

CENTRE NATIONAL
DE LA RECHERCHE
SCIENTIFIQUE

Évaluation de l'impact des dérangements d'origine anthropique sur les limicoles de la baie des Veys

Olivier Timsit

3^{ème} rapport d'étude

Octobre 2002

DIRECTION REGIONALE DE
L'ENVIRONNEMENT
BASSE - NORMANDIE

361
ENV

DIRECTION DÉPARTEMENTALE DE L'ÉQUIPEMENT
DE LA MAYOTTE

DDG - DOCUMENTATION

N° D'INVENTAIRE : 4896

Avant-propos.....	2
1. Le macrozoobenthos	3
2. Liaisons entre les basses de données et la cartographie.....	7
a. Répartitions à marée basse	7
i. Limicoles et activités humaines	7
ii. Répartition de la ressource trophique.....	10
b. Densité de limicoles à marée haute.....	11
3. Plan de synthèse de l'étude	12

Avant-propos

Ce rapport intermédiaire est le second traitant du travail effectué dans le cadre de la mission relative à l'« Evaluation de l'impact des dérangements d'origine anthropique sur les limicoles de la baie des Veys ». Cette mission fait l'objet d'une convention d'étude entre la Direction Régionale de l'Environnement de Basse-Normandie d'une part, l'Université de Rennes I et Le Centre National de la Recherche Scientifique d'autre part. Elle est réalisée au sein de l'Unité Mixte de Recherche UMR 6553 « Fonctionnement des écosystèmes et biologie de la conservation (ECOBIO) », sous la responsabilité scientifique du Professeur Jean-Claude Lefeuvre.

Ce travail s'intègre dans un programme de recherche de thèse de troisième cycle, débuté en octobre 1998. Il a fait l'objet de deux contrats de collaboration de recherche entre l'Université de Rennes I et l'Association Claude Hettier de Boislambert, d'octobre 1998 à mai 1999 (« Etude spatio-temporelle des stationnements de limicoles en Baie des Veys. Relations avec les activités humaines »), et d'octobre 2000 à janvier 2001 (« Caractérisation de l'estran de la Baie des Veys en vue d'une étude fonctionnelle de la répartition spatiale des limicoles »). Il a bénéficié du soutien financier de l'UMR 6553, du Parc Naturel Régional des Marais du Cotentin et du Bessin, de la Réserve Naturelle du Domaine de Beauguillot et de La Direction Régionale de l'Environnement de Basse-Normandie.

La mission actuelle s'appuie en grande partie sur le travail et les connaissances déjà acquises depuis le début de cette thèse, et qui ont fait l'objet de quatre rapports, de deux présentations écrites, et d'une première synthèse.

Lors des derniers mois d'exercices, nous avons achevé nos travaux de tri, d'identification et d'analyse du macrozoobenthos. Les échantillons granulométriques ont été traités mais leur analyse est en cours. Nous avons mis au point les liaisons entre les différentes bases de données, concernant les observations de limicoles, les activités humaines, le macrozoobenthos, et notre système d'information géographique.

Avec ces différentes informations à notre disposition, nous avons élaboré le plan de synthèse de cette étude.

1. Le macrozoobenthos

Nous avons traité l'ensemble de notre échantillonnage macrozoobenthique.

L'ensemble des prélèvements effectués sur les stations a été trié, identifié et compté. Les biomasses ont été obtenues, pour chaque station, au niveau de l'espèce en ce qui concerne les Bivalves, le Prosobranch *Hydrobia ulvae*, et les Polychètes *Arenicola marina* et *Hediste diversicolor*. Les autres Polychètes ont été regroupés tout comme les Crustacés (exception faite des Portunidae constituant une autre classe), les Némertes et les oligochètes.

Nous avons pu, à partir de ces données, cartographier les peuplements benthiques de la baie des Veys et extrapoler par kriging la distribution spatiale de la biomasse concernée.

Ces résultats nous permettent de comparer la répartition spatiale des limicoles à celle de leur ressource alimentaire.

Nous avons comparé ces résultats sur le macrozoobenthos à ceux obtenus lors d'études précédentes sur ce site. Ceci nous a permis de connaître l'évolution actuelle de la ressource trophique.

Ces travaux ont fait l'objet d'une publication en collaboration avec Bernard Sylvand de l'UMR 6143 M2C et Jean-Claude Lefeuvre du Muséum National d'Histoire Naturelle et de l'UMR 6553 "EcoBio". Elle est soumise aux Comptes Rendus Biologiques de l'Académie des Sciences de Paris et est intitulée : Evolution de la répartition du macrozoobenthos intertidal en baie des Veys.

En voici une version abrégée présentant l'ensemble de ce travail, ses principales conclusions ainsi que les deux figures les illustrant (figures 1 et 2) :

Les milieux estuariens sont en constante diminution en raison de la transgression marine en cours. Cette évolution est accélérée par les impacts des aménagements littoraux qui réduisent les surfaces intertidales (polders, endiguements...). Le monitoring à long terme est nécessaire à la compréhension des conséquences induites sur le fonctionnement de ces écosystèmes. Il permet aussi de prévoir l'impact de futurs aménagements.

Un monitoring à long terme a été mené sur les faciès morphosédimentaires et la faune macrobenthique associée depuis 1969 en baie des Veys (côte française de la Manche orientale) et un modèle prédictif de son évolution a été élaboré. Dans ce contexte, nous avons réalisé une nouvelle cartographie des peuplements macrozoobenthiques. Elle nous permet de discuter de l'évolution de leur répartition spatiale et de la comparer aux prédictions du modèle.

Cette baie estuarienne, ouverte vers le nord-nord-est sur la mer, couvre 37 km² et présente un marnage de 7m. Elle a fait l'objet d'endiguements de polders jusqu'en 1972, puis d'un important développement de l'ostréiculture dans sa partie orientale. La cartographie du macrozoobenthos a été réalisée en novembre 2000 à partir de 74 stations d'échantillonnages (0,06m² en 3 répliquats, tamisage sur maille carrée de 1mm) réparties en 16 transects.

Nous avons exprimé nos résultats en densité, richesse spécifique S, indice synthétique de Shannon-Weaver H', indice de régularité de Simpson et biomasse (AFDW). Nous les avons extrapolé par kriging. Les peuplements ont été identifiés par Analyse factorielle des correspondances (AFC) et Classification Ascendante Hiérarchique (CAH). Ils sont caractérisés par l'indice de constance C et l'indice de fidélité F de leurs principales espèces.

Soixante-sept taxa ont été identifiés. Les Crustacés, les Mollusques et les Annélides représentent chacun un tiers des effectifs. Les seuls Bivalves constituent toutefois 75% de la biomasse et les Annélides 20%. Les plus fortes biomasses sont observées en fond de baie et décroissent vers son embouchure. Les densités suivent le même gradient avec toutefois une dissymétrie est-ouest. Le flanc ouest présente les plus fortes densités, en raison de l'abondance de *Hydrobia ulvae* et *Corophium arenarium*.

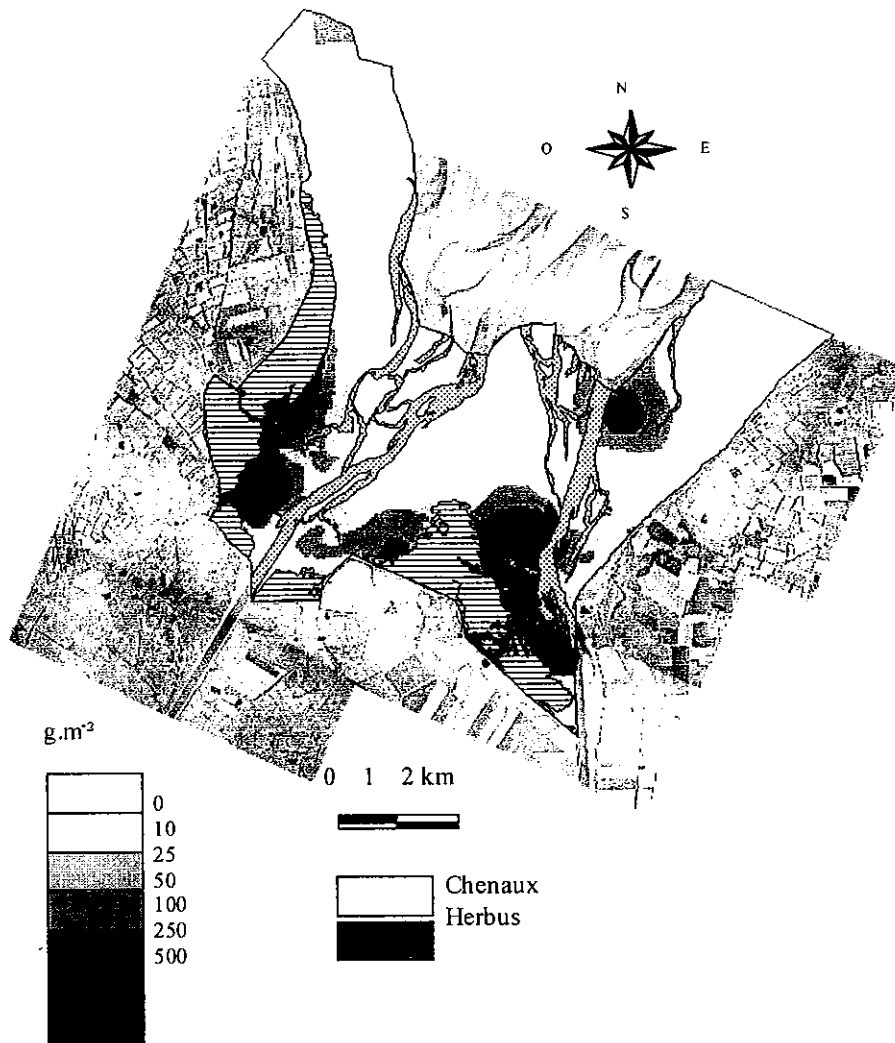


Figure 1 : Répartition de la biomasse totale (g.m^{-2}).

Le benthos s'organise autour de la communauté boréo-atlantique à *Macoma*. Les 5 peuplements principaux identifiés se répartissent dans l'espace suivant le même schéma. En fond de baie nous avons un assemblage estuarien de transition caractérisé par *Mya arenaria*, *Abra tenuis*, *H. ulvae* et *Cyathura carinata*. Un peuplement interne des moyens niveaux, typique d'une communauté à *Macoma*, lui succède. Dans la partie médiane de la baie, nous avons un assemblage estuarien composite à influence marine. Sur le corps central et le flanc ouest, le peuplement reflète l'influence marine exposée : il est caractérisé par *Bathyporeia sarsi* et, dans une moindre mesure, par *B. pilosa* et *C. arenarium* et de très fortes densités d'*H. ulvae*. Sur le flanc est se trouve un peuplement d'influence marine abrité caractérisé par *Lanice conchylega* et *Scoloplos armiger*. Enfin, la partie la plus externe présente un peuplement à influence marine, comme l'atteste la présence de *B. elegans*.

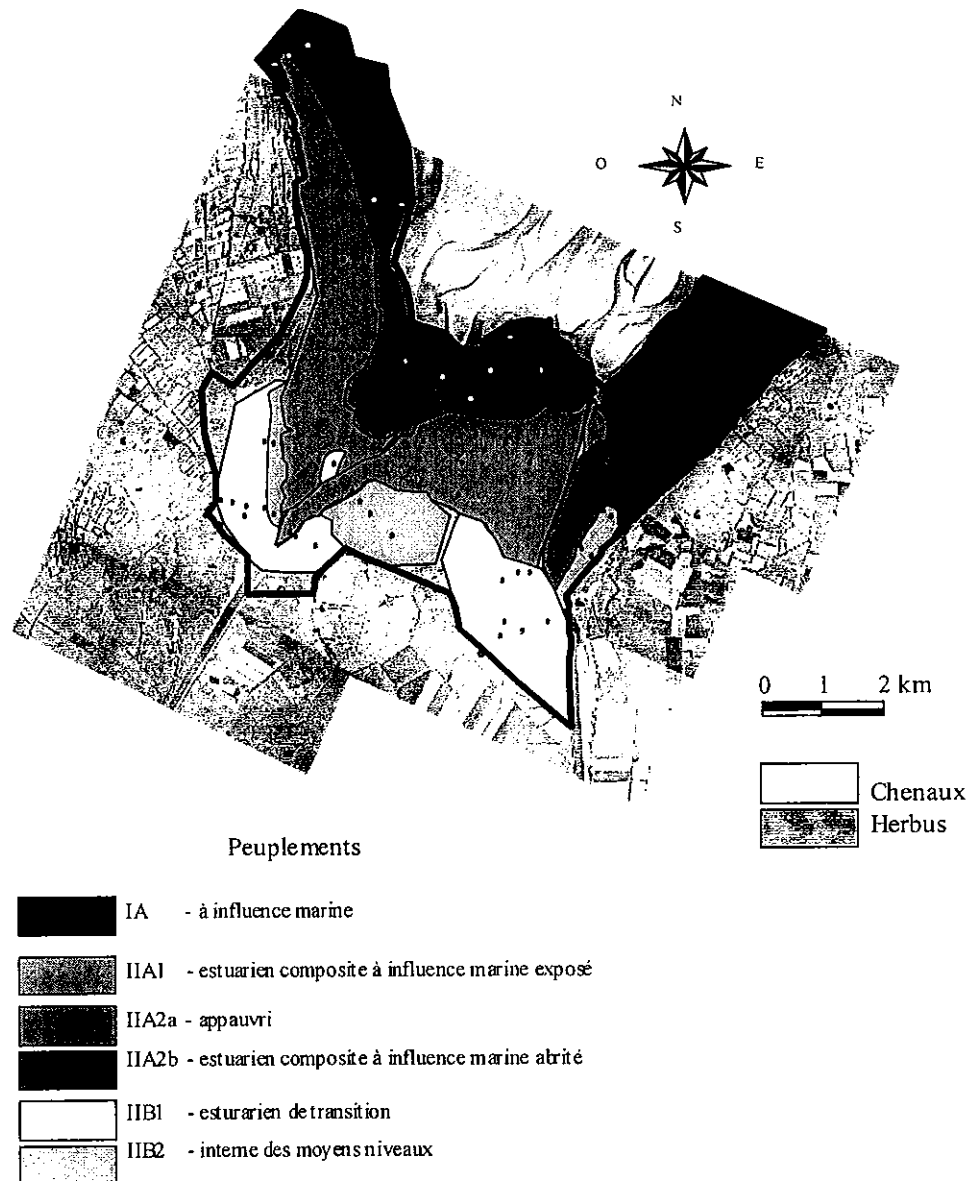


Figure 2 : Répartition des principaux peuplements benthiques (novembre 2000).

En s'appuyant sur les précédents travaux et le modèle prédictif, nous retrouvons le gradient estuarien-marine ainsi que la singularisation du flanc est. L'intrusion marine se poursuit et s'amplifie avec la disparition du peuplement de transition sur le corps central et l'extension de celui caractérisé par l'influence marine au nord, amenant une fusion et une homogénéisation de la partie centrale et occidentale. Sur le flanc oriental, toujours protégé de cette intrusion par le chenal est, l'ancien peuplement a évolué avec la prolifération de *L. conchilega* induite par les installations conchylicoles. De l'ancien peuplement typique à *S.*

armiger et *Urothoe poseidonis*, il ne reste plus qu'une tâche restreinte au sud du parc ostréicole, enrichie par le développement de *Cerastoderma edule*. Enfin nous avons pu observer un appauvrissement au niveau des zones de divagation du chenal ouest et, dans une moindre mesure, du chenal est.

L'évolution spatiale du macrozoobenthos montre ainsi une accélération du processus de comblement prévu par l'intrusion marine et la disparition progressive de la spécificité du flanc est aux abords des exploitations conchylicoles, celles-ci modifiant fortement le milieu en accélérant le processus d'envasement.

En annexe nous présentons la version complète. Cet article étant au stade de la soumission, il pourra faire l'objet de modifications ultérieures.

2. Liaisons entre les bases de données et la cartographie

Afin de pouvoir lier l'ensemble des données obtenues, à savoir la répartition des limicoles, celle des activités humaines et de la ressource alimentaire, nous avons dû élaborer un outil cartographique permettant la mise en concordance de données obtenues de différentes façons et sous différents formats.

Pour réaliser les différentes opérations de mise en concordance des données, plusieurs formats de cartes (des rasters, des lignes et des polygones) ont dû être utilisés. Cela nous a contraint d'abandonner définitivement le premier SIG que nous avons utilisé, Idrisi32© (Clark Labs, Worcester, USA, 2000), principalement de mode raster, pour le remplacer par Arcview© GIS 3.1 (Environmental Systems Research Institute, Inc., 1998), de mode vecteur, plus amène à traiter ces différents formats.

a. Répartitions à marée basse

i. Limicoles et activités humaines

La première étape a été d'obtenir des densités pour les observations de limicoles et d'activités humaines.

Notre grille d'observation géométrique est constituée de carrés de 500m de côté (figure 3). Cela nous permet d'obtenir une matrice en deux dimensions pour certaines analyses spatiales, chaque carré étant référencé par rapport aux autres par des coordonnées x et y. Toutefois, chaque carré ne représente pas la même surface. Sur le terrain nous avons dû

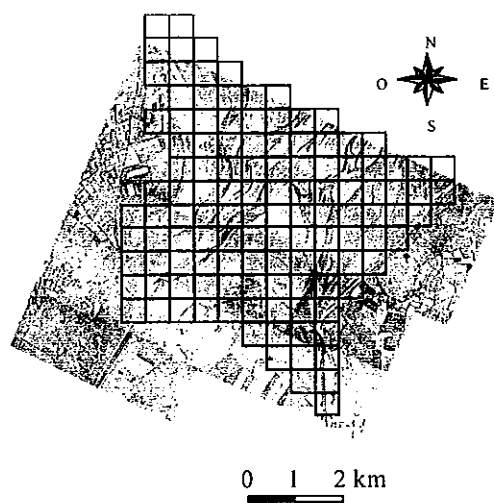


Figure 3 : grille d'observation

utiliser les différents reliefs visibles sur l'estran pour localiser les oiseaux. Ils ne correspondent pas exactement à un maillage carré, les contours ont dû être redéfinis afin d'avoir la surface réelle correspondante. Les différences peuvent être très importantes. La surface des chenaux a été extraite, elle peut effectivement représenter parfois plus de la moitié des carrés d'observation. De même ceux situés sur les bords de la zone d'étude ne sont pas toujours complets, ils débordent parfois sur les polders ou les herbous. Estimer des densités sans tenir compte de ces éléments aurait localement

amené à une très grande surestimation des densités.

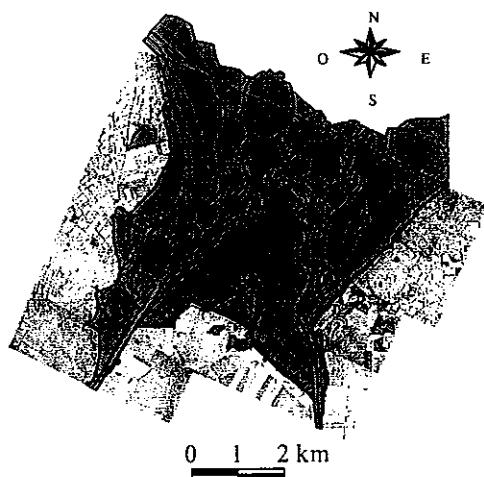


Figure 4 : Polygones constituant l'ensemble du site.

Pour réaliser cette grille, il nous a d'abord fallu disposer d'une représentation de l'ensemble du site sous forme de polygones (figure 4). Nous avons donc étendu la carte déjà réalisée, limitée aux photographies aériennes. Nous avons utilisé le zéro carte marine d'une carte IGN pour redessiner la limite de l'estran, cette limite n'ayant pas changé.

A partir de cette carte nous avons extrait les limites de la slikke en enlevant les herbous et l'ensemble du réseau hydrographique pour obtenir un seul polygone (figure 5). Celui-ci a servi d'emporte-pièce, pour enlever de la grille de départ (figure 3), les zones où il ne peut y avoir d'oiseaux.

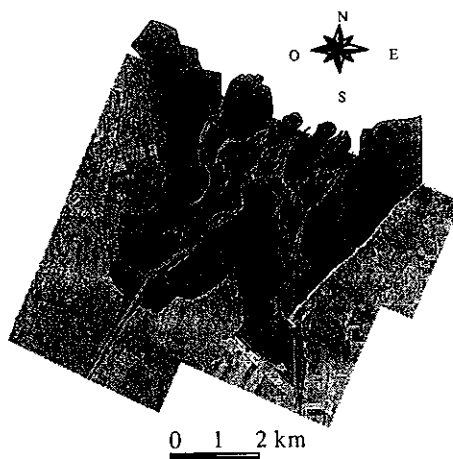


Figure 5 : Polygone représentant le site après union de l'ensemble des polygones et extraction des herbus et du réseau hydrographique.

Une grille constituée de très nombreux polygones de formes diverses a ainsi été obtenue. Pour chaque petit polygone, il a ensuite été attribué la référence du carré d'observation de départ correspondant à nos observations sur le terrain (nombre d'activités humaines et de limicoles). Par exemple (figure 6), le carré d'observation F7 est constitué de trois polygones dont les deux du bord proviennent des carrés de la grille de départ F6 et G7. Trois polygones originaires de F7 se retrouvent par contre attribués à F6, E7 et G7. Nous obtenons ainsi une grille plus proche de la réalité des observations effectuées sur le terrain et nous pouvons en extraire la surface représentée, et donc des densités plus exactes (figure 7).

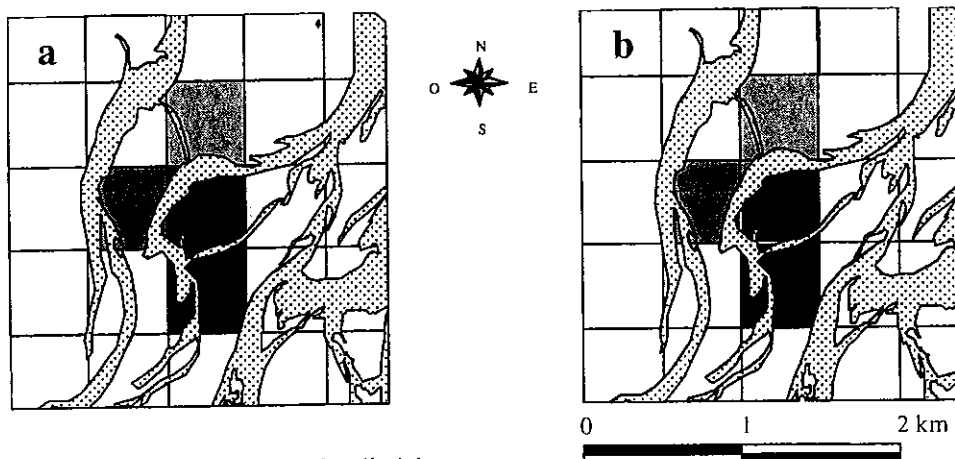


Figure 6a : grille d'observation d'origine.

6b : grille servant à l'extraction des surfaces par carré d'observation.





Figure 7 : Grille permettant l'extraction des surfaces de chaque carré d'observation.

ii. Répartition de la ressource trophique

Pour la ressource trophique, nous avons été confrontés à une autre difficulté technique. Cette dernière est estimée à partir de stations d'échantillonnage réparties sur l'ensemble du site mais celles-ci ne correspondent à aucun carré d'observation en particulier. Un échantillonnage systématique de chaque carré n'a pu être réalisé en raison du nombre trop important de stations que cela aurait représenté. Nous n'aurions pas pu traiter tous les échantillons. Il nous faut toutefois une estimation de cette ressource par carré afin de la mettre en relation avec la présence d'oiseaux. Nous avons donc extrapolé par kriging les résultats obtenus à l'ensemble du site. Pour cela il nous a fallu définir la limite de cette extrapolation, puis masquer les surfaces couvertes par les chenaux. Nous obtenons ainsi des cartes de répartition comme celle présentée en figure 2. Ces cartes sont toutefois en mode raster. Pour avoir une moyenne des densités par carré, nous les couplons à la carte de la grille (figure 7) et nous effectuons la moyenne de la valeur de chaque raster.

Nous avons ainsi, par carré, des densités d'oiseaux, de présence humaine et de biomasse de macrozoobenthos. Les surfaces étant identiques, nous pouvons alors comparer ces différentes variables entre elles.

b. Densité de limicoles à marée haute

Lors des hautes mers, les observations de limicoles ne peuvent être exprimées en densité par unité de surface. En fonction des coefficients de marées, les surfaces non recouvertes peuvent varier de façon importante. En effet, à marée haute les zones découvertes ne représentent qu'une étroite bande longeant la côte. Pour pallier à cette forte variabilité de surface que nous ne pouvons quantifier, nous avons fait le choix d'exprimer les densités d'oiseaux au reposoir par unité de longueur de côte et non de surface. Cette longueur ne varie pas, excepté lors des grands coefficients pendant lesquels la mer recouvre les herbues. En utilisant cette unité de mesure nous pouvons donc comparer les différentes observations entre elles.

Contrairement à la répartition à marée basse, lors des hautes mers, les limicoles utilisent aussi deux mares situées dans les polders. L'une de ces mares se situe dans la réserve Naturelle de Beauguillot, l'autre dans la réserve du Conservatoire de l'Espace Littoral et des Rivages Lacustres. Dans ces mares, les niveaux d'eau varient en cours d'année, modifiant la longueur de berge. Pour conserver notre unité de mesure, nous avons utilisé la longueur des mares plutôt que leur périmètre.

Pour obtenir ces longueurs, nous avons retracé le trait de côte correspondant et la limite des herbues que nous avons simplifiée pour ne pas tenir compte des zones trop sinueuses. Nous y avons adjoint la longueur des mares. Nous croisons ensuite ce tracé à notre grille d'observation pour obtenir la longueur de côte par carré. Nous pouvons alors faire le rapport entre, d'une part, les observations de limicoles et d'activités humaines à marée haute par carré et, d'autre part, la longueur de côte afin d'obtenir les densités par mètre.

3. Plan de synthèse de l'étude

I Introduction

Les zones humides se trouvent menacées en raison de nombreuses pressions anthropiques. Elles sont non seulement sujettes à une réduction de leur superficie mais aussi à des modifications pouvant remettre en cause leur rôle fonctionnel vis à vis de son patrimoine biologique, notamment de son avifaune qui lui est inféodée.

Différentes pratiques humaines peuvent perturber le rôle fonctionnel de ces milieux de façon durable (notion de perturbation) ou de façon temporaire (notion de dérangement).

Les impacts possibles sur les populations d'oiseaux peuvent être de plusieurs ordres, depuis l'abandon du site lorsque celui-ci ne peut plus subvenir aux besoins minimums des oiseaux, jusqu'à la fragilisation de leurs capacités reproductrices lorsqu'il ne permet plus que la survie des oiseaux.

En raison de leur cycle biologique annuel, ces oiseaux utilisent deux lieux sensibles, leurs zones de reproduction et leurs quartiers d'hivernage (et de haltes migratoires). Ces dernières, pour remplir leur rôle d'étape migratoire et de site d'hivernage doivent pouvoir répondre aux principales attentes des oiseaux : fournir des zones de repos et d'alimentation.

Les anatidés ont fait l'objet de nombreuses études contrairement aux limicoles. Ces derniers présentent un cycle journalier différent, n'utilisent pas les mêmes milieux et se rencontrent plus fréquemment sur les estuaires.

Espèces inféodées aux zones humides, les limicoles se voient menacés non seulement par les prélèvements cynégétiques, mais aussi par les modifications de leurs habitats : réduction des surfaces disponibles et altération de leur qualité (diminution des ressources, inaccessibilité des milieux par dérangement).

Les ressources présentes ne sont pas toujours disponibles. Il faut prendre en compte l'accessibilité aux ressources (reposoir et alimentation) afin de déterminer celles réellement disponibles et pouvant par conséquent répondre aux besoins physiologiques des oiseaux (notion de capacité d'accueil).

Selon la théorie de l' « optimal foraging », les oiseaux utilisent de la façon la plus efficiente les ressources à leur disposition en intégrant l'ensemble des facteurs interférant dans cette disponibilité.

Le dérangement modifie l'accessibilité de la ressource. Dans quelle mesure est-elle compensée par une modification du comportement (répartition spatiale différente mais permettant une exploitation globale suffisante de la ressource) ?

Nous avons choisi comme échelle d'étude spatiale un site complet. Ce dernier permet de remplir l'ensemble des fonctions nécessaires aux limicoles pendant les migrations et l'hivernage. Notre unité temporelle d'étude est le mois : cette approche mensuelle permet de

tenir compte des migrations et de l'hivernage. Pour travailler à ces échelles, nous étudions les oiseaux au niveau d'organisation de la communauté et des populations.

Avec cette approche, nous pouvons établir un bilan global de l'exploitation du site sans tenir compte des phénomènes individuels dont l'importance se trouve limitée à ces échelles.

II Site d'étude

II.A Description générale

Cette baie macrotidale se caractérise par la nature de ses côtes (digues, plages de galets, plages dunaires), ses herbues, et à marée basse par son réseau hydrographique et la nature de ses grandes formations sédimentaires. Sa dynamique d'évolution permet de mieux comprendre sa structure actuelle, et son devenir.

II.B Evolution bio-sédimentaire

La baie des Veys connaît une évolution physique en raison de phénomènes naturels et anthropiques. Cette évolution provoque des modifications sur les peuplements benthiques, principale source d'alimentation des limicoles. La modification générale de ces milieux peut ainsi entraîner une modification de son exploitation par les oiseaux. Afin de comprendre l'évolution des effectifs de limicoles observés sur ce site, nous avons réalisé une étude bio-sédimentaire. Au regard des travaux précédemment réalisés, nous dresserons un bilan de l'évolution bio-sédimentaire au cours des vingt dernières années.

II.B.1 Evolution des sédiments

Nous proposons une cartographie complète des grandes formations sédimentaires et nous la comparons à celles déjà existantes. Nous discutons ensuite des évolutions constatées et de celles prédites par le modèle bio-sédimentaire.

II.B.2 Evolution du macrozoobenthos

Le macrozoobenthos est associé aux formations sédimentaires et évolue avec elles. Constituant la principale ressource alimentaire des oiseaux, nous étudions sa répartition et son évolution.

La répartition de la biomasse du macrozoobenthos sera utilisée afin de comprendre la distribution spatiale des oiseaux sur le site : elle servira d'indicateur (valeur relative) de la fraction de proies assimilables.

II.C Exploitations humaines

Sur les différentes activités humaines pratiquées en baie des Veys, sont prises en compte celles pouvant potentiellement déranger ou perturber le milieu.

La présence humaine ponctuelle provoque des dérangements : elle est en effet à l'origine d'envols des oiseaux et d'abandons temporaires des sites d'alimentation (pendant la durée de cette présence). Si cette dernière est trop fréquente, elle peut provoquer un abandon définitif de certaines zones d'alimentation ou de reposoirs. La grande variété des comportements humains, selon le type d'activité, peut entraîner une réponse comportementale d'évitement variable selon les différentes espèces d'oiseaux. Nous distinguons donc comme activité, les activités cynégétiques, la pêche à pied (professionnelle ou récréative, de coques ou d'annélides), le tourisme de type promenade, les activités équestres, les activités conchylicoles et la présence de chiens. Le facteur humain s'exprime aussi de façon permanente et peut alors perturber le milieu. La présence d'exploitations conchylicoles modifie le milieu (sédiment, faune associée mais aussi accessibilité). Les installations de chasses permanentes (gabions) représentent, en fonction des différentes périodes de l'année, être un paramètre de dérangement permanent. Enfin, les zones mises en réserve excluent de façon permanente certains types d'activités et restreignent les autres.

L'intérêt de cette étude est de confronter ces différents modes d'exploitation humaine afin d'estimer l'impact de chacun d'eux sur la répartition des limicoles.

III Fréquentation du site par les limicoles

III.A Quelques chiffres comparatifs

Nous comparons les densités d'oiseaux hivernants sur les principaux sites du nord de la France afin de savoir si la baie des Veys est peu ou fortement exploitée par les limicoles. Ces densités sont calculées en fonction de la surface d'estran mais aussi de la surface de slikke et de marais salés, ainsi que de la longueur de côte. Ceci nous informe sur l'importance relative de ces différents paramètres dans la qualité des sites d'hivernage.

III.B Importance du site pour les populations de limicoles

Quelle que soit leur qualité, les différents sites n'ont pas la même importance pour les populations de limicoles. Le nombre d'individus qu'ils accueillent en hiver en est un bon indicateur. Pour situer l'intérêt de la baie des Veys à différentes échelles, nous comparons les effectifs de limicoles à ceux observés aux échelles internationale (populations de l'ouest européen), nationale, régionale (populations du nord de la France et populations de la Manche) et locale. La composition du peuplement est aussi comparée à celle observée aux autres échelles.

Les effectifs de limicoles varient fortement d'une année sur l'autre. Nous utilisons donc le cumul des effectifs sur trois années pour étudier l'évolution des peuplements. Afin de définir l'importance du site et l'évolution de son utilisation par les oiseaux, nous effectuons des comparaisons intra- et inter-sites.

III.B.1 Evolutions en baie des Veys

L'évolution des effectifs des différentes espèces présentes en baie des Veys et la composition de l'assemblage spécifique sont analysées sur les vingt dernières années. Les tendances ainsi observées sont mises en relation avec l'évolution du site (évolution bio-sédimentaire...).

III.B.2 Comparaisons inter-sites

Nous comparons les évolutions des populations et de la composition du peuplement de limicoles de la baie des Veys avec celles observées aux différentes échelles.

III.B.3 Variation mensuelle et rôle du site

Les limicoles utilisent le site différemment selon les saisons. Pour déterminer les différentes phases du cycle biologique (estivage, migration post-nuptiale, hivernage et migration pré-nuptiale), nous étudions les différentes structures mensuelles du peuplement.

IV Utilisation du site comme reposoir

Avec la ressource trophique, la capacité d'utilisation du site comme zone de remise est une des deux principales fonctions remplies par les zones humides lors des phases essentielles mise en avant précédemment.

Deux questions sont sous-jacentes : la capacité d'accueil des reposoirs est-elle le facteur limitant l'exploitation du site par les limicoles ? et, la capacité d'accueil est-elle modifiée par les activités humaines ?

IV.A Reposoirs potentiels

Pour définir les zones utilisées comme remises (reposoirs), nous utilisons les observations effectuées à marée haute. En prenant les effectifs maximum observés dans chacune de ces zones, sur l'ensemble de l'année, nous obtenons la capacité d'accueil minimale du site en reposoir.

IV.B Perturbation humaine

Si la présence humaine perturbe les limicoles sur leurs reposoirs, elle peut modifier la répartition des oiseaux remisés, soit en fonction de présence observée (dérangement direct) soit en conduisant à l'abandon des sites de repos potentiels en raison de dérangements trop fréquents (dérangement indirect).

IV.B.1 Effets directs sur l'utilisation des reposoirs

Pour estimer l'effet du dérangement direct, nous comparons les densités d'oiseaux sur les mêmes zones en fonction de la présence / absence d'activités humaines.

IV.B.2 Effets indirects, variation d'utilisation au cours de l'année

Concernant les dérangements indirects, nous nous baserons sur les différences saisonnières des pratiques humaines et sur l'existence des zones protégées. Entre autre, le comportement des oiseaux peut être différent selon qu'ils sont en période de migration ou d'hivernage.

C'est pourquoi nous comparons la répartition des oiseaux en fonction des trois grandes périodes d'utilisation du site (les deux migrations et l'hivernage).

V Utilisation du site comme ressource trophique

V.A Distribution spatiale des limicoles

Selon la théorie de l'« optimal foraging », les oiseaux utilisent les zones les plus profitables. En activité alimentaire cela signifie qu'ils exploitent les endroits où le gain énergétique (la consommation de proies) moins la dépense énergétique (difficulté à capturer les proies, déplacements) est le plus important. Les oiseaux se rencontrent par conséquent sur les zones les plus riches en proies consommables et les moins sujettes à dérangements, c'est à dire, tous paramètres confondus, sur les zones les plus profitables.

V.A.1 Répartition spatiale des peuplements

Pour connaître la répartition des limicoles à marée basse, nous regroupons les carrés d'observation accueillant des peuplements similaires. Nous obtenons alors une échelle d'analyse plus globale.

V.A.2 Répartitions spatiales spécifiques

Les différentes espèces de limicoles n'utilisent pas les mêmes ressources et n'utilisent donc pas les mêmes zones d'alimentation. Les répartitions des espèces les plus abondantes seront alors étudiées en relation avec les caractéristiques du milieu.

V.B Relations entre activités humaines et répartition des limicoles

Pour étudier l'influence des activités humaines sur la répartition spatiale des limicoles, nous comparons, par carré et par zone d'utilisation (définies en V.A.2), les densités pour les espèces cibles étudiées, avec ou sans activités humaines. Nous pourrions ainsi estimer le degré relatif de perturbation engendré par les différents types d'activités, et déterminer la variabilité de la réponse selon l'espèce.

V.C Distribution spatiale et ressource trophique

V.C.1 Distribution des proies potentielles

Pour réaliser la cartographie de la ressource potentiellement exploitable, nous nous sommes basés sur les connaissances bibliographiques du régime alimentaire des limicoles, et

sur la composition du macrozoobenthos dans les zones où les densités maximums d'oiseaux ont été relevées.

V.C.2 Relation entre ressource trophique et zones d'alimentation

Pour savoir si la ressource permet de prédire à elle-seule l'exploitation du site par les limicoles, nous confrontons les cartes théoriques de répartition de la ressource à celles de répartition des limicoles.

Pour se faire, nous réalisons une cartographie de la répartition attendue des limicoles, dont la densité des oiseaux est proportionnelle à celle des proies.

V.D Bilan de l'occupation du site

V.D.1 Estimation de la ressource consommée

En fonction des distributions observées, nous établissons le bilan de la consommation des limicoles. Comparée à la ressource, nous en déduisons la capacité trophique du site.

V.D.2 Perte de ressource due à la fréquentation humaine

D'après la distribution globale des activités humaines et de leurs impacts, nous déduisons la répartition de la ressource qui n'est plus accessible et l'éventuel report des oiseaux sur des zones d'alimentations sub-optimales. Ces impacts peuvent diminuer la capacité d'accueil trophique du site.

VI Discussion

En conclusion nous traiterons particulièrement du devenir des population de limicoles en fonction de l'évolution attendue de la baie des Veys, puis de l'impact des activités humaines sur l'exploitation du site. Nous déterminerons quel est le facteur limitant : la diminution de la capacité d'accueil des reposoirs ou la baisse de l'accessibilité à la ressource trophique.

Annexe

Comptes rendus Biologiques – Académie des sciences, Paris

Evolution de la répartition du macrozoobenthos intertidal en baie des Veys

Olivier Timsit^{a*}, Bernard Sylvand^b, Jean-Claude Lefeuvre^c

^aCNRS UMR 6553 “EcoBio”, Bat. 25, 1er étage, Université de Rennes I, Campus de Beaulieu, 35042 Rennes – tél. : 02.23.23.68.12 – fax : 02.23.23.51.38 – Email : olivier.timsit@univ-rennes1.fr

^bCNRS UMR 6143 M2C– Station Marine – Rue du Docteur Charcot – 14530 Luc-sur-Mer

^cMuseum National d’Histoire Naturelle - UMR 6553 “EcoBio”, Bat. 25, 1er étage, Université de Rennes I, Campus de Beaulieu, 35042 Rennes

Résumé – La répartition des peuplements macrozoobenthiques intertidaux de la baie des Veys (Manche occidentale, France) a été étudiée en 2000. Les résultats ont été comparés avec un modèle d'évolution biocénotique. Ces peuplements s'organisent toujours suivant un gradient estuarien-marin avec une singularisation du flanc est, séparé du reste de la baie par un chenal. Le site est soumis à une intrusion marine accompagnée d'une homogénéisation des peuplements au centre et à l'ouest, ainsi qu'à un appauvrissement des zones de divagation des chenaux. Les installations conchylicoles provoquent une très forte diminution locale du peuplement à *Scoloplos armiger* et *Urothoe poseidonis*, précédemment considéré comme typique du flanc est.

Baie des Veys / évolution / estuaire / impacts des aménagements / intertidal / macrozoobenthos / Manche

Abstract - Evolution of the intertidal macrozoobenthos in baie des Veys. The distribution of intertidal macrozoobenthos of the baie des Veys (French coast of the eastern English Channel) has been studied in 2000. Results were compared with a biocenotic evolution pattern established from long-term data since, 1973. These populations were always distributed according to a gradient from estuarine to marine characters, with a particularity on the East side, which is demarcated by a river channel. Western and central tidal flats of the bay were more subjected to marine influences coinciding with a homogenization of benthic communities, whereas they were scarce near the channels and its dead branches. Oyster farming zones locally cause a breakdown of the typical eastern community, which was characterized by *Scoloplos armiger* and *Urothoe poseidonis*.

Baie des Veys / Channel / developments impacts / evolution / estuary / intertidal / macrozoobenthos

Abridged version

Estuarine environments are in constant reduction according to the slow changes in sea level. This trend is accelerated by shore management impacts (land reclamation, dyking ...). Long term monitoring is a necessary approach to understand the induced consequences on the functioning of these systems and to predict impacts of anthropic planning.

A long-term monitoring of the morpho-sedimentary facies and associated macrobenthic fauna as been carried out since 1969 in the baie des Veys (French coast of the eastern English Channel) and a predictive evolution pattern has been elaborated. Within this context, a new map of the macrozoobenthic communities allows us to discuss the evolution of their spatial distribution compared to there predicted pattern modelled.

This estuarine bay of 37 km² open toward NNE is submitted to a 7 m tidal range. The latest phase of land reclamation, in 1972, was followed by an important development of oyster farming areas on its eastern shore flat. The macrozoobenthos cartography was obtained from a set of 74 sample stations in 2000 (0,06 m² divided in 3 samples, sewed on a 1 mm square mesh) dispatched on 16 transects.

Results are converted in density, specific richness S , Shannon-Weaver synthetic index H' , Simpson regularity index and biomass (AFDW), with a kriging extrapolation. Communities were characterized by factorial component analysis and hierarchical clustering, with the help of constancy C and fidelity F indexes applied to the main species.

67 taxa were identified, Crustaceans, Molluscs and Annelids contributing one third of the total number. Nevertheless Bivalves and Annelids represented respectively 75 and 20% of total biomasses. The highest biomasses were observed

in far end of the bay and decreased towards the mouth. Variations in densities followed the same gradient, but with an E-W asymmetry. Densities were the highest in the store flat of the western part of the bay because of the large abundance of *Hydrobia ulvae* and *Corophium arenarium*.

Benthos is distributed around the boreal-atlantic *Macoma* community. The 5 principal communities identified followed the same scheme. In the far end of the bay we found a transitional estuarine assemblage characterized by *Mya arenaria*, *Abra tenuis*, *H. ulvae* and *Cyathura carinata*. In the midway part, we observed a composite estuarine assemblage under marine influence. On the central and western zones, communities were typical of surge-exposed marine influence, with the presence of *Bathyporeia sarsi* and, locally, with *B. pilosa* and *C. arenarium* and the highest densities of *H. ulvae*. The eastern flat was under sheltered marine influence, with *Lanice conchilega* and especially *Scoloplos armiger*. In the most external area, marine influence was shown by the presence of *B. elegans*.

In comparison with previous studies and the predictable built model we found the same estuarine-marine gradient and an increase of eastern tidal flat particularity. The continuous marine intrusion on the central tidal flat is amplified, with a fading of the local transitional community and the expansion of marine influence-community towards the northern area. Consequently, central and western biocenotic characters were pooled. On the eastern tidal flat, protected by the channel, change occurred with the expansion of *L. conchilega* associated with oyster farming management; from the precedent typical community characterised by *U. poseidonis* and *S. armiger*. We only found a residual patch in the southern of area of the oyster beds, with recent enrichment of a *Cerastoderma edule* population. At last, we have observed an

impoverishment on the divagation area of the western channel and to a lesser extend of the eastern one.

The macrozoobenthic spatial trend shows an acceleration of filling process expected by the intrusion of marine species and the correlative decrease of the eastern tidal flat particularity, near the oyster cultures which structure strongly disturbs environmental conditions by an increase of silting up.

1. Introduction

En raison de leur forte productivité, mise en évidence dès 1970 par Whitaker [1], les estuaires et leurs espaces intertidaux jouent un rôle majeur dans les échanges terre-mer [2-4]. Ils subissent par ailleurs des modifications importantes du fait d'une forte pression des activités humaines qui s'exerce sur ces milieux. Leur comblement naturel, liée à la transgression marine [5-7] est accéléré par les aménagements littoraux (polders, industrialisation). Ces aménagements remettent en cause leur intégrité biologique ainsi que l'exploitation de leurs ressources naturelles (Conchyliculture, pêche à pied) [8].

Le macrozoobenthos remet à disposition de la chaîne alimentaire une partie des apports organiques et de la productivité primaire des estuaires [9, 10]. Cette entité fonctionnelle est très sensible aux facteurs physiques [11, 12], à la progression des marais [13-15] ou à la modification de l'exondation [16]. Les modifications d'apports nutritifs [17-20] ou les pollutions dues aux activités humaines peuvent modifier la composition et la productivité des peuplements macrozoobenthiques. Ressource pour la pêche à pied professionnelle ou récréative [21] ce macrozoobenthos peut être aussi considéré comme compétiteur vis à vis de certains élevages marins (huîtres, moules...) [22-24]. Les estuaires sont aussi des nourriceries de poissons [25-27] et accueillent une avifaune importante [7, 28]. En raison des enjeux économiques et de préservation des zones humides [29], il est indispensable d'aborder l'évolution de ces milieux dans le cadre de suivis à long terme [8, 10, 30]. La baie des Veys fait l'objet d'un tel suivi du macrozoobenthos depuis une trentaine d'année [8, 31] et un modèle prédictif de son évolution a été élaboré [8]. Notre étude se propose de vérifier l'évolution du macrozoobenthos proposée dans le modèle prédictif appliqué à ce site [31, 32], évolution liée aux modifications naturelles (atterrissement) et aux activités qui s'y sont développées.

Nous avons donc réactualisé les connaissances sur la distribution des peuplements benthiques grâce à un échantillonnage quantitatif stratifié organisé suivant des radiales. En extrapolant les principaux paramètres obtenus, une cartographie complète des peuplements macrozoobenthiques a ainsi été réalisée. Nous discutons ensuite, de son évolution, comparée à celle envisagée par le modèle prédictif.

2. Matériels et méthodes

2.1. Site d'étude

La baie des Veys se situe dans la partie occidentale de la baie de Seine (France, Manche orientale). Elle s'ouvre vers le nord-nord-est sur près de 8 km, donc à l'abri des houles dominantes de secteur ouest. Elle est soumise à un marnage de l'ordre de 7 m (régime macrotidal) et découvre à basse mer sur près de 37 km² (*figure 1*). Elle comporte un schorre de 4 km² dominé par la spartine (*Spartina anglica*). Dans la zone étudiée, la slikke couvre 23 km² ; un réseau formé par les chenaux de Carentan (ouest) et d'Isigny (est) et leurs divers bras morts, partage la slikke en quatre parties : le flanc ouest, l'estran central entre les deux chenaux, le flanc est et enfin les bancs de sables du centre-nord de la baie, qui n'ont pas été échantillonnés lors de cette étude.

Comme la plus part des baies et estuaires de la façade ouest de l'Europe, le site a subi pendant des siècles une succession d'endigages, en particulier de 1750 à 1972 [33]. Par ailleurs, du côté marin, les estuaires ont été occupés par la conchyliculture. Sur ce site, des exploitations mytilicoles sur bouchots et tables s'étendent sur 22 ha au nord-ouest, contre 162 ha de tables conchylicoles au nord-est (ostréiculture dominante) depuis 1985.

2.2. méthodologie

Afin de cartographier les peuplements macrozoobenthiques, nous avons effectué un échantillonnage stratifié [34] organisé suivant 16 radiales, ainsi que 6 stations supplémentaires (*figure 1*). Chaque radiale comprend 3 à 6 stations, la première à proximité du bas de plage ou de la zone pionnière à spartine, la dernière près de l'eau (mer ou chenal) au plus bas niveau ; des échantillons de 3 répliquats ont été effectués sur chaque point en novembre 2000. Les échantillons sont extraits à l'aide d'un TASM [35] de 0,02 m², sur une profondeur de 25 cm. Ils sont ensuite tamisés sur maille carrée de 1 mm [36]. Comme certaines espèces s'enfouissent plus profondément (*Arenicola marina*, *Mya arenaria*, *Scrobicularia plana*) et peuvent représenter une grande partie de la biomasse [31], nous avons prélevé le sédiment sur les 25 cm suivant à la bêche et l'avons trié à la main. Les échantillons sont fixés par une solution salée de formaldéhyde à 5% additionnée de Phloxine B.

Pour chacune des stations, après cumul des répliquats, la densité (rapportée au m²), l'indice de richesse spécifique S, l'indice synthétique de diversité de Shannon-Weaver H' [37] et l'indice de régularité de Simpson [38] ont été calculés. Les biomasses, exprimées en g.m⁻² de poids sec sans cendre (AFDW), ont été obtenues par séchage à l'étuve à 60 °C pendant une semaine, puis calcination au four à 450°C pendant 3h. A partir des coordonnées des stations, des extrapolations par kriging de tous les descripteurs paramétriques obtenus a été effectuées. Elle a été réalisée avec le logiciel Kriging Interpolator© 3.2 de Marco Boeringa sous Arcview© GIS 3.1 (Environmental Systems Research Institute) en utilisant la méthode « Universal with linear drift » [39].

2.3. Analyse des données

Comme le préconisent Thorin, Bachelet et Ducrotoy [9, 10, 40], les densités ont été normalisées par transformation log₁₀ (x+1) puis traitées par analyse factorielle des correspondances [41]. Nous avons exclu de cette analyse les espèces présentant une fréquence d'occurrence inférieure à 5 %. Nous avons effectué sur ces résultats une classification

ascendante hiérarchique sur les distances euclidiennes en utilisant la méthode de classification de Ward [42]. Nous regroupons ainsi les espèces observées le plus souvent ensemble et les stations présentant des peuplements similaires.

La moyenne des densités, de la richesse spécifique, de l'indice de Shannon-Weaver ont été effectuées pour chaque regroupement de station représentant des unités de peuplement. Ces peuplements ont ensuite été caractérisés par deux indices biocénotiques utilisés par Bachelet et Retière [40, 43] : l'indice de constance C est le rapport entre le nombre de stations du peuplement où l'espèce est présente et le nombre total de station de ce peuplement, en pourcentage et l'indice de fidélité F, qui est quant à lui le rapport entre l'indice de constance d'une espèce dans un peuplement et la somme des deux indices de constance maximum de l'espèce sur l'ensemble des peuplements considérés [43].

3. Résultats

3.1. Caractéristiques générales des peuplements de la baie des Veys

L'ensemble des prélèvements nous a permis de différencier 67 taxa (*tableau 1*) dont la moitié (33) présentent une fréquence d'occurrence supérieure à 5%. Les trois groupes taxonomiques les plus représentés sont les Annélides (essentiellement des Polychètes), les Crustacés et les Mollusques. Ils représentent respectivement 42%, 34% et 18% des espèces observées et constituent la grande majorité des individus et de la biomasse prélevée avec respectivement 99,7 % et 99,5 %. Les Crustacés sont les plus représentés avec 37,5 % des 15 700 individus capturés. Les Mollusques présentent 30,7 % des individus en raison de la forte dominance numérique du prosobranche *Hydrobia ulvae* observé, (26,2 % de l'ensemble du benthos), les autres Mollusques étant représentés par des bivalves. Les Annélides représentent le dernier tiers des individus observés avec 31,5 %. Si ces trois phyla comprennent chacun un tiers des individus, les Mollusques contribuent principalement à la

biomasse avec pour les seuls bivalves 76 % de celle-ci. Les Annélides contribuent à un peu plus de 20 % de la biomasse et les Crustacés, malgré leur grand nombre d'individus, se voient attribuer que 1,5 % de cette biomasse totale observée.

La richesse spécifique varie de 2 à 18 espèces par station (moyenne $9,6 \pm 3,6$). Elle est plus élevée sur la haute slikke à proximité des herbous que sur des zones de même altitude, éloignées du schorre. Faible sur les rives du chenal ouest et sur une partie du chenal est, la richesse spécifique augmente sur les vasières situées sur l'estran central et au milieu de l'estran est (*figure 2*). L'indice de diversité compris entre 0,47 et 3,49 est d'une moyenne de $2,11 \pm 0,68$. Il est faible au centre du site, particulièrement près des chenaux, pour croître vers le fond de la baie et l'ouverture à la mer (*figure 3*). L'indice de régularité de Simpson (*figure 4*) montre une certaine stabilité dans la structure des peuplements (moyenne $0,65 \pm 0,18$) bien qu'il présente des valeurs extrêmes de 0,12 à 0,91. Sa répartition est similaire à l'indice de diversité mais il montre toutefois des valeurs plus élevées vers l'ouverture à la mer. Les densités observées présentent une forte variabilité (moyenne $3790 \pm 9184 \text{ n.m}^{-2}$) et se situent de 50 à 68800 n.m^{-2} . Elles suivent une distribution spatiale similaire à la richesse spécifique (*figure 5*). Toutefois des effectifs observés sur les niveaux supérieurs du flanc ouest sont très élevés en raison de très fortes concentrations en *H. ulvae* et *Corophium arenarium* (26,2 et 12,7% de l'ensemble des individus récoltés). Les biomasses varient très fortement de 0,02 à près de 500 g.m^{-2} . La moyenne de $41,31 \pm 95,48 \text{ g.m}^{-2}$ n'est pas représentative de l'ensemble du site, deux zones de fond de baie présentant des biomasses extrêmes dues à la présence de *M. arenaria* (*figure 6*). Ce bivalve de grande taille représente en effet 58,5% de l'ensemble de la biomasse collectée. Comme il n'a pas été collecté dans les précédents échantillonnages, en raison de sa profondeur d'enfouissement, et qu'il représente une très forte biomasse masquant celle des autres espèces, une seconde représentation a été réalisée (*figure 7*). Pour une meilleure description de la répartition spatiale de ce paramètre, les biomasses de *M. arenaria*

ont donc été extraites de l'analyse. Celles du genre *Ensis* et d'*Acrochnida brachiata* ont été également supprimées dans les traitements pour des raisons similaires. La moyenne n'excède plus alors que $16,24 \pm 17,63 \text{ g.m}^{-2}$ avec un maximum de $75,98 \text{ g.m}^{-2}$. Les biomasses sont alors plus importantes en fond de baie et sur les hauts niveaux pour décroître vers l'ouverture à la mer et les niveaux les plus bas, c'est à dire près des chenaux. Seule une zone à forte biomasse sur l'estran est (*figure 7*) ne suit pas ce schéma de distribution en raison d'une forte densité de *Cerastoderma edule*.

3.2. Organisation des espèces et des stations

L'analyse factorielle des correspondances a ainsi été effectuée sur 73 stations et 30 espèces. La projection des espèces et des stations sur plan factoriel n'est représentée que sur les 2 premiers axes qui contribuent à 20 et 13 % de l'inertie totale. Les classifications ont été effectuées en prenant en compte les 7 premiers axes totalisant une inertie de 64 %.

3.2.1. Les espèces

La classification montre que les espèces se répartissent de façon dissemblable en deux groupes, caractérisés par l'assemblage de différentes espèces. Le premier groupe rassemble la majorité d'entre elles. Il est assez homogène mais peut toutefois se subdiviser en deux sous-groupes, IA et IB. Si le second est fortement homogène, le premier, IA contient trois espèces qui se répartissent un peu différemment des autres (groupement IA2). Le groupe II n'est constitué que de quatre taxons parmi lesquels *A. brachiata*, qui présente une répartition localisée dans les stations les plus au nord-ouest du site.

La projection sur les deux premiers plans factoriels (*figure 8*) montre une opposition sur le premier axe entre les espèces de fond de baie et celles plus proche de l'embouchure à la mer, s'étageant du groupe IA puis IB et enfin II. L'axe 2, met en opposition les espèces surtout présentes sur le flanc est du site pour le groupe IA2 et sur la partie centrale pour le groupe IIB. En résumé, le premier axe met en évidence un gradient d'espèces depuis le fond de la

baie jusqu'à son embouchure. Le deuxième axe révèle un clivage est-ouest du site, matérialisé par le chenal est.

3.2.2. Agencement des stations

Deux groupes de stations diffèrent fortement par leurs peuplements. Le premier groupe (I) comprend peu de stations et semble assez homogène. En revanche, le second groupe, plus hétérogène, se divise nettement en deux sous-unités. Celles-ci peuvent encore se subdiviser en deux voire trois pour IIA, le groupe IIB étant le plus homogène.

La projection des stations sur les deux premiers axes factoriels (*figure 9*) montre, comme pour les espèces, une opposition sur le premier axe entre le fond de la baie et son embouchure. Le groupe I est le plus externe à l'inverse de IIB. Le sous-groupe IIB2 est intermédiaire et se trouve au même niveau sur cet axe que le groupe IIA. Ce dernier se divise en deux sur le deuxième axe, le groupe IIA1 réunit les stations présentes à l'ouest et au centre du site, le IIA2 essentiellement celles à l'est (*figure 10b*).

3.2.3. Description des peuplements

Cinq biocénoses principales ont ainsi été identifiées.

La première I, se caractérise par sa faible richesse spécifique, sa très faible biomasse et une diversité moyenne. L'indice de Simpson de 0,66 ne met en évidence aucun déséquilibre important dans cet assemblage d'espèces (*tableau II*). Il est bien caractérisé par la présence de trois espèces communes et préférées, *A. brachiata*, *Nemertea sp.*, *Nerine cirratulus*, et surtout par la présence de *Bathyporeia elegans*, espèce constante et exclusive (*tableau III*).

La seconde, IIA1 présente les densités moyennes les plus élevées pour des biomasses peu importantes et des diversités moyennes. Elle n'est caractérisée que par une espèce constante et préférée, *Bathyporeia sarsi*, mais comprend le plus d'espèces constantes et communes qui révèlent la variabilité de sa composition.

La biocénose IIA2, proche de la précédente, présente des densités et des biomasses assez faibles. Elle possède, dans son ensemble, les plus faibles richesses spécifiques, diversités et indices de Simpson. Elle se caractérise par la présence de *Lanice conchilega*, commune et préférée et surtout par *Scoloplos armiger* qui est constante et préférée.

IIB1 présente les biomasses les plus fortes. Elle présente une forte diversité mais son indice de Simpson élevé indique un léger déséquilibre. C'est la biocénose la mieux caractérisée avec *M. arenaria* comme espèce constante et exclusive ainsi que *Abra tenuis* commune et exclusive, *H. ulvae* constante et préférée, *Carcinus maenas* (surtout juvénile) et *Cyathura carinata* communes et préférées.

Enfin, la biocénose IIB2 est celle présentant les plus fortes diversités et richesses spécifiques pour de faibles densités. Si elle présente de nombreuses espèces constantes, elle n'est caractérisée par aucune d'elles et ne possède pas d'espèces exclusives ou préférées.

4. Discussion

La faune benthique observée en baie des Veys est similaire à celle présente dans l'aire de répartition géographique boréo-atlantique. Elle s'organise autour d'une « communauté à *Macoma* » [44] qui se retrouve, à quelques variations spécifiques près, sur la plupart des estuaires de cette région. Les estuaires du nord de la France présentent des peuplements comparables [9, 10, 33, 45, 46] qui se retrouvent aussi au nord de l'Europe [16], dans les Iles Britanniques [47] et en Amérique du Nord [48-50].

La répartition spatiale des biocénoses s'organise selon deux principaux gradients. Un premier, d'orientation sud-ouest nord-est, part du fond de la baie et aboutit à son embouchure. Le groupe de stations le plus sud IIB, s'apparente à la « communauté à *Macoma* ». Il se subdivise en deux. La biocénose IIB1 est un assemblage estuarien de transition [10] bien qu'il soit pratiquement dépourvu de *S. plana*. Cette espèce n'est rencontrée que trois fois sur

l'ensemble de notre échantillonnage. Elle semble avoir déserté le site, alors qu'elle y fut précédemment observée en plus forte densité [31, 51]. Ces variations peuvent toutefois être attribuées à la fragilité relative de l'espèce aux conditions environnementales, sa population ne se reconstituant que lentement.

IIB2, plus diversifiée, est typique d'une communauté à *Macoma*. Bachelet et Dauvin [40] la qualifient de peuplement interne des moyens niveaux. Elle est intermédiaire entre IIB1 et IIA. En effet, *A. tenuis*, *M. arenaria* et *H. ulvae* n'y sont plus présentes alors que l'on note l'apparition de *Capitella sp.*, de *Nephtys Hombergii* et d'*Urothoe poseidonis*, que l'on retrouve dans le groupe IIA. Il limite les groupements IIB1 et IIA sur tout le site. Sur le flanc oriental du corps central, elle n'a pas été observée, certainement en raison de la position trop au sud de la radiale la plus proche.

Le groupe IIA couvre la plus grande partie du site d'étude. C'est un assemblage estuarien composite à influence marine, parfois subdivisé en deux peuplements [10], l'un plus estuarien et l'autre plus marin.

La biocénose I, le plus proche de la mer, est nettement d'influence marine, comme l'atteste sa composition spécifique. On peut supposer que les bancs de sables non échantillonnés au nord du site présentent le même peuplement [31]. Ils sont effectivement constitués du même type de sédiment que les deux stations du centre-nord ou celles positionnées sur les bancs de sable du chenal ouest et subissent les mêmes conditions d'exondation.

Le second axe de différenciation des peuplements, orienté d'ouest en est, scinde le groupe IIA en deux, distincts bien que présentant des caractéristiques communes. Ils sont séparés géographiquement par le chenal est. La biocénose de l'ouest, IIA1, se caractérise par une prédominance de crustacés, surtout *B. sarsi*, *B. pilosa* et *C. arenarium*. *H. ulvae*, présente sur peu de stations, est très importante numériquement, tout comme *C. arenarium* en raison de la

proximité des herbues [9]. Cette biocénose est d'influence marine exposée [10]. À l'est, ce sont *Lanice conchylega* et *S. armiger* qui caractérisent le groupe IIA, à influence marine abritée. Certaines stations se rattachant à ce groupe présentent toutefois des différences notables (IIA2a). Elles sont constituées d'un petit nombre d'espèces en très faible densité et se situent à proximité des chenaux dans des zones longtemps recouvertes.

Les résultats de cette étude sont à replacer dans le contexte de l'évolution générale récente de la baie des Veys, marquée par l'impact d'aménagements anciens (polders) et plus récents (extension de la zone conchylicole orientale). Cette évolution, qui a donné lieu à l'élaboration d'un modèle [8, 31], met en évidence l'intrusion marine à l'ouest, l'altération corrélative des peuplements estuariens et la déstabilisation biocénotique et morphosédimentaire du flanc est.

La distribution spatiale générale des peuplements n'a pas changé (*figure 10a*), avec un étagement de peuplements estuarien en fond de baie vers des peuplements d'influence marine en sortie de baie et une singularisation du flanc est par rapport au reste du site. La progression marine par le nord-ouest est confirmée à l'ouest. Elle descend le long du chenal mais se propage actuellement vers le centre de la baie. Nous observons donc une homogénéisation des parties ouest et centrale. Le rôle structurant du chenal oriental dans la répartition spatiale du benthos se trouve confirmé. Nous avons pu constater un appauvrissement des peuplements dans la zone de divagation du chenal ouest et dans une moindre mesure aux abords du chenal est. Si le premier est encore en recherche d'équilibre, le second est relativement stable et isole le benthos du flanc est.

Le flanc est se singularise davantage par le renforcement de l'envasement de la zone conchylicole ainsi que la prolifération associée de *L. conchylega* et son cortège d'espèces accompagnatrices [52]. Au milieu de la slikke orientale demeure une zone de forte richesse spécifique et de biomasse élevée, associée à *S. armiger*, *U. poseidonis* et *C. edule* ; ce peuplement correspond à ce qui a été précédemment décrit comme la population originelle et

typique de l'ensemble de ce flanc [33, 53], à l'exception de *C. edule*, qui prolifère localement depuis peu d'années. Il était signalé en régression [31, 52] par suite de la progression des envasements, d'une part depuis le sud estuarien vers le nord et, d'autre part depuis le nord marin vers le sud [52]. L'état actuel du macrozoobenthos confirme donc l'accélération du processus de comblement.

Il ressort de cette analyse que le modèle mis au point par Sylvand [8] s'avère pertinent pour prédire les grandes tendances évolutives des peuplements benthique de la baie. Elles devront être confrontées à celles des formations sédimentaires, prédites elles aussi par le modèle. L'ensemble des résultats de ce suivi renforce l'outil prédictif de surveillance de l'impact des aménagements [8]. Ils s'inscrivent également dans l'étude des conséquences éventuelles des changements climatiques à travers les modifications de descripteurs que sont le benthos et les sédiments. Ils permettront par la suite d'établir des comparaisons avec les évolutions d'autres sites estuariens, tel que le Baie du Mont-Saint-Michel, et d'autres monitorings comme ceux de la baie de Somme et de l'estuaire de la Seine [51].

Remerciements : Cette étude a bénéficiée des financements de la RN de Beauguillot, du PNR des Marais du Bessin et du Cotentin et de la DIREN Basse-Normandie.

5. Références

- [1] R.H. Whittaker, *Communities and Ecosystems*, MacMillan, New York, 1970.
- [2] P. Monadier, Les estuaires français Evolution naturelle et artificielle, in: Auger C., Verrel J.-L. (Eds.), *Les estuaires français Evolution naturelle et artificielle*, IFREMER, Paris, 1997, pp. 69-80.
- [3] F. Malvaud, Estuaires : un enjeu environnemental majeur, in: Auger C., Verrel J.-L. (Eds.), *Les estuaires français Evolution naturelle et artificielle*, IFREMER, Paris, 1997, pp. 85-90.
- [4] J.-C. Lefeuvre, Rapport sur les données à prendre en compte pour définir les modalités de l'application des dispositions légales et réglementaires de chasse aux oiseaux d'eau et oiseaux migrateurs en France, Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement 1999
- [5] M.I. Morzadec-Kerfourn, La baie du Mont Saint-Michel et les marais de Dol, in: Durand S. (Ed.), *Bretagne, guide géologiques régionaux*, Messon, Paris, 1977, pp. 28-30.
- [6] J. Le Héricy, L'évolution naturelle et artificielle des estuaires français, in: Auger C., Verrel J.-L. (Eds.), *Les estuaires français Evolution naturelle et artificielle*, IFREMER, Paris, 1997, pp. 59-62.
- [7] P.N. Ferns, *Bird life of coasts and estuaries*, Cambridge University Press, Cambridge, New York, 1992.
- [8] B. Sylvand, Le suivi scientifique à long terme en baie des Veys (côte française de la Manche orientale) envisagé comme outil prédictif de l'évolution sédimentaire : impact des aménagements et aide à la décision, *Les estuaires français Evolution naturelle et artificielle*. Paris, IFREMER (1998) 242-252.

[9] S. Thorin, A. Radureau, E. Feunteun, J.-C. Lefeuvre, Preliminary results on a high east-west gradient in the macrozoobenthic community structure of the macrotidal Mont Saint-Michel bay, *Cont. Shelf Res.* 21 (2001) 2167-2183.

[10] J.P. Ducrotoy, M. Desprez, B. Sylvand, B. Elkaim, General methods of study of macrotidal estuaries : the bio-sedimentary approach, *Developments in Estuarine and Coastal Study Techniques - EBSA 17 Symposium*. Olsen & Olsen, Fredensborg, Denmark (1989) 41-52.

[11] J. Widdows, M.D. Brinsley, P.N. Salkeld, C.H. Lucas, Influence of biota on spatial and temporal variation in sediment erodability and material flux on a tidal flat (Westerschelde, The Netherlands), *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 194 (2000) 23-37.

[12] R.N. Zajac, R.B. Whitlatch, Response of macrobenthic communities to restoration efforts in a New England estuary, *Estuaries* 24 (2001) 167-183.

[13] D. Jackson, C.F. Mason, S.P. Long, Macro-invertebrate populations and production on a salt-marsh in east England dominated by *Spartina anglica*, *Oecologia* 65 (1985) 406-411.

[14] R.T. Kneib, Patterns of invertebrate distribution and abundance in the intertidal salt marsh: causes and questions, *Estuaries* 7 (1984) 392-412.

[15] D.N. Rader, Salt-marsh benthic invertebrates: small-scale patterns of distribution and abundance, *Estuaries* 7 (1984) 413-420.

[16] J.J. Beukema, Expected changes in the benthic fauna of Wadden Sea tidal flats as a result of sea-level rise or bottom subsidence, *J. Sea Res.* 47 (2002) 25-39.

[17] J.J. Beukema, G.C. Cadée, R. Dekker, How two large-scale "experiments" illustrate the importance of enrichment and fishery for the functioning of the Wadden Sea ecosystem, *Senckenb. Marit.* 29 (1998) 37-44.

[18] J.J. Beukema, G.C. Cadée, Local differences in macrozoobenthic response to enhanced food supply caused by mild eutrophication in a Wadden Sea area : food is only locally a limiting factor, *Limnol. Oceanogr.* 42 (1997) 1424-1435.

[19] D. Raffaelli, Impact of catchment land-use on an estuarine benthic food web, in: Gray J.S., al. (Eds.), *Biogeochemical cycling and sediment ecology*, Kluwer Academic Publishers, Netherlands, 1999, pp. 161-171.

[20] D. Raffaelli, Nutrient enrichment and trophic organisation in an estuarine food web, *Acta Oecol.* 20 (1999) 449-461.

[21] M. Lemoine, M. Desprey, J.-P. Ducrotoy, L'exploitation des ressources naturelles de la baie de Somme. Aménagement de la pêche à pied estuarienne et état des ressources en coques., *Rapport Scientifique et Technique de l'IFREMER* 8, 1988

[22] C.H. Peterson, R. Black, Resource depletion by active suspension feeders on tidal flats: influence of local density and tidal elevation, *Limnol. Oceanogr.* 32 (1987) 143-166.

[23] C.H. Peterson, Intertidal Zonation of Marine Invertebrates in Sand and Mud. Communities on intertidal rocks are arranged in well-defined horizontal bands. Is there an ecological analogue in soft sediments?, *Am. Sci.* 79 (1991) 236-249.

[24] M. Héral, Why carrying capacity models are useful tools for management of bivalves molluscs culture, in: Dame R.F. (Ed.), *Bivalve filter in estuarine and coastal ecosystem processes*, Springer, Berlin, 1993, pp. 455-477.

[25] S. Evans, Production, predation and food niche segregation in a marine shallow soft-bottom community, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10 (1983) 147-157.

[26] F. Moriera, C.A. Assis, P.R. Almeida, J.L. Costa, M.J. Costa, Trophic relationships in the community of the Upper Tagus Estuary (Portugal): a preliminary approach, *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 34 (1992) 617-623.

[27] P. Le Mao, Feeding relationships between the benthic infauna and the dominant benthic fish of the Rance Estuary (France), *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 66 (1986) 391-401.

[28] S. Le Dréan-Quéneec'Hdu, Paramètres influençant la répartition des limicoles : sédiments et parasites, Thèse de Doctorat, Université de Rennes I, 1999.

[29] E. Fustec, J.-C. Lefeuvre (Eds.), Fonctions et valeurs des zones humides, Dunod, Paris, 2000.

[30] B. Sylvand, J.-P. Ducrotoy, Monitoring coastal and estuarine systems: the need for an integrated approach, *With rivers to the sea - Interaction of land activities, fresh water and enclosed coastal seas - Stockholm Water Symposium / EMECS. Stockholm, SIWI (1998)* 189-204.

[31] B. Sylvand, La Baie des Veys (Littoral occidental de la baie de Seine, Manche) 1972 - 1993 Structure et évolution à long terme d'un écosystème benthique intertidal de substrat meuble sous influence estuarienne, Thèse de Doctorat, Université de Caen, 1995.

[32] B. Sylvand, Transformations intertidales à long terme en baie des Veys (Littoral occidental de la baie de Seine, Manche orientale) : passé évolutif et tendances générales, *Journal de recherche Océanographique* 21 (1996) 89-94.

[33] B. Sylvand, J.-R. Savini, Evolution a long terme des sédiments intertidaux et des biocénoses macrozoobenthiques en baie des Veys (baie de la Seine Occidentale) depuis 1969, *Estuaries and Coasts: Spatial and Temporal Intercomparisons - ECSA 19 Symposium. Olsen & Olsen (1991)* 145-152.

[34] R. Plante, P. Le Loeuff, Le benthos marin et les stratégies d'échantillonnage, in: *Frontier S. (Ed.), Stratégies d'échantillonnage en écologie, Masson - Les Presses de l'Université Laval, Paris, 1983, pp. 325-340.*

[35] C.d. Sousa Reis, V. Monteiro Marques, J. Calvario, J.C. Marques, R. Melo, R. Santo, Contribuição para o estudo dos povoamentos bentónicos (substrato móvel) da costa ocidental portuguesa, *Oecol. Aquat.* 6 (1982) 91-105.

[36] G. Bachelet, Processus de recrutement et rôle des stades juvéniles d'invertébrés dans le fonctionnement des systèmes benthiques de substrat meuble en milieu intertidal estuarien, Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux I, 1987.

[37] C.E. Shannon, A mathematical theory of communication, *Bell Systems Technical Journal* 27 (1948) 379-423.

[38] E.H. Simpson, Measurement of biodiversity, *Nature* 163 (1949) 688.

[39] A.G. Royle, F.L. Clausen, P. Frederiksen, Practical Universal Kriging and automatic contouring, *Geo-Processing* 1 (1981) 377-394.

[40] G. Bachelet, J.-C. Dauvin, Distribution quantitative de la macrofaune benthique des sables intertidaux du bassin d'Arcachon, *Oceanol. Acta* 16 (1993) 83-97.

[41] P. Legendre, L. Legendre, *Developments in numerical ecology*, Elsevier, Netherland, 1984.

[42] L. Lebart, A. Morineau, M. Piron, *Statistique exploratoire multidimensionnelle*, Dunod, Paris, 1995.

[43] C. Retière, Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du golfe normanno-breton, Thèse de Doctorat, Université de Rennes, 1979.

[44] G. Thorson, Bottom communities (sublittoral or shallow shelf), *Mem. Geol. Soc. Am.* 67 (1957) 461-534.

[45] J.-P. Ducrotoy, B. Sylvand, Baie des Veys et baie de Somme (English Channel): comparison of two macrotidal ecosystems, *Estuaries and Coasts: Spatial and Temporal Intercomparisons - ECSA 19 Symposium*. Olsen & Olsen (1991) 207-210.

[46] B. Sylvand, B. Elkaim, M. Desprez, J.-P. Ducrotoy, J.-P. Dupont, R. Lafite, Appréciation de la qualité biologique et de la dynamique d'estuaires macrotidaux en Manche - Exemples de gestion, Cahier de l'AFIE (1988) 127-140.

[47] S.S. Anderson, The ecology of Morecambe Bay. II. Inter-tidal invertebrates and factors affecting their distribution, J. Appl. Eco. 9 (1972) 161-178.

[48] P.F. Larsen, L.F. Doggett, The macroinvertebrate fauna associated with the mud flats of the Gulf of Maine, J. Coast. Res. 7 (1991) 365-375.

[49] S.P. Powers, M.A. Bishop, J.H. Grabowski, C.H. Peterson, D.D. French, N. Picozzi, Intertidal benthic resources of the Copper River Delta, Alaska, USA, 'Functional groups' of bird species, biodiversity and landscapes in Scotland, J. Sea Res. 47 (2002) 13-23.

[50] G. Desrosiers, J.-C.F. Brêthes, Etude bionomique de la communauté à *Macoma balthica* de la batture de Rimouski, Sci. Tech. Eau 17 (1984) 125-31.

[51] M. Desprez, J.-P. Ducrotoy, B. Sylvand, Fluctuations naturelles et évolution artificielle des biocénoses macrozoobenthiques intertidales de trois estuaires des côtes françaises de la Manche, Hydrobiologia 142 (1986) 249-270.

[52] M. Ropert, Caractérisation et déterminisme du développement d'une population de l'annélide tubicole *Lanice conchilega* (Pallas, 1766) associée à la conchyliculture en baie des Veys (Baie de Seine occidentale), Thèse de Doctorat, Museum National d'Histoire Naturelle, 1999.

[53] B. Sylvand, La baie des Veys (baie de Seine, Manche Centrale) : évolution récente et incidence des aménagements, Colloque Bordomer. Bordeaux (France), Aderma (1986) 11-27.

Tableau I : liste des taxa rencontrés et abréviations utilisées.

	Nom	Abréviation		Nom	Abréviation
Cnidaria	<i>Sagartia troglodydes</i>		Isopoda	<i>Cyathura carinata</i>	Cy-ca
Nemertea	<i>Nemertea sp</i>	Ne-sp		<i>Eurydice pulchra</i>	Eu-pu
Polychaeta	<i>Arenicola marina</i>	Ar-ma		<i>Idotea pelagica</i>	
	<i>Capitella sp</i>	Ca-sp	Amphipoda	<i>Bathyporeia elegans</i>	Ba-el
	<i>Cirratulus filicornis</i>			<i>Ba. guilliamsoniana</i>	
	<i>Eteone longa</i>	Et-lo		<i>Ba. pilosa</i>	Ba-pi
	<i>Exogone gemmifera</i>			<i>Ba. sarsi</i>	Ba-sa
	<i>Glycera alba</i>			<i>Corophium arenarium</i>	Co-ar
	<i>Gl. convoluta</i>			<i>Co. volutator</i>	
	<i>Hediste diversicolor</i>	He-di		<i>Pontocrates altamarinus</i>	
	<i>Heteromastus filiformis</i>	He-fi		<i>Urothoe poseidonis</i>	Ur-po
	<i>Lanice conchilega</i>	La-co		<i>Ur. puchella</i>	
	<i>Magelona papillicornis</i>		Decapoda	<i>Carcinus maenas</i>	Ca-ma
	<i>Nephtys hombergii</i>	Ne-ho		<i>Crangon crangon</i>	
	<i>Ne. cirrosa</i>			<i>Larve de décapode</i>	
	<i>Nerine cirratulus</i>	Ne-ci		<i>Liocarcinus arcuatus</i>	Li-ar
	<i>Ophelia bicornis</i>			<i>Li. pusillus</i>	
	<i>Phyllodoce maculata</i>	Ph-mu		<i>Pinnotheres pisum</i>	
	<i>Ph. mucosa</i>		Prosobranchia	<i>Hydrobia ulvae</i>	Hy-ul
	<i>Polychaeta sp</i>		Bivalvia	<i>Abra tenuis</i>	Ab-te
	<i>Polydora ciliata</i>			<i>Angulus tenuis</i>	
	<i>Pygospio elegans</i>	Py-el		<i>Bivalvia sp</i>	
	<i>Scolelepis ciliata</i>			<i>Cerastoderma edule</i>	Ce-ed
	<i>Scoloplos armiger</i>	Sc-ar		<i>Ensis arcuatus</i>	
	<i>Sigalion mathildae</i>			<i>En. siliqua</i>	
	<i>Spio filicornis</i>	Sp-fi		<i>Macoma balthica</i>	Ma-ba
	<i>Spiophanes bombyx</i>			<i>Mya arenaria</i>	My-ar
	<i>Terebellidae sp</i>			<i>Mysella bidentata</i>	
Oligochaeta	<i>Oligochaete sp</i>	Ol-sp		<i>Mytilus edulis</i>	
Cumacea	<i>Bodotria scorpioides</i>			<i>Scrobicularia plana</i>	
	<i>Cumacea sp</i>		Ophiuroidea	<i>Acrochnida brachiata</i>	Ac-br
Tanaidacea	<i>Tanaissus lilljeborgi</i>	Ta-li	Insecta	<i>Cillenus lateralis samouille</i>	
Mysidacea	<i>Mysidacea sp</i>			<i>Larve de diptère</i>	
	<i>Praunus neglactus</i>				

Tableau II : Moyennes et écart types des densités ($n.m^{-2}$), diversités spécifiques (S), indices de diversité synthétique de Shannon-Weaver (H'), indices de Simpson (1-D) et biomasses ($g.m^{-2}$) des différents peuplements identifiés.

	I	IIA	IIB	
$n.m^{-2}$	130 ± 300	590 ± 2669	264 ± 677	
S	7,6 ± 2,2	8,7 ± 4	11,2 ± 2,7	
H'	2,06 ± 0,67	1,89 ± 0,67	2,35 ± 0,65	
1-D	0,66 ± 0,18	0,61 ± 0,19	0,69 ± 0,17	
$g.m^{-2}$	3,97 ± 7,95	12,37 ± 15,54	95,11 ± 143,15	
	IIA1	IIA2	IIB1	IIB2
$n.m^{-2}$	850 ± 3445	238 ± 728	344 ± 772	154 ± 502
S	9,9 ± 3,1	7,5 ± 4,5	10,9 ± 3,1	11,6 ± 2,1
H'	1,97 ± 0,5	1,80 ± 0,81	2,34 ± 0,54	2,36 ± 0,81
1-D	0,65 ± 1,5	0,58 ± 0,22	0,7 ± 0,11	0,66 ± 0,23
$g.m^{-2}$	12,61 ± 12,73	12,13 ± 18,31	145,46 ± 169,24	21,87 ± 18,85

Tableau III : Classes des indices de constance et de fidélité des principales espèces des peuplements identifiés.

		<i>Abra tenuis</i>	<i>Acrochorda brachiata</i>	<i>Arenicola marina</i>	<i>Bathyporeia elegans</i>	<i>Bathyporeia pilosa</i>	<i>Bathyporeia sarsi</i>	<i>Capitella species</i>	<i>Carcinus maenas</i>	<i>Cerastoderma edule</i>	<i>Corophium arenarium</i>	<i>Cyathura carinata</i>	<i>Eteone longa</i>	<i>Eurydice pulchra</i>	<i>Hediste diversicolor</i>	<i>Heteromastus filiformis</i>	<i>Hydrobia ulvae</i>	<i>Lanice conchilega</i>	<i>Macoma balthica</i>	<i>Mya arenaria</i>	<i>Nemertea sp</i>	<i>Nephtys hombergii</i>	<i>Netine cirratulus</i>	<i>Oligochaete sp</i>	<i>Pygospio elegans</i>	<i>Scoloplos armiger</i>	<i>Spio filicornis</i>	<i>Tanaissus liljeborgi</i>		
I	C>50%				X	X																X								
	50%≥C>25%		X				X			X											X		X		X	X		X		
	F=100%				X																									
	100%>F>90%																													
90%≥F>66,7%		X																			X		X							
IIA1	C>50%					X	X			X	X			X								X				X	X		X	
	50%≥C>25%			X				X					X		X									X		X	X		X	
	F=100%																													
	100%>F>90%																													
90%≥F>66,7%						X																								
IIA2	C>50%							X														X				X	X			
	50%≥C>25%									X			X																	
	F=100%																													
	100%>F>90%																													
90%≥F>66,7%																														
IIB1	C>50%			X						X			X	X	X	X	X	X	X	X				X	X					
	50%≥C>25%	X						X	X			X																		
	F=100%	X																			X									
	100%>F>90%																													
90%≥F>66,7%								X			X					X														
IIB2	C>50%			X			X			X			X	X	X				X			X		X	X					
	50%≥C>25%					X	X				X																			
	F=100%																													
	100%>F>90%																													
90%≥F>66,7%																														

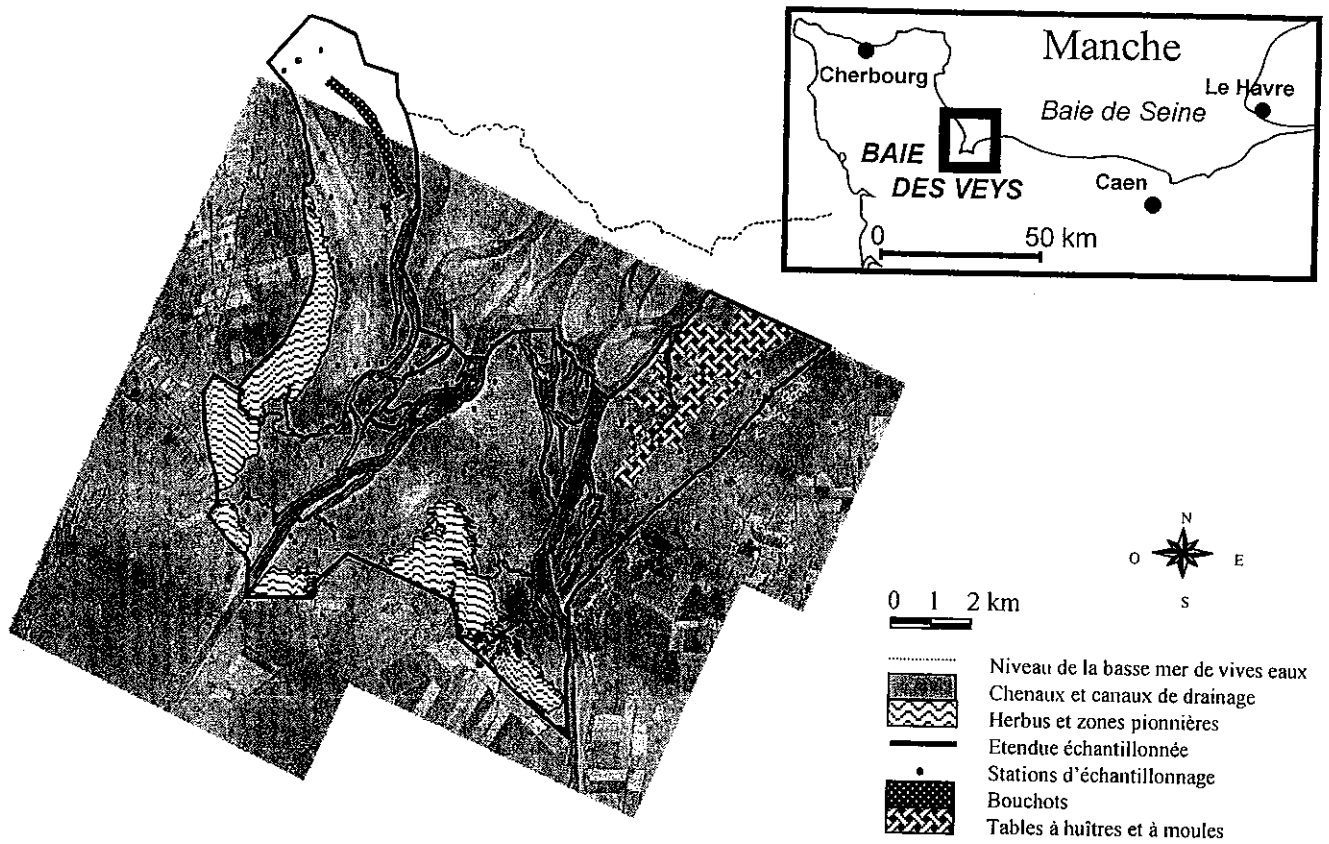


Figure 1. Zone d'étude et location des stations d'échantillonnage.

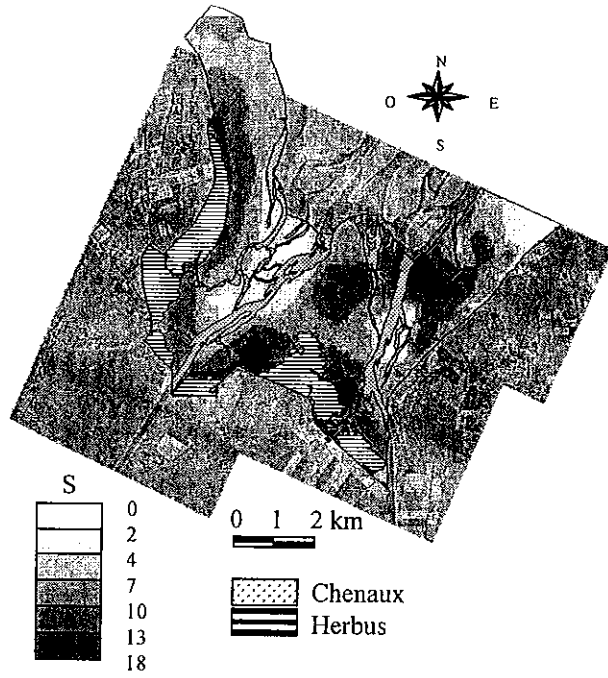


Figure 2. Richesse spécifique (S).

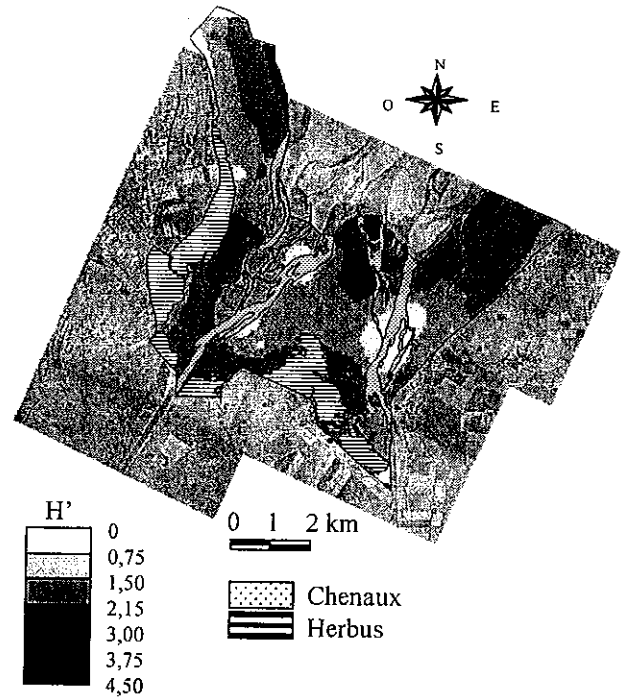


Figure 3. Indice synthétique de diversité de Shannon-Weaver (H').

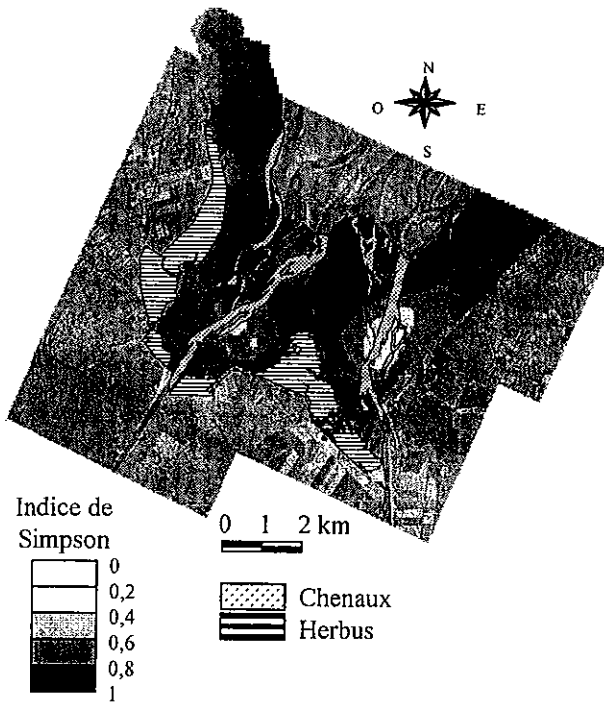


Figure 4. Indice de régularité de Simpson.

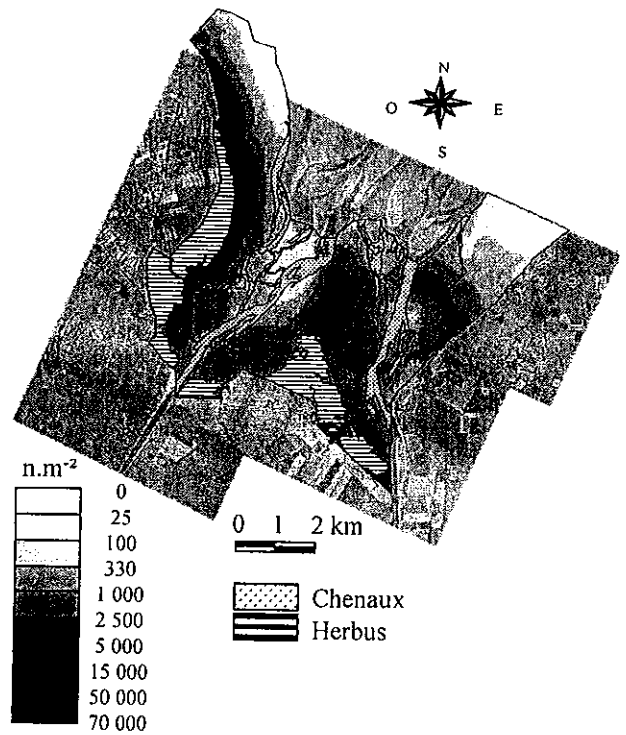


Figure 5. Densité (n.m⁻²).

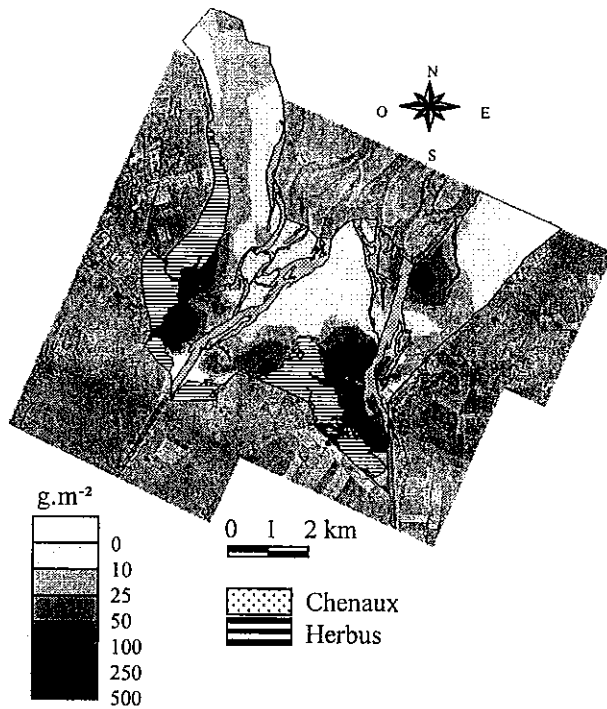


Figure 6. Biomasse totale (g.m^{-2}).

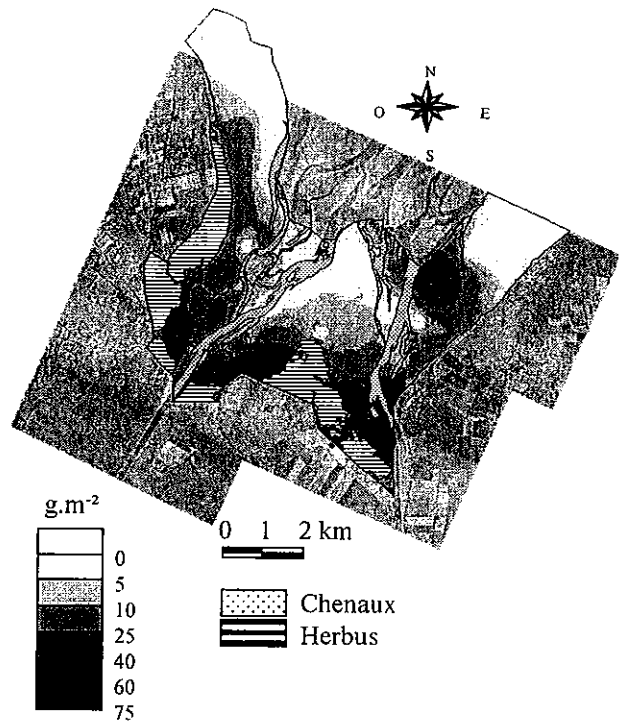


Figure 7. Biomasse (g.m^{-2}) ne prenant pas en compte *Mya arenaria*, *Ensi* et *Achronidia brachiata*.

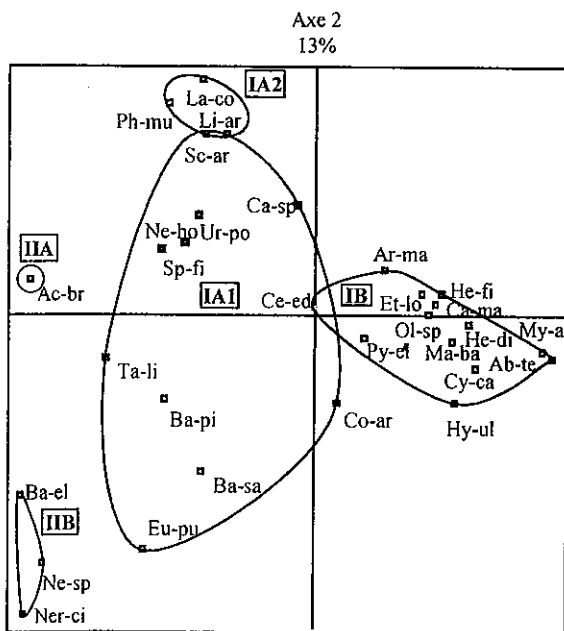


Figure 8. Projection factorielle des espèces sur les deux premiers axes et regroupement selon la CAH.

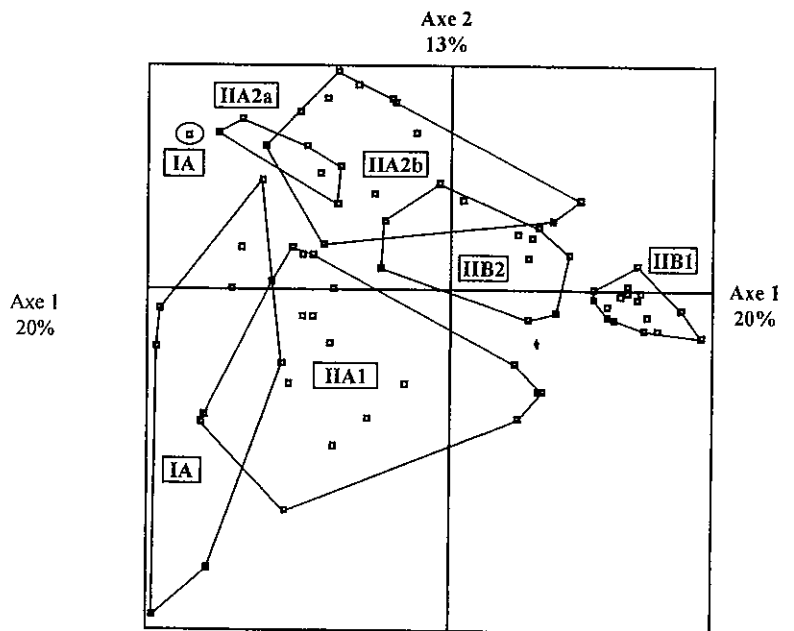


Figure 9. Projection factorielle des stations sur les deux premiers axes et regroupement selon la CAH.

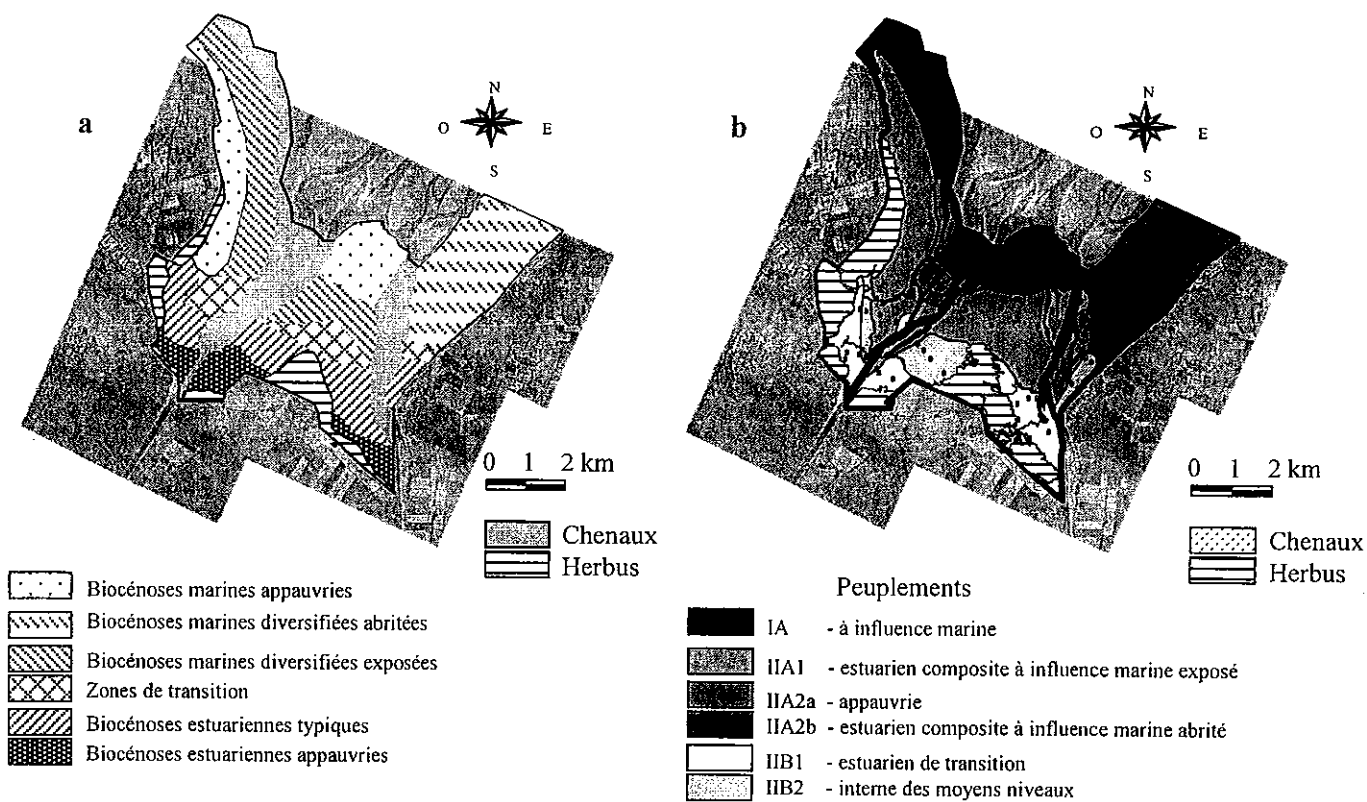


Figure 10. a -Répartition des peuplements en 1985, (d'après Sylvand et Savini, 1991 [30])
 b -Répartition des peuplements en 2000.