratzberger, M., Smith, R., Berghe, E.V., van Dalssen, J., van Hoey, G., Vincx, M., Willems, W., Rees, H.L., 2011. Changes in North Sea macrofauna communities and species distribution between 1986 and 2000. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 94, 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.04.008>
- Le Mao, P., Retiere, C., Plet, M., 2002. Les peuplements benthiques intertidaux de la baie de Saint-Brieuc. IFREMER-Museum d'Histoire Naturelle-dinard-Diren Bretagne.
- Legendre, P., 2019. A temporal beta-diversity index to identify sites that have changed in exceptional ways in space–time surveys. *Ecol Evol* 9, 3500–3514. <https://doi.org/10.1002/ece3.4984>
- Legendre, P., Gallagher, E.D., 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129, 271–280.
- McLachlan, A., Brown, A.C., 2006. *The Ecology of Sandy Shores*. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-372569-1.X5000-9>



- McLean, M., Mouillot, D., Lindegren, M., Villéger, S., Engelhard, G., Murgier, J., Auber, A., 2019. Fish communities diverge in species but converge in traits over three decades of warming. *Glob Change Biol* 25, 3972–3984. <https://doi.org/10.1111/gcb.14785>
- Monbet, Y., 1992. Control of Phytoplankton Biomass in Estuaries: A Comparative Analysis of Microtidal and Macrotidal Estuaries. *Estuaries* 15, 563. <https://doi.org/10.2307/1352398>
- Mosbahi, N., Pezy, J.P., Dauvin, J.C., Neifar, L., 2016. Immediate Effect of Clam Harvesting on Intertidal Benthic Communities in the Mudflat Zones of Kneiss Islands (Central Mediterranean Sea). *J Aquac Res Development* 7. <https://doi.org/10.4172/2155-9546.1000454>
- Ong, E.Z., Briffa, M., Moens, T., Van Colen, C., 2017. Physiological responses to ocean acidification and warming synergistically reduce condition of the common cockle *Cerastoderma edule*. *Marine Environmental Research*. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2017.07.001>
- Osenberg, C.W., Schmitt, R.J., 1996. Detecting Ecological Impacts Caused by Human Activities, in: *Detecting Ecological Impacts*. Elsevier, pp. 3–16. <https://doi.org/10.1016/B978-012627255-0/50003-3>
- Philippart, C.J.M., Van Aken, J., Beukema, J.J., O.G., B., Cadée, G.C., Dekker, R., 2003. Climate-related changes in recruitment of the bivalve *Macoma balthica*. *Limnology and Oceanography* 48, 2171–2185.
- Pickett, S.T.A., White, P.S., 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, London. <https://doi.org/10.1016/C2009-0-02952-3>
- Ponsero, A., Cormy, G., Sturbois, A., Jamet, C., Dabouineau, L., 2020. Evaluation spatiale des mollusques bivalves (*Scrobicularia plana*, *Limecola balthica*, *Macomangulus tenuis*, *Fabulina fabula*, *Cerastoderma edule*, *Donax vittatus*) de la baie de Saint-Brieuc. sixième dition. Réserve Naturelle de la baie de Saint-Brieuc.
- Ponsero, A., Dabouineau, L., Allain, J., 2009. Modelling of the Cockle (*Cerastoderma edule* L.) fishing grounds in a purpose of sustainable management of traditional harvesting. *Fisheries Science* 75, 839–850.
- Ponsero, A., Le Mao, P., 2011. Consommation de la macro-faune invertébrée benthique par les oiseaux d'eau en baie de Saint-Brieuc. *Revue d'Écologie* 66, 383–397.
- Ponsero, A., Sturbois, A., Desroy, N., Le Mao, P., Jones, A., Fournier, J., 2016. How do macrobenthic resources concentrate foraging waders in large megatidal sandflats? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 178, 120–128.
- Ponsero, A., Sturbois, A., Simonin, A., Godet, L., Le Mao, P., 2011. Benthic macrofauna consumption by water birds., in: *Agence Aires Marines Protégées - Ifermer (Ed.)*, . Presented at the Biodiversité, écosystèmes et usages du milieu marin : quelles connaissances pour une gestion intégrée du golfe normand-breton ?, Saint-Malo, 2-3 novembre 2011.
- Quillien, N., Nordström, M.C., Gauthier, O., Bonsdorff, E., Paulet, Y.-M., Grall, J., 2015a. Effects of macroalgal accumulations on the variability in zoobenthos of high-energy macrotidal sandy beaches. *Marine Ecology Progress Series* 522, 97–114.
- Quillien, N., Nordström, M.C., Guyonnet, B., Maguer, M., Le Garrec, V., Bonsdorff, E., Grall, J., 2015b. Large-scale effects of green tides on macrotidal sandy beaches: Habitat-specific responses of zoobenthos. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 164, 379–391.
- R Development Core Team, 2020. A language and environment for statistical computing. Available at <http://www.R-project.org/>.
- Raffaelli, D., Raven, J., Poole, L., 1999. Ecological impact of green macroalgal blooms. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 219–236.
- Reyes-Martínez, J., Ruíz-Delgado, C., Sánchez-Moyano, J.E., García-García, F.J., 2014. Response of intertidal sandy-beach macrofauna to human trampling: an urban vs. natural beach system approach. *Marine Environmental Research*.
- Rubal, M., Veiga, P., Reis, P.A., Bertocci, I., Sousa-Pinto, I., 2014. Effects of subtle pollution at different levels of biological organisation on species-rich assemblages. *Environmental Pollution* 191, 101–110. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2014.04.019>
- Salonen, K., 1979. A versatile method for the rapid and accurate determination of carbon by high temperature combustion I. *Limnol. Oceanogr.* 24, 177–183.



- <https://doi.org/10.4319/lo.1979.24.1.0177>
- Schückel, U., Beck, M., Kröncke, I., 2015. Macrofauna communities of tidal channels in Jade Bay (German Wadden Sea): spatial patterns, relationships with environmental characteristics, and comparative aspects. *Mar Biodiv* 45, 841–855. <https://doi.org/10.1007/s12526-014-0308-2>
- Schückel, U., Beck, M., Kröncke, I., 2013. Spatial variability in structural and functional aspects of macrofauna communities and their environmental parameters in the Jade Bay (Wadden Sea Lower Saxony, southern North Sea). *Helgol Mar Res* 67, 121–136. <https://doi.org/10.1007/s10152-012-0309-0>
- Stewart-Oaten, A., 1996. Goals in Environmental Monitoring, in: *Detecting Ecological Impacts*. Elsevier, pp. 17–27. <https://doi.org/10.1016/B978-012627255-0/50004-5>
- Sturbois, A., Bioret, F., 2019. Le pré-salé de l'anse d'Yffiniac : historique, dynamique et conservation. *Penn Ar Bed* 3–18.
- Sturbois, A., De Cáceres, M., Sánchez-Pinillos, M., Schaal, G., Gauthier, O., Le Mao, P., Ponsero, A., Desroy, N., 2021. Extending Community Trajectory Analysis: new metrics and representation. *Ecological Modelling* 440, 109400. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109400>
- Sturbois, A., Ponsero, A., Desroy, N., Fournier, J., 2015. Exploitation of intertidal feeding resources by the Red Knot *Calidris canutus* under megatidal conditions. *Journal of Sea Research* 96, 23–30.
- Suding, K.N., Lavorel, S., Chapin, F.S., Cornelissen, J.H.C., Díaz, S., Garnier, E., Goldberg, D., Hooper, D.U., Jackson, S.T., Navas, M.-L., 2008. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biol* 14, 1125–1140. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01557.x>
- Thompson, A.R., Watson, W., McClatchie, S., Weber, E.D., 2012. Multi-Scale Sampling to Evaluate Assemblage Dynamics in an Oceanic Marine Reserve. *PLoS ONE* 7, e33131. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0033131>
- Thrush, S.F., Hewitt, J.E., Norkko, A., Nicholls, P.E., Funnell, G.A., Ellis, J.I., 2003. Habitat change in estuaries: predicting broad-scale responses of intertidal macrofauna to sediment mud content. *Marine Ecology Progress Series* 263, 101–112.
- Van Colen, C., Jansson, A., Saunier, A., Lacoue-Labathe, T., Vincx, M., 2018. Biogeographic vulnerability to ocean acidification and warming in a marine bivalve. *Marine Pollution Bulletin* 126, 308–311. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.10.092>
- Veiga, P., Redondo, W., Sousa-Pinto, I., Rubal, M., 2017. Relationship between structure of macrobenthic assemblages and environmental variables in shallow sublittoral soft bottoms. *Marine Environmental Research* 129, 396–407. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2017.07.002>
- Whittaker, R.H., 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21, 213–251. <https://doi.org/10.2307/1218190>
- Whomersley, P., Huxham, M., Bolam, S., Schratzberger, M., Augley, J., Ridland, D., 2010. Response of intertidal macrofauna to multiple disturbance types and intensities – An experimental approach. *Marine Environmental Research* 69, 297–308. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2009.12.001>
- Wildish, D.J., 1977. Factors controlling marine and estuarine sublittoral macrofauna. *Helgolander Wiss. Meeresunters* 30, 445–454. <https://doi.org/10.1007/BF02207853>
- Wildish, D.J., Kristmanson, D.D., 1979. Tidal Energy and Sublittoral Macrobenthic Animals in Estuaries. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 36, 1197–1206. <https://doi.org/10.1139/f79-173>
- WoRMS Editorial Board, 2020. World Register of Marine Species [WWW Document]. URL <http://www.marinespecies.org>



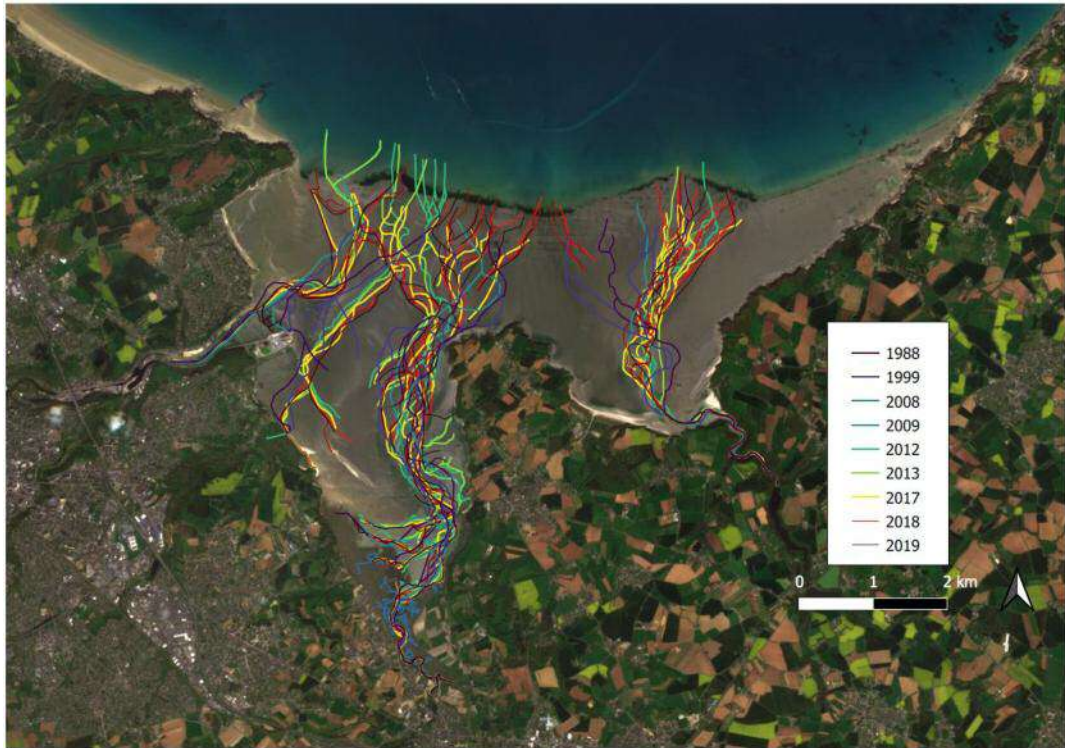


Annexes

Annexe A : Divagation intertidale des chenaux au cours des trente dernières années.

Annexe B : Catégories de traits fonctionnels

Annexe C : Distribution et abondance des espèces utilisées pour décrire les assemblages et les groupes de trajectoires taxonomiques.

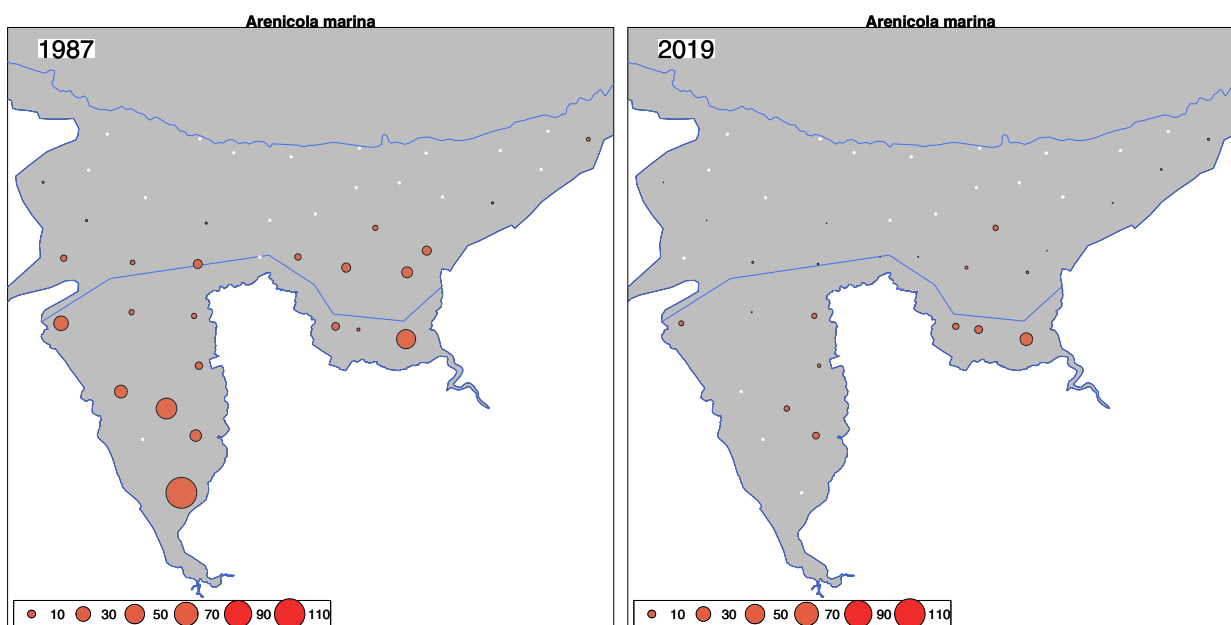
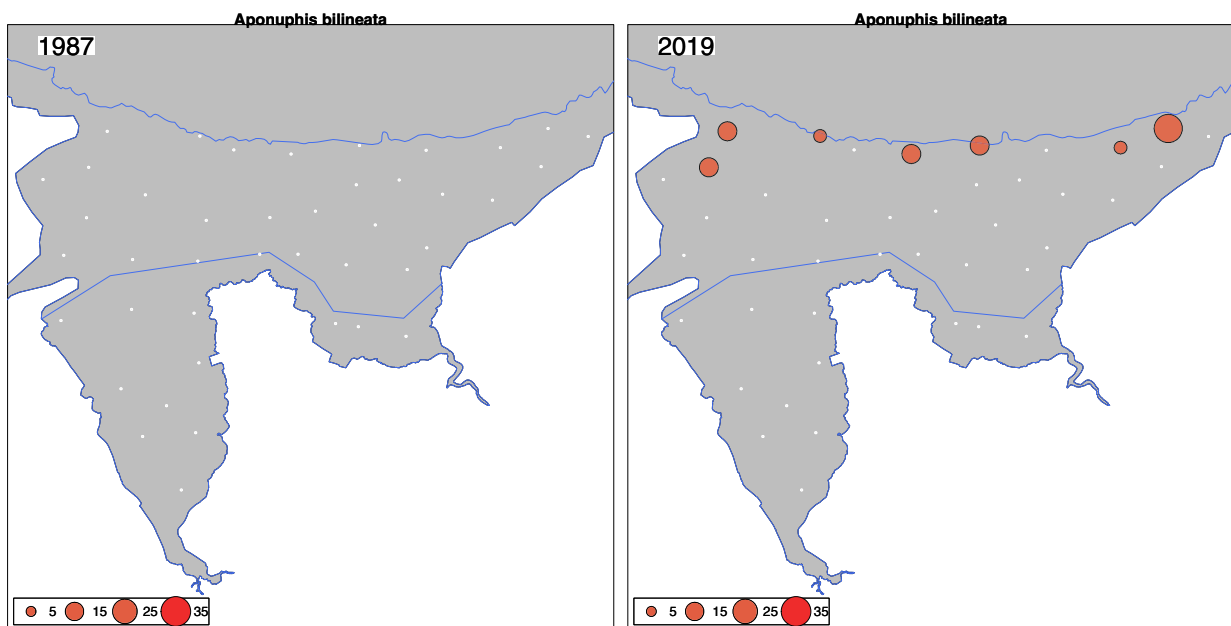
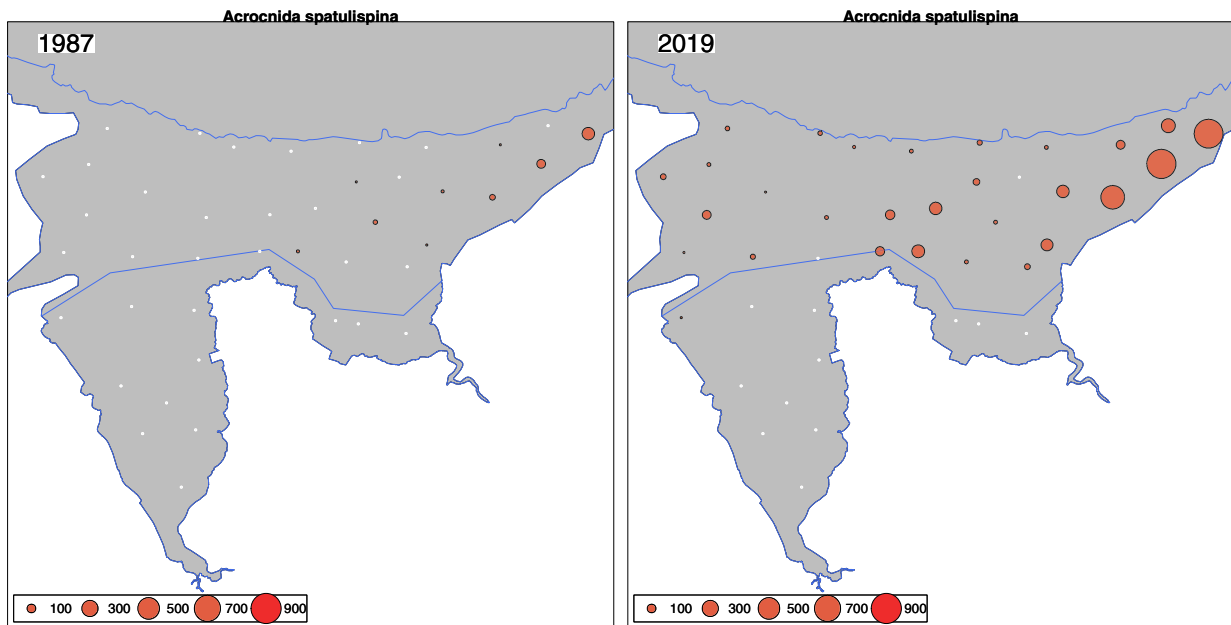


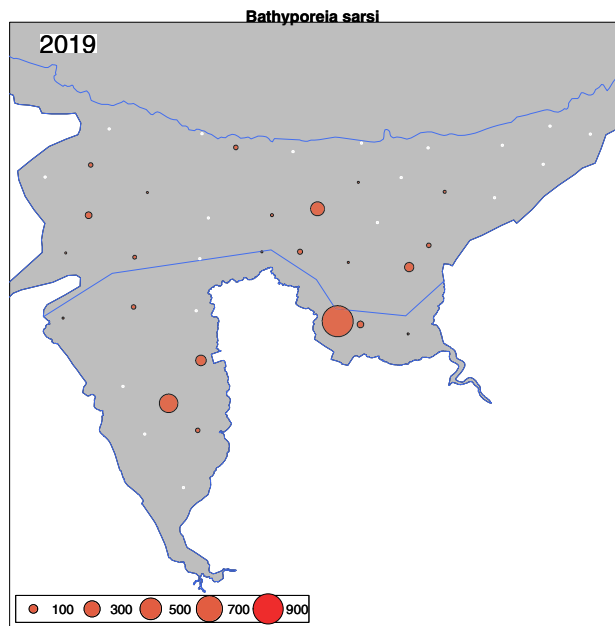
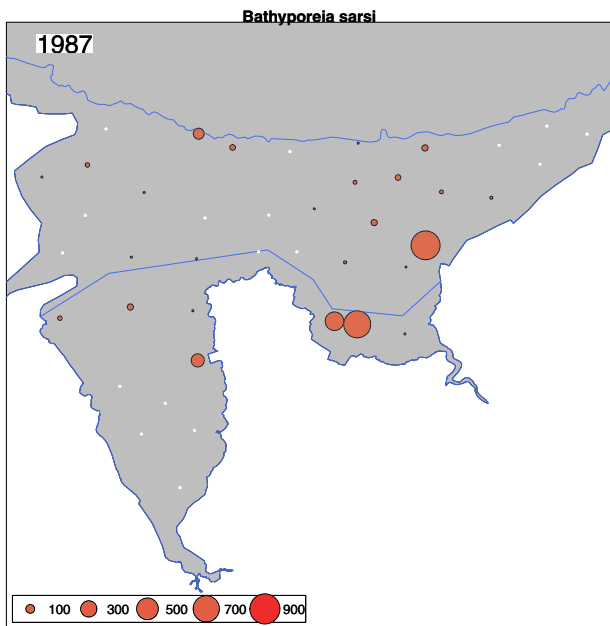
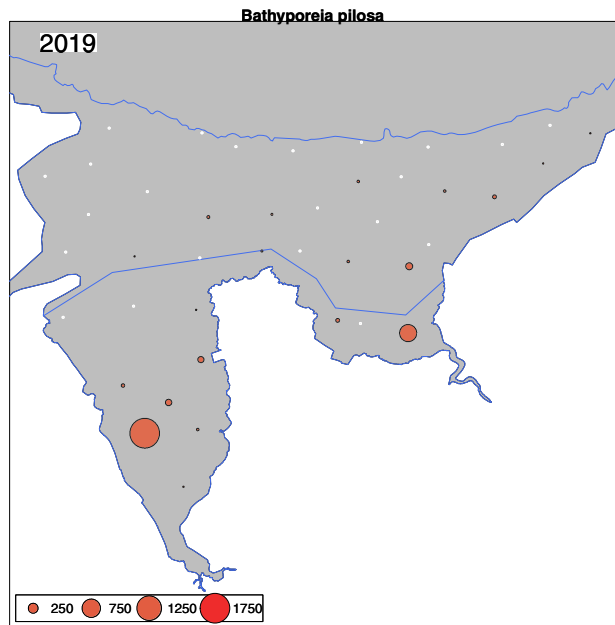
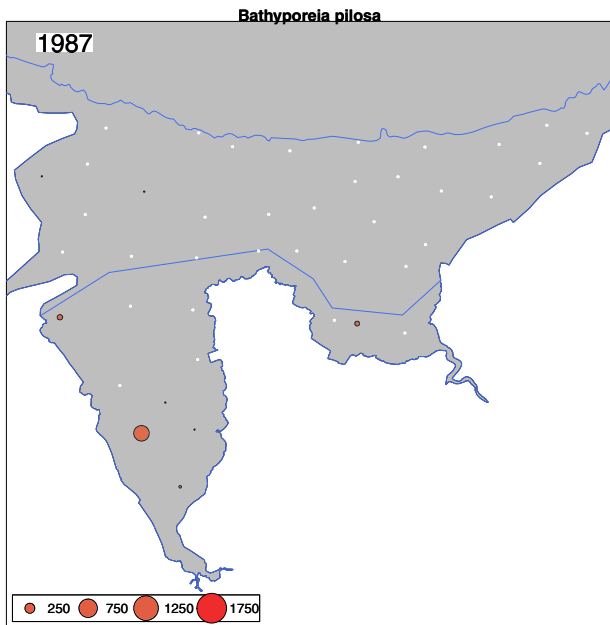
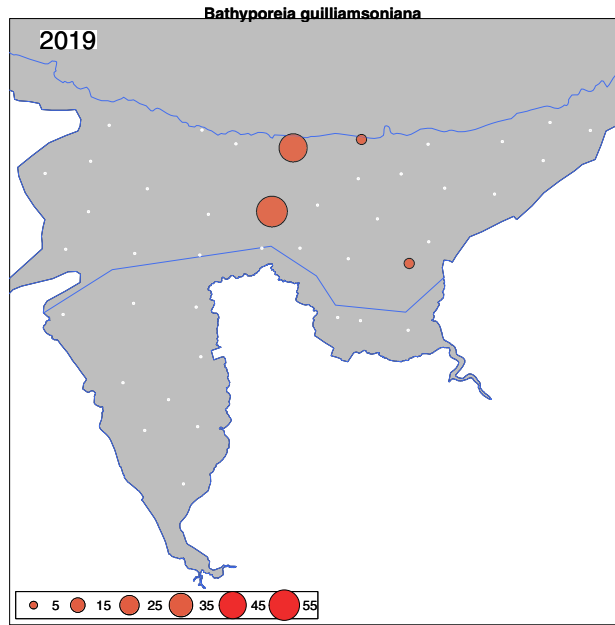
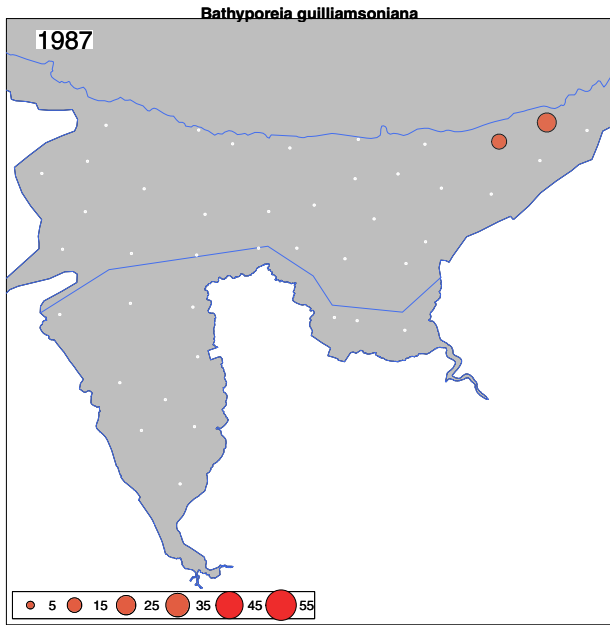
Annexe A : Divagation intertidale des chenaux au cours des trente dernières années.

Traits	Catégories
Alimentation	Dépositivore
	Suspensivore
	Charognard
	Herbivore
	Prédateur
Flexibilité	Haute (>45°)
	Moyenne (10°-45°)
	Faible (<10°)
Fragilité	Fragilé
	Moyenne
	Robuste
Habitat	Tubicole
	Fouisseur
	Interstitiel
	Libre
Taille	Petite (<2cm)
	Moyenne (2-10cm)
	Grande (>10cm)
Tolérance	Très sensible (I)
	Indifférente (II)
	Tolérant » (III)
	2nd ordre (IV)
	1er ordre (V)

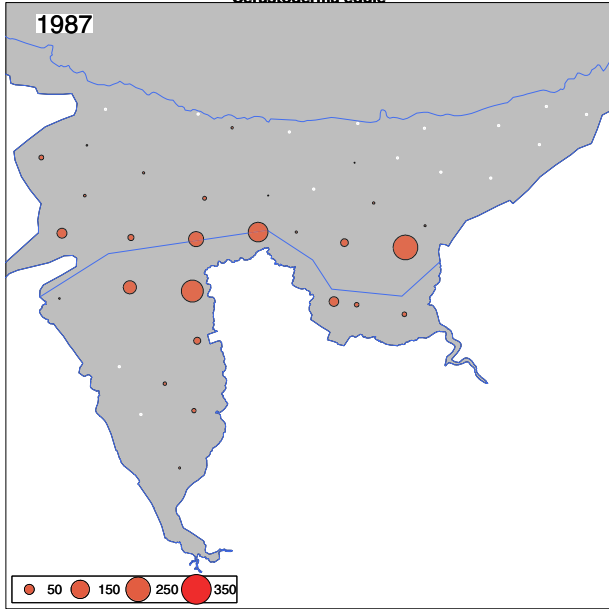
Annexe B : Catégories de traits fonctionnels

Annexe C : Distribution et abondance des espèces utilisées pour décrire les assemblages et les groupes de trajectoires taxonomiques.

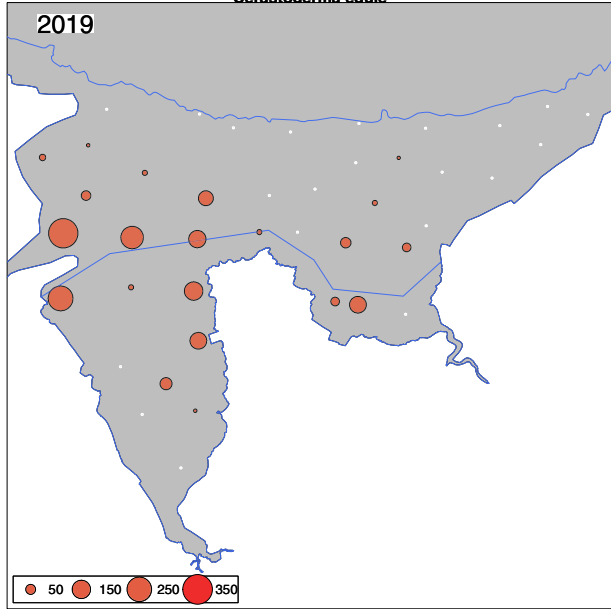




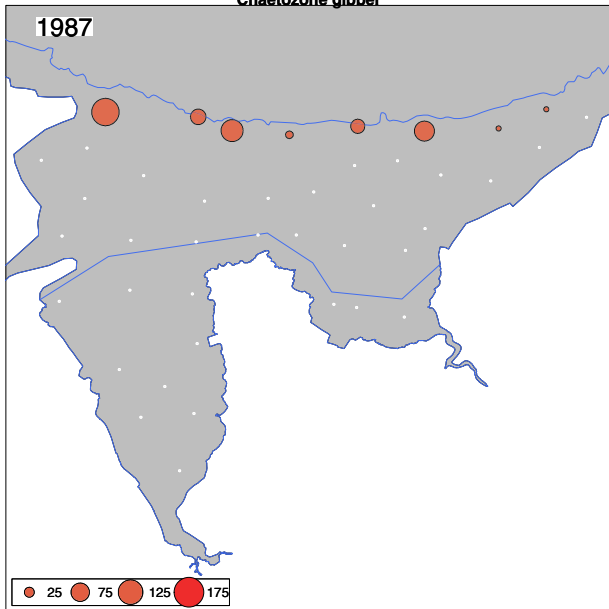
Cerastoderma edule



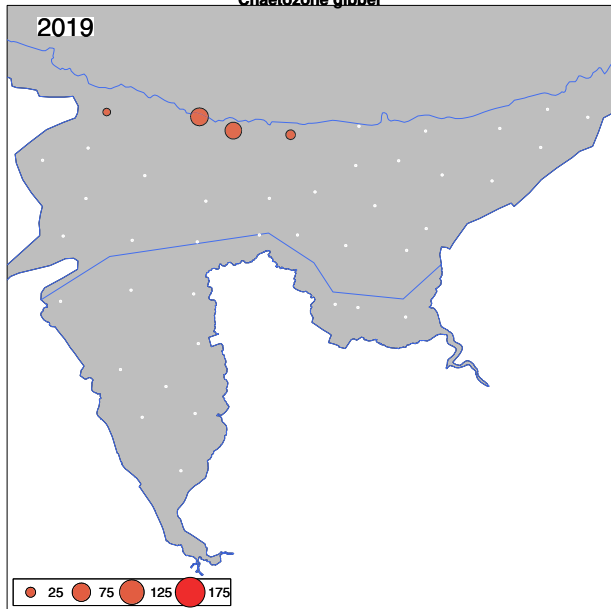
Cerastoderma edule



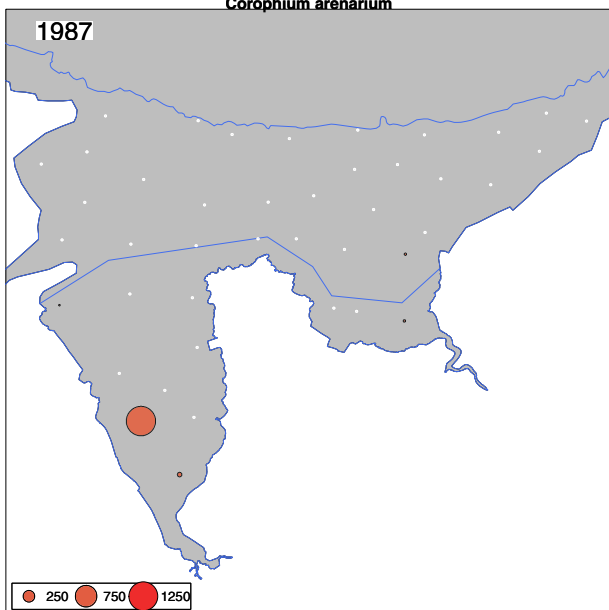
Chaetozone gibber



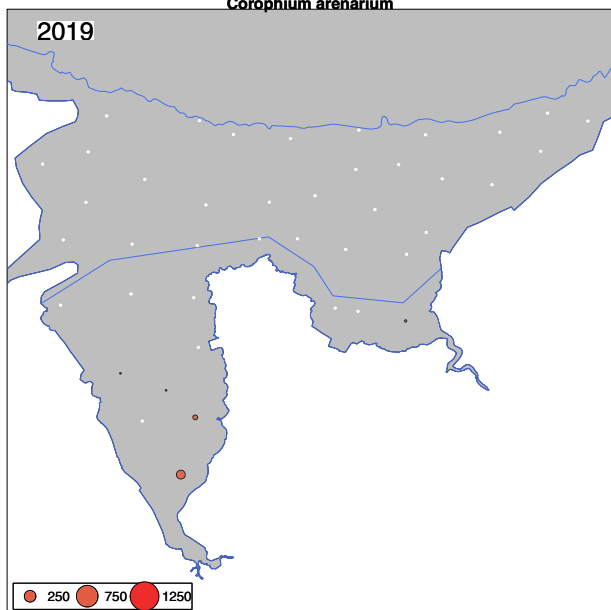
Chaetozone gibber

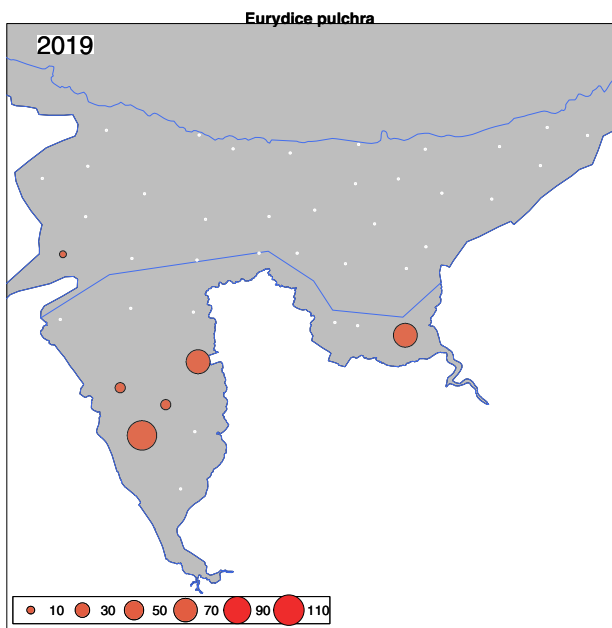
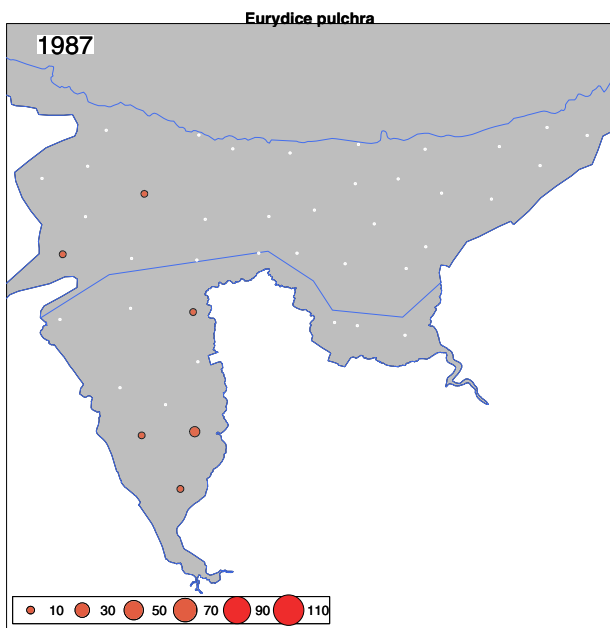
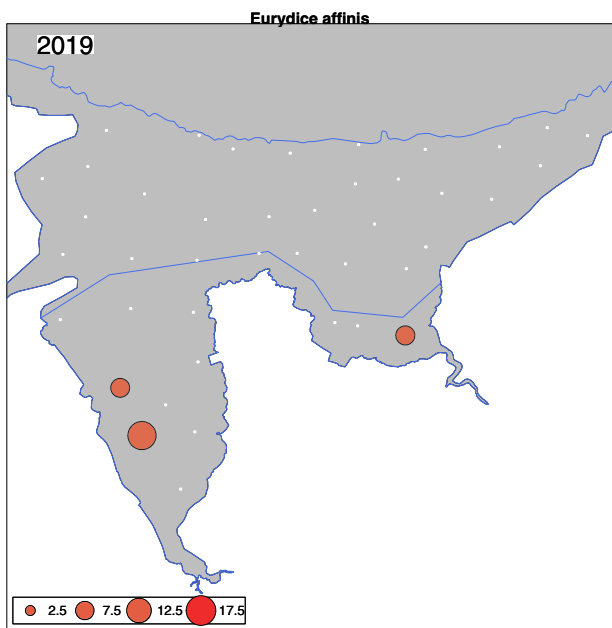
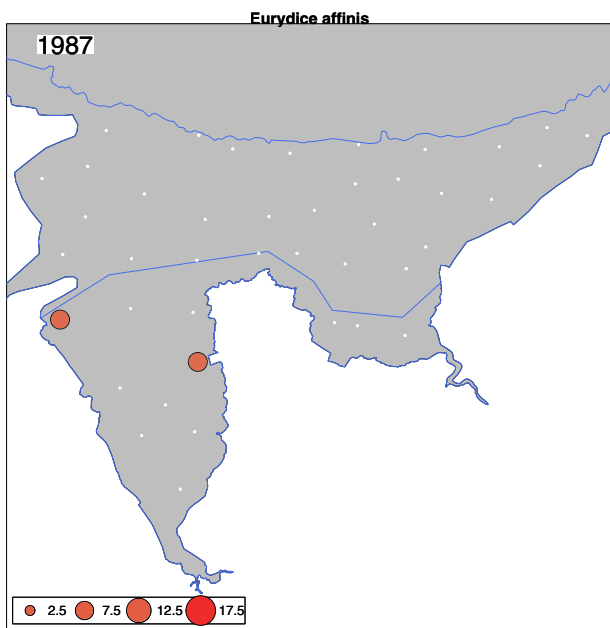
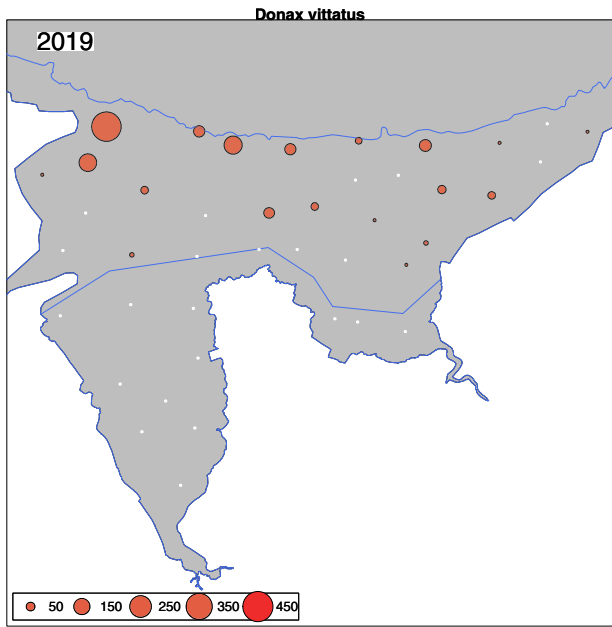
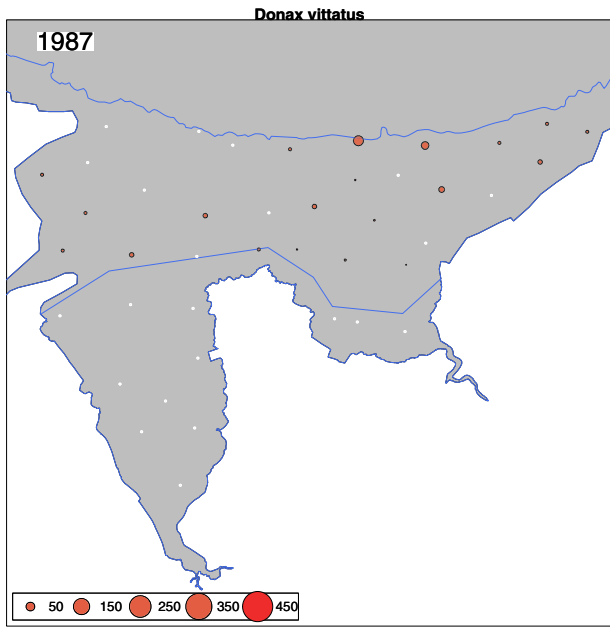


Corophium arenarium

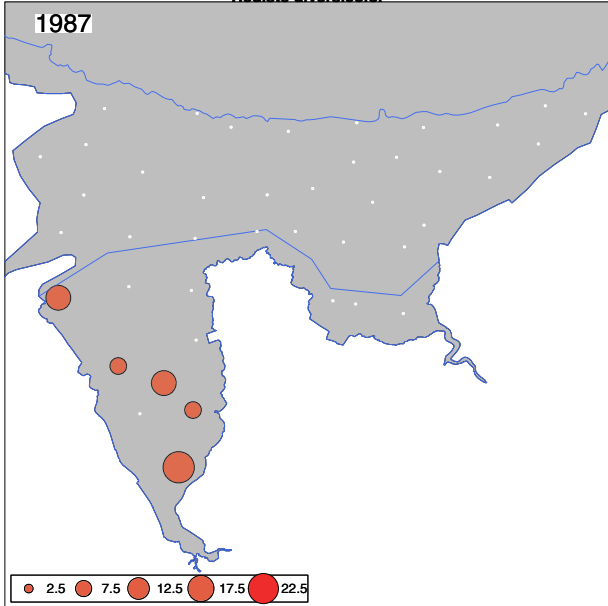


Corophium arenarium

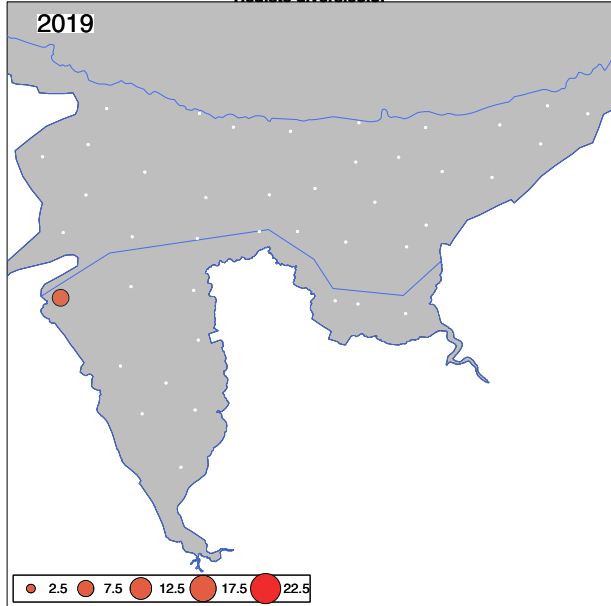




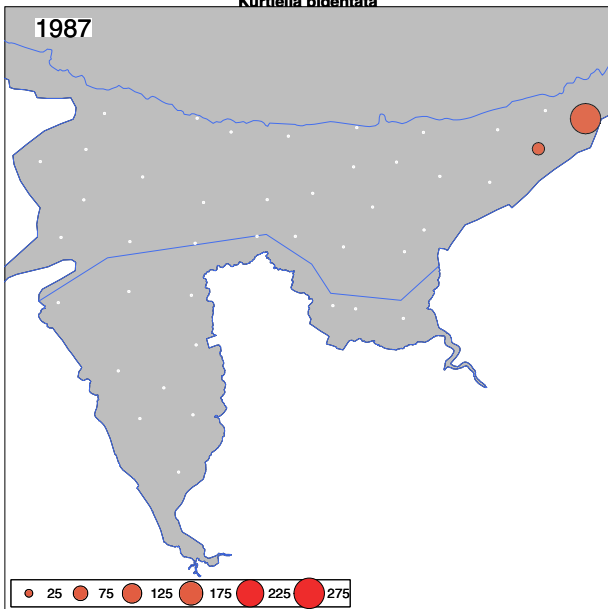
Hediste diversicolor



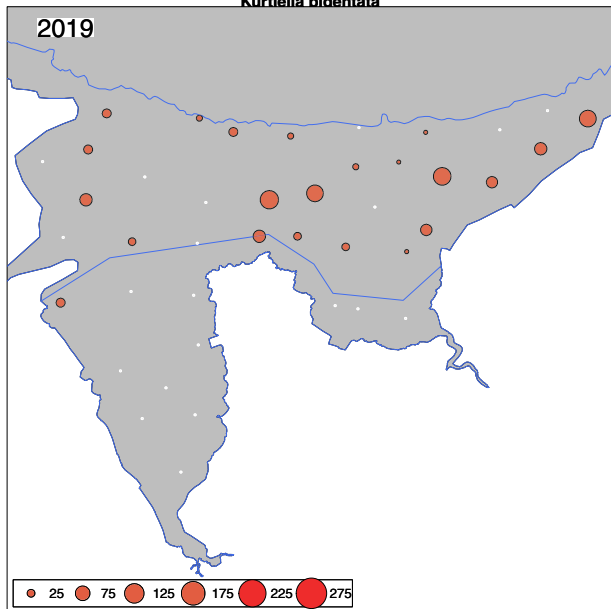
Hediste diversicolor



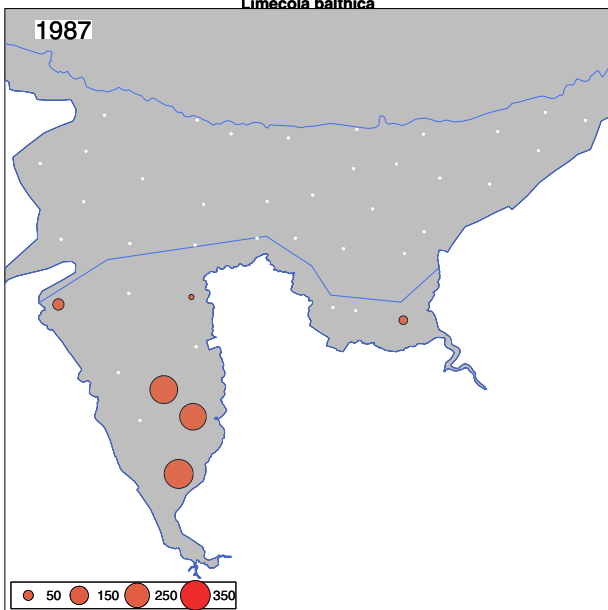
Kurtiella bidentata



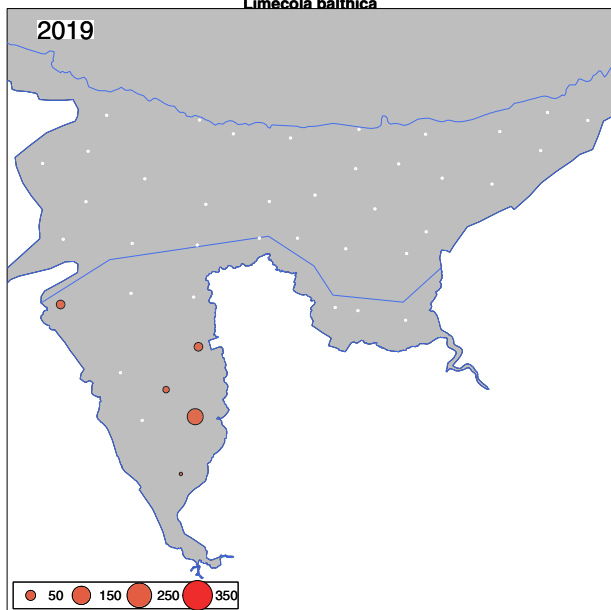
Kurtiella bidentata

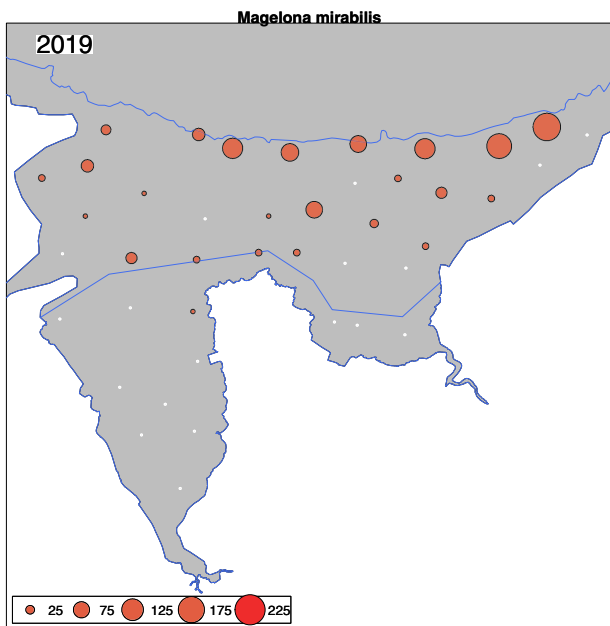
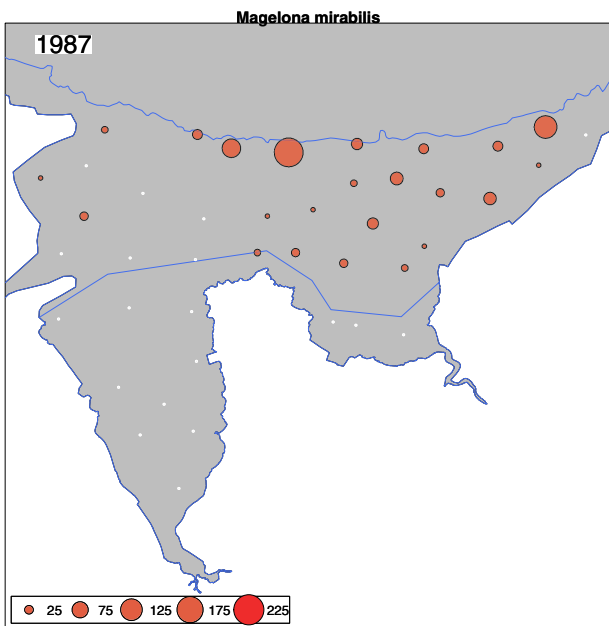
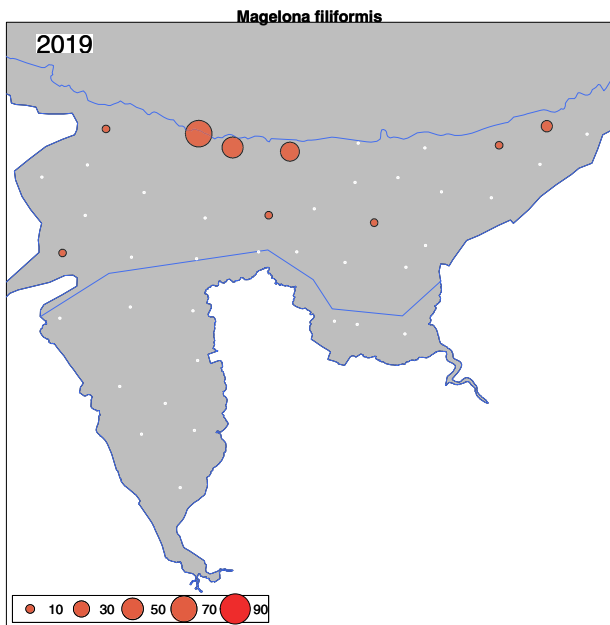
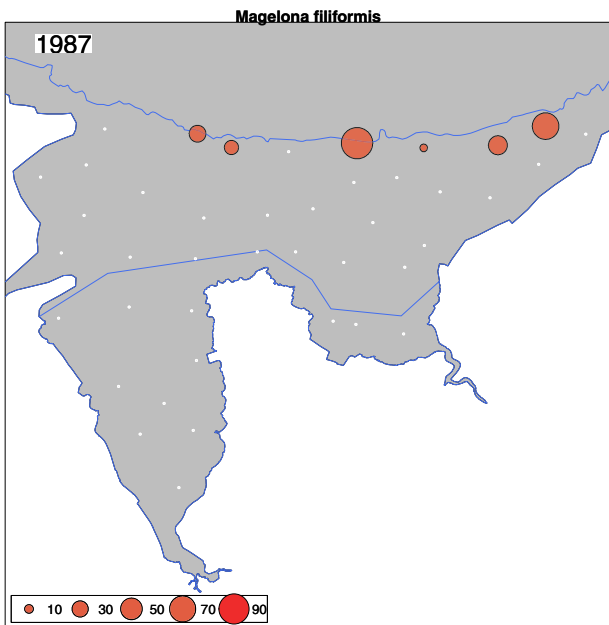
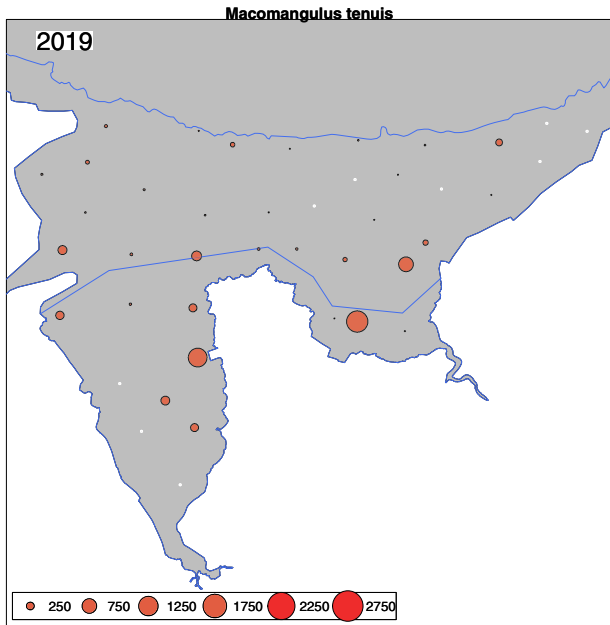
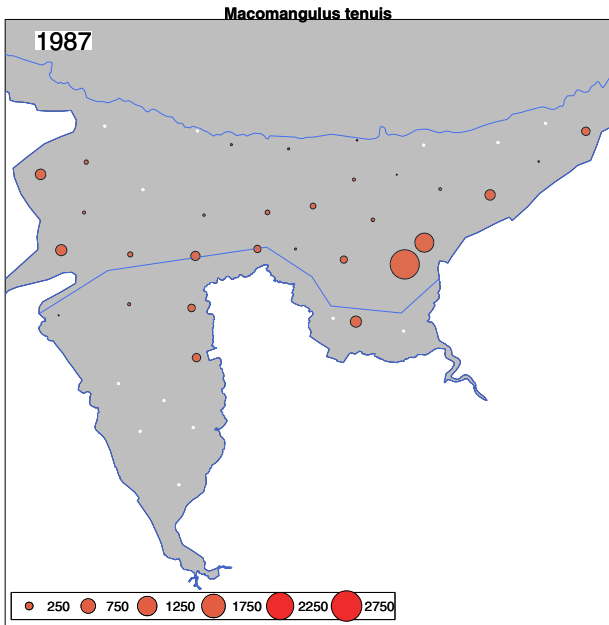


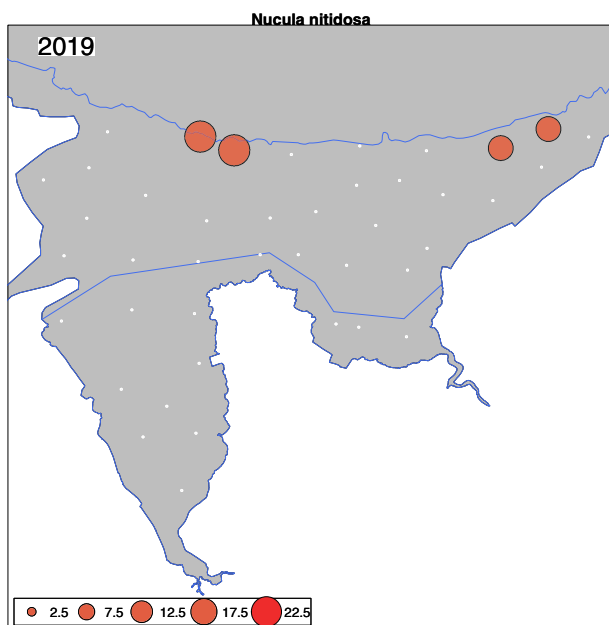
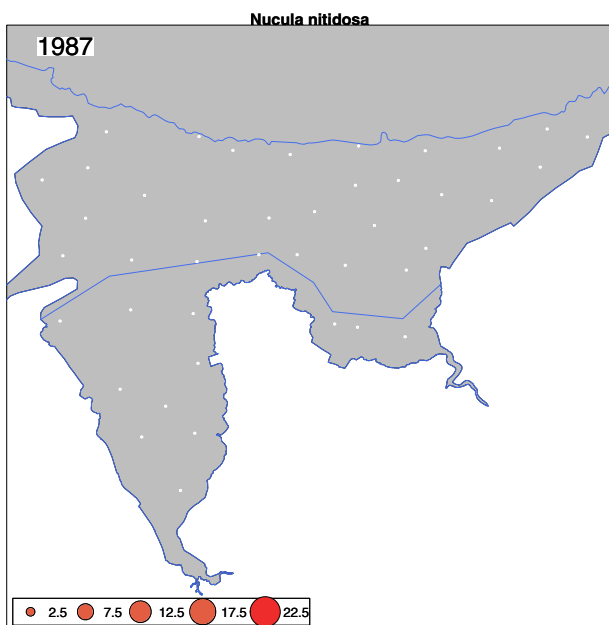
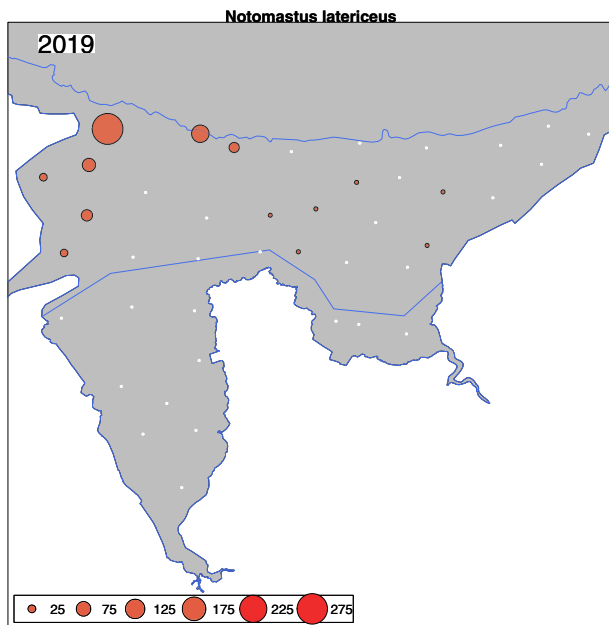
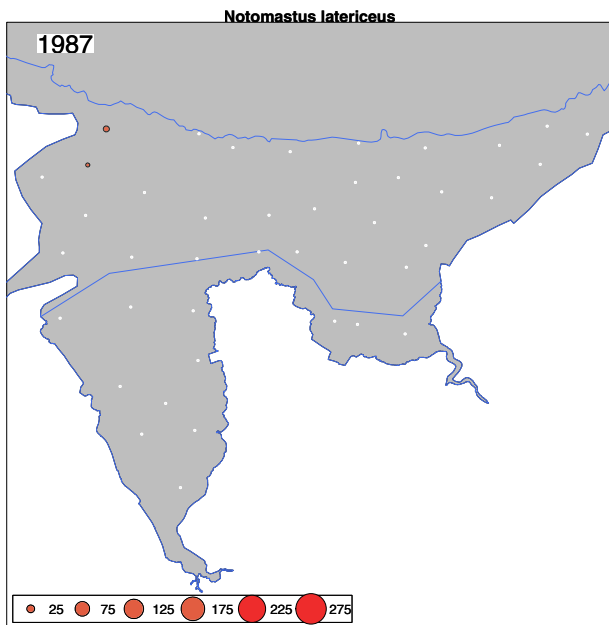
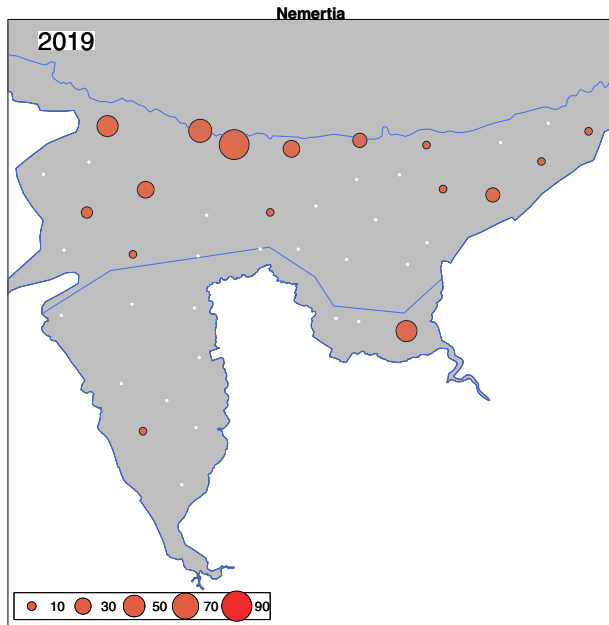
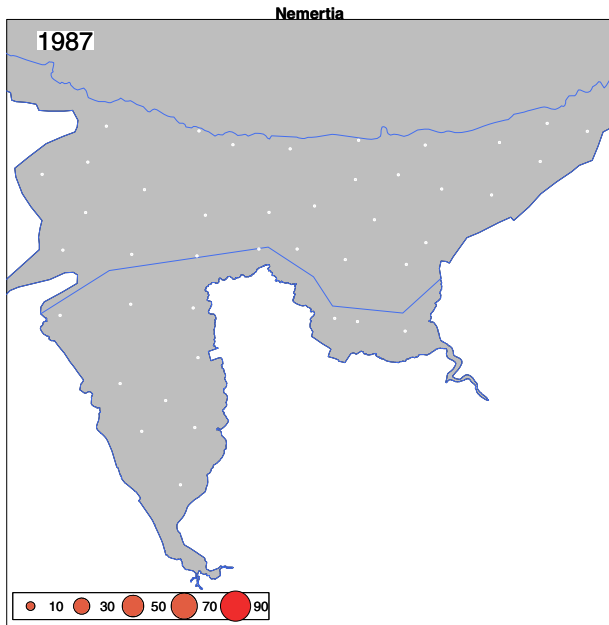
Limecola balthica

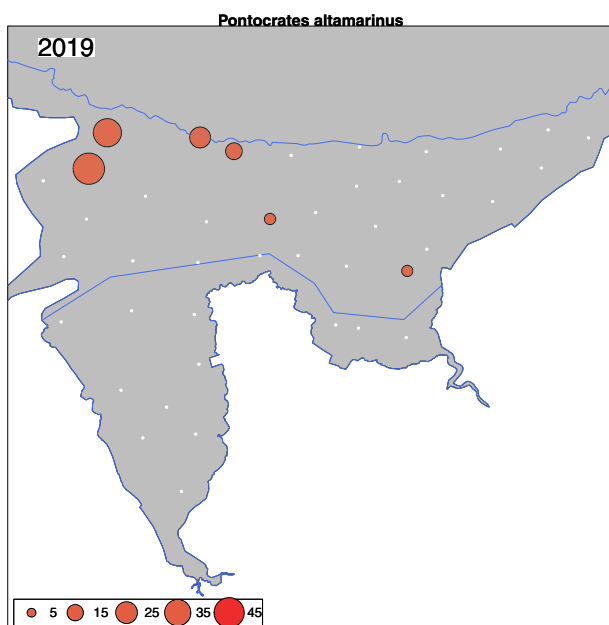
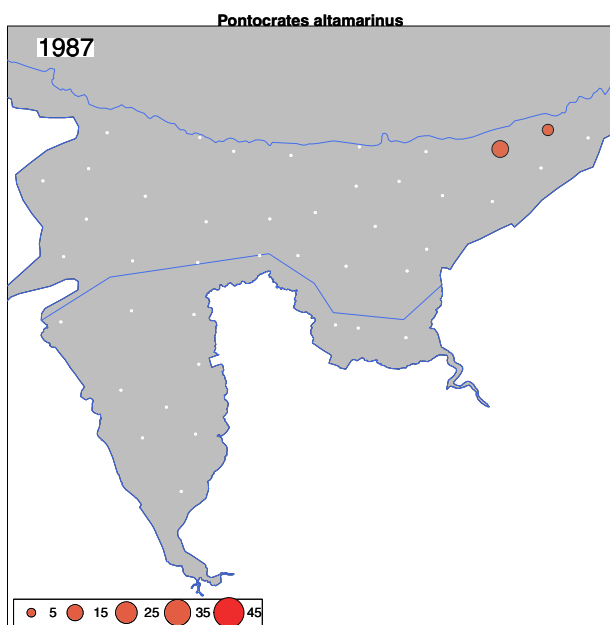
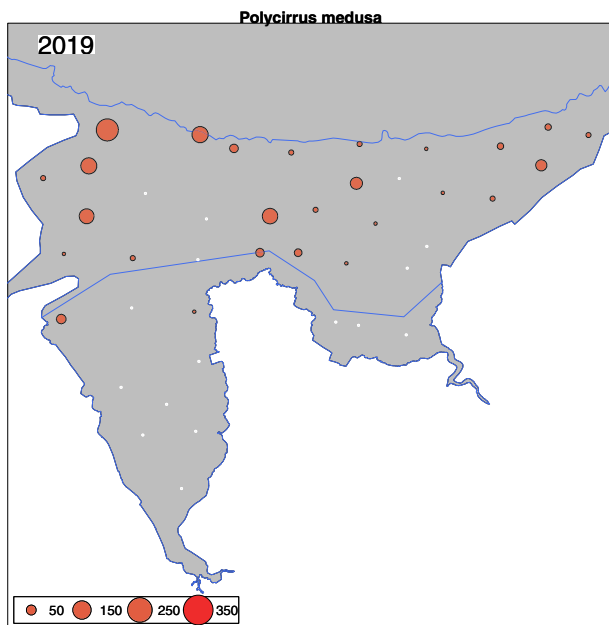
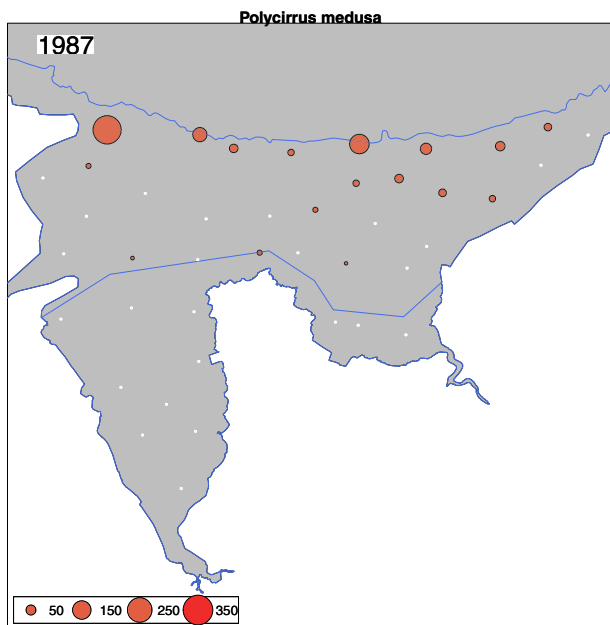
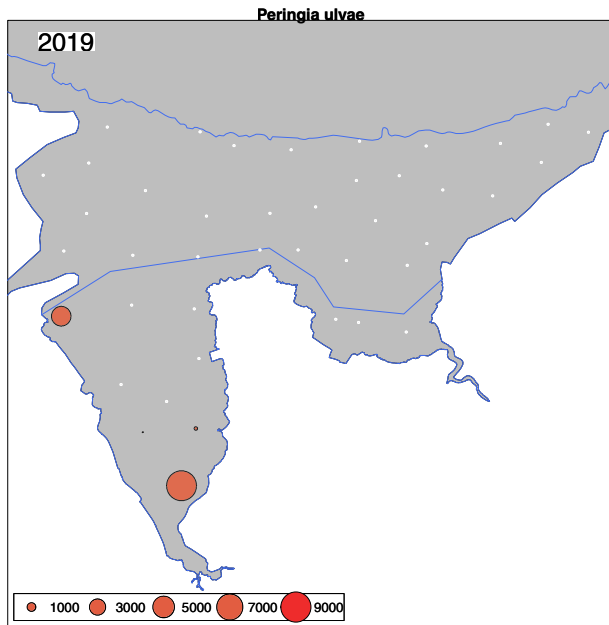
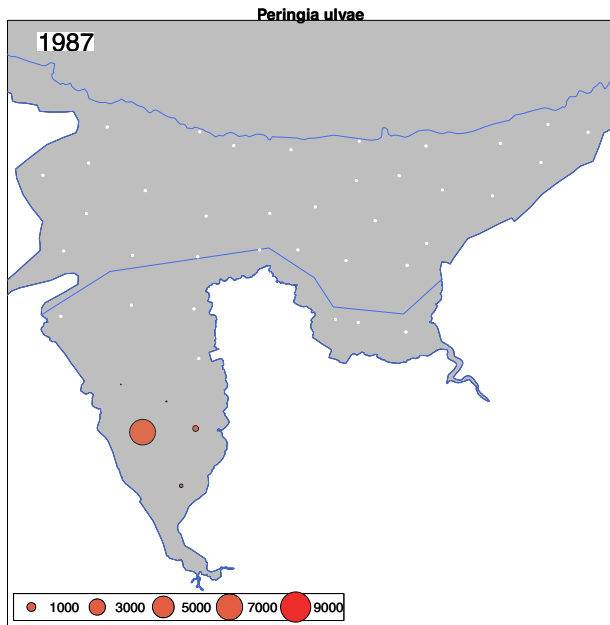


Limecola balthica

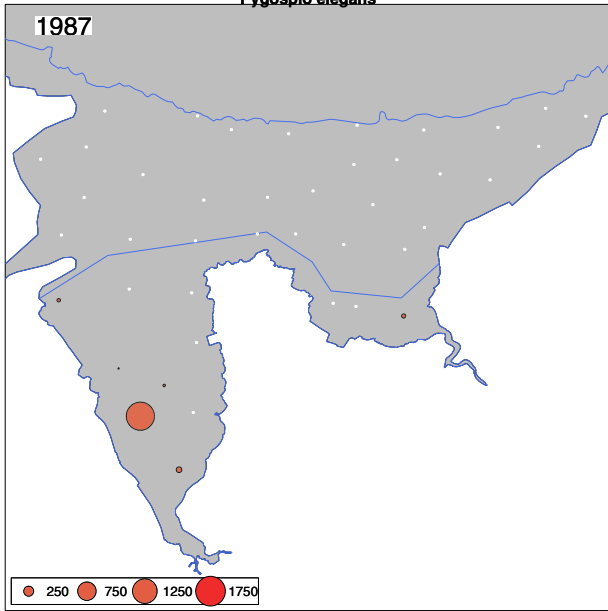




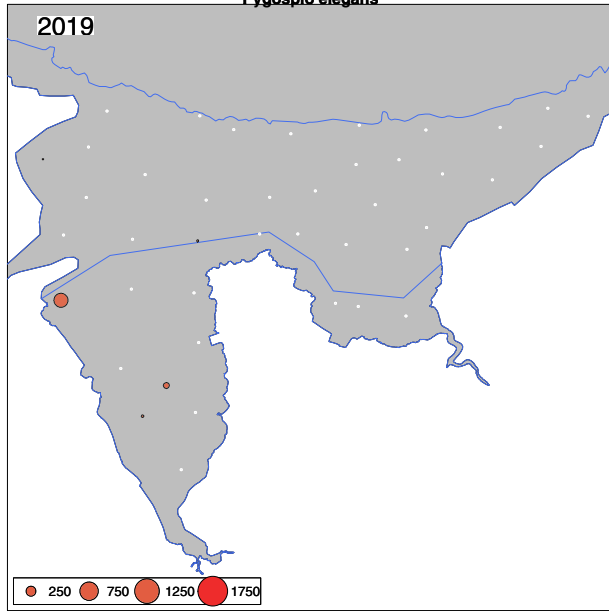




Pygospio elegans



Pygospio elegans





Réserve Naturelle BAIE DE SAINT-BRIEUC

Réserve Naturelle Nationale de la Baie de Saint Briec

site de l'Etoile

22120 Hillion

02.96.32.31.40

anthony.sturbois@espaces-naturels.fr

http : //www.reservebaiedesaintbrieuc.com

Référence :

A. Sturbois, G. Cormy, G. Schaal, O. Gauthier, A. Ponsoero, P. Le Mao, P. Riera, N. Desroy, 2021, Trajectoires taxonomique et fonctionnelle des communautés benthiques intertidales du fond de baie de Saint-Brieuc (Manche Occidentale). Réserve naturelle nationale de la baie de Saint-Brieuc, 62 pages.



Coordonné par :



CNRS UPMC
Station Biologique
Roscoff

Financé et soutenu par:



Saint-Brieuc Agglomération

5 rue du 71ème RI

22000 St-Brieuc

Téléphone : 02 96 77 20 00

Site : saintbrieuc-agglo.fr

Email : accueil@sbaa.fr



VivarmorNature

Espace d'Entreprises Keraia

18 rue du Sabot - Bat. C

22400 Ploufragan

Téléphone : 02 96 33 10 57

Site : vivarmor.fr

Email : vivarmor@orange.fr