

MASTER SML

SCIENCES DE LA MER ET DU LITTORAL
MENTION

EXPERTISE ET GESTION DE
L'ENVIRONNEMENT LITTORAL

Killian MARCEL

Résilience écologique de la macrofaune
benthique sur un ancien site d'extraction
de granulats marins

Mémoire de stage de Master 2
Année Universitaire 2024-2025

Structure d'accueil : **Laboratoire LER-BN - IFREMER**

Tuteur universitaire : **Gauthier Schaal**

Maître de stage : **Alexandre Robert**



Remerciements

Je souhaite remercier l'ensemble des personnes qui ont contribué à la réalisation de ce mémoire.

Mes remerciements vont tout particulièrement à Alexandre Robert et Nicolas Desroy, mes maîtres de stage, pour leur encadrement, leurs conseils avisés et le partage généreux de leurs connaissances en taxonomie et écologie benthique, qui ont grandement enrichi cette expérience.

J'exprime également toute ma reconnaissance à Gauthier Schaal, mon tuteur universitaire, pour son suivi rigoureux, ses recommandations constructives et son accompagnement, qui ont été essentiels à la bonne conduite de ce travail.

Un grand merci à Gabin Droual, Laure Simplet et Antoine Carlier pour l'expertise précieuse qu'ils m'ont apportée, tant sur la taxonomie des organismes que sur la géologie des fonds marins.

J'ai une pensée particulière pour Gaëtan Cormy, Danaé Dubrasquet, Tanguy Pédron, Laurine Murzereau et Léa Lambert, dont l'aide dans l'identification taxonomique, l'analyse des données, la relecture de mon rapport et leur soutien quotidien ont rendu ces mois à Dinard très agréables.

Un grand merci également à l'ensemble de l'équipe du LER-BN de Dinard pour leur accueil chaleureux, leur bienveillance et pour m'avoir permis de participer à diverses missions de terrain et de laboratoire.

Je garderai de très bons souvenirs avec vous et de la station, je vous adresse tout mon soutien dans la poursuite de vos activités malgré les annonces récentes. Petite pensée pour Tanguy, merci d'avoir défendu notre bureau lors des attaques de nerf par les bureaux voisins.

Enfin, je remercie toute les personnes qui m'ont apporté leur aide tout au long de ce stage et de cette année de master.

Sommaire

1. Introduction	8
1.1. L'extraction de granulats marins en Europe et en France	8
1.2. Une activité génératrice d'impacts environnementaux	8
1.3. La capacité de résilience écologique des sites d'extraction reste mal connue	10
1.4. Le site du Pilier : un site majeur en France métropolitaine	12
1.4.1. Localisation et caractéristiques environnementales	12
1.4.2. Historique de l'activité d'extraction	13
1.4.3. Objectifs du projet RESISTE	13
2. Matériel & Méthode	15
2.1. Stratégies d'échantillonnage	15
2.2. Prélèvements <i>in situ</i>	16
2.3. Mesure des caractéristiques du sédiment	16
2.3.1. Protocole pour l'analyse granulométrique :	16
2.3.2. Analyse de la teneur en matière organique (MO) :	18
2.4. Identification de la macrofaune benthique	18
2.5. Analyses des données :	19
2.5.1. Caractéristiques sédimentaires	20
2.5.2. Caractérisation de la diversité structurelle de la macrofaune	21
benthique.....	21
2.5.3. Caractérisation de la diversité fonctionnelle de la macrofaune	23
benthique.....	23
2.5.4. Analyses statistiques des variations spatio-temporelles :	26
3. Résultats	27
3.1. Évolution spatio-temporelle des caractéristiques sédimentaires	27
3.1.1. Granulométrie	27
3.1.2. Matière organique	28
3.2. Évolution spatio-temporelle de la diversité structurelle	29
3.2.1. Caractéristiques générales des communautés macrobenthiques	29
3.2.2. Indices univariés de diversité structurelle.....	30
3.2.3. Approche multivariée : trajectoires écologiques de la composition faunistique	33
3.3. Évolution spatio-temporelle de la diversité fonctionnelle	36
3.3.1. Caractéristiques fonctionnelles générales	36
3.3.2. Indices univariés de diversité fonctionnelle	36
3.3.3. Approche multivariée : trajectoires fonctionnelles des communautés benthiques	38
4. Discussion	40
4.1. Évolution spatio-temporelle des caractéristiques sédimentaires	40

4.2. Évolution spatio-temporelle de la diversité structurelle.....	43
4.3. Évolution spatio-temporelle de la diversité fonctionnelle	45
4.4. Limites de l'étude	47
5. Conclusion.....	49
6. Bibliographie	51
7. Sitographie.....	57
8. Annexes	58

Table des figures

Figure 1 : Carte de localisation du site du Pilier avec la bathymétrie de novembre 2017.	12
Figure 2 : Distribution spatiale des stations échantillonnées dans le cadre du projet RESISTE (IXblue, 2018). Les stations entourées sont celles qui ont été traitées dans ce rapport (J, K et S16).	15
Figure 3 : Décantation des fractions fines et grossières au laboratoire.	16
Figure 4 : (a) : Tamisage des sédiments avec colonne de tamis sur tamiseuse Retsch AS 200. (b) : Pesée des fractions de sédiments grossiers de chaque tamis. (c) : Pesée de la fraction fine sèche.	17
Figure 5 : Four à moufle Nabertherm et pesée des sédiments calcinés.	18
Figure 6 : Identification de la macrofaune benthique sous loupe binoculaire.	19
Figure 7 : Le triangle sédimentaire de Folk et la hiérarchie de la classification de Folk (16, 7 et 5 classes), d'après Guinan <i>et al.</i> , 2020.	20
Figure 8 : Fonctionnement des CTA, adapté de Sturbois <i>et al.</i> , 2021.	23
Figure 9 : Pourcentage de la matière organique dans les échantillons entre le printemps 2017 et l'automne 2022. NB : la MO du printemps 2021 de la station S16 n'a pas été analysée.	29
Figure 10 : Évolution des indices de diversité structurelle (densité totale, richesse spécifique, indices de Shannon et Simpson, équitabilité de Piélou) selon la station, la saison et l'année. Les boîtes représentent l'intervalle interquartile (IQR), correspondant aux 50 % des valeurs centrales. La ligne noire horizontale au centre de chaque boîte indique la médiane. Les moustaches s'étendent jusqu'aux valeurs minimale et maximale, à l'exclusion des valeurs aberrantes. Les points rouges représentent les valeurs aberrantes (outliers), correspondant à des observations exceptionnellement élevées ou basses par rapport au reste des données.	32
Figure 11 : Analyse en composantes principales (ACP) des trajectoires des communautés benthiques. Les points colorés représentent les barycentres des échantillons pour chaque station, entre l'automne et le printemps de chaque année (lorsque disponible), identifiés par le format Année_Station, leur position reflétant la situation de 2017 à 2022. Les flèches colorées illustrent les trajectoires empruntées par les communautés, la couleur indiquant la station correspondante. Les flèches vertes mettent en évidence les taxa les plus contributifs selon l'analyse SIMPER. Le cercle de corrélation délimite l'espace de projection et indique la qualité de représentation des variables. L'axe PCA 1 correspond à la direction de la plus grande variabilité dans la composition spécifique, tandis que l'axe PCA 2 représente la seconde composante de variabilité, indépendante de PCA 1.	35
Figure 12 : Évolution des indices de diversité fonctionnelle dans les trois stations entre 2017 et 2022. FDiv : divergence fonctionnelle, FEve : équitabilité fonctionnelle, FRed : redondance fonctionnelle et Fric : richesse fonctionnelle.	37

Figure 13 : ACP de l'évolution des traits fonctionnels avec les trajectoires associées pour chacune des stations. Les modalités affichées représentent uniquement les modalités principales vers lesquelles tendent les stations afin de ne pas surcharger le graphique. Les points colorés représentent les saisons (ronds pour le printemps et carrés pour l'automne) pour chacune des stations. Le détail des graphiques individuels pour chaque trait est à retrouver en Annexe 11..... **39**

Table des tableaux

Tableau 1 : Série de tamis utilisés, avec mailles correspondantes (μm) et classes granulométriques associées.....	17
Tableau 2 : Les 10 traits biologiques sélectionnés avec les modalités et hypothèses de résilience suite à l'extraction de granulats marins, basées sur Bremmer <i>et al.</i> , 2006 ; Bolam <i>et al.</i> , 2016, 2023 et Festjens <i>et al.</i> , 2023.	24
Tableau 3 : Représentation des proportions de fractions granulométriques par station, saison et année (en pourcentage) d'après la classification de Folk & Ward (1957).....	28

Liste des abréviations et acronymes utilisés

- **ACP** ou **PCA** : Analyse en composantes principales
- **ANOVA** : Analysis of variance
- **BACI** : Before-After Control Impact
- **BAG** : Before-After Gradient
- **CTA** : Community trajectory analysis
- **DCSMM** : Directive cadre stratégie pour le milieu marin
- **FDiv** : Divergence fonctionnelle
- **FEve** : Équitabilité fonctionnelle
- **FRic** : Richesse fonctionnelle
- **FRed** : Redondance fonctionnelle
- **GLM** : Modèle linéaire généralisé
- **IFREMER** : Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer
- **LEBCO** : Laboratoire Ecologie Benthique Côtière
- **LER-BN** : Laboratoire Environnement Ressources Bretagne Nord
- **MO** : Matière organique
- **PERMANOVA** : Permutational analysis of variance
- **RESISTE** : Résilience d'un Site Soumis à des Travaux d'Extraction de granulats marins
- **WoRMS** : World Register of Marine Species

1. Introduction

1.1. L'extraction de granulats marins en Europe et en France

Les granulats marins extraits par l'homme, composés de sables et de graviers, comptent parmi les ressources naturelles les plus exploitées après l'eau (Avezard *et al.*, 2017). Utilisés principalement pour la fabrication de béton, la construction d'infrastructures et de manière plus marginale pour l'amendement des sols acides (*via* l'épandage de sables calcaires ou coquilliers), leur demande est en constante augmentation (Avezard *et al.*, 2017 ; Robert *et al.*, 2018 ; Chauvel *et al.*, 2024). En Europe, l'extraction de granulats marins représente plus de 57 millions de tonnes par an (UEPG, 2021). Avec une production d'environ 6,5 millions de tonnes par an (Avezard *et al.*, 2017 ; UEPG, 2021) répartie sur 17 sites d'extraction, la France occupe la quatrième position des pays extracteurs de granulats marins, derrière les Pays-Bas, le Royaume-Uni et le Danemark (Robert *et al.*, 2018 ; Chauvel *et al.*, 2024).

L'extraction des granulats marins s'effectue principalement par dragage, selon deux techniques distinctes. La méthode prédominante repose sur l'utilisation de dragues aspiratrices, en raison de leur efficacité. Les navires sabliers se déplacent lentement en traînant un tube d'aspiration sur le fond marin (élinde), permettant l'extraction continue d'un mélange d'eau et de sédiments (Sables et graviers en mer, s.d. ; UNPG, s.d.). Selon les modèles, cette opération peut être réalisée à des profondeurs comprises entre 50 et 130 mètres, avec une capacité de chargement pouvant atteindre 16 000 m³ par navire (Sables et graviers en mer, s.d. ; UNPG, s.d.). L'eau excédentaire est ensuite rejetée en mer, générant un panache turbide temporaire. En parallèle, les dragues à benne preneuse, bien que représentant un volume d'extraction moindre, demeurent couramment utilisées en raison de leur nombre. Ces navires, opérant de manière stationnaire jusqu'à environ 30 mètres de profondeur, sont équipés d'une benne permettant la réalisation d'excavations ponctuelles sur le fond marin (Sables et graviers en mer, s.d. ; UNPG, s.d.).

1.2. Une activité génératrice d'impacts environnementaux

Il est largement reconnu que l'extraction de granulats marins, réalisée depuis plusieurs années voire plusieurs décennies sur un même site, entraîne de profondes modifications de l'environnement marin, tant sur ses caractéristiques physiques que biologiques. En retour, cela affecte la structure et le fonctionnement des écosystèmes marins (Desprez, 2000 ; Barrio Froján *et al.*, 2008 ; Cooper *et al.*, 2011 ; Wan Hussin *et al.*, 2012 ; Robert *et al.*, 2018 ; Lopez *et al.*, 2025).

D'un point de vue physique, le passage de l'élinde sur le fond, associé à l'extraction de sédiments, entraîne une modification de la morphologie des fonds marins, avec la formation de sillons et de souilles pouvant atteindre plusieurs mètres de profondeur selon les volumes extraits (Desprez, 2000 ; De Jong *et al.*, 2015 ; Robert *et al.*, 2018). Ces modifications bathymétriques peuvent perturber localement les conditions hydrodynamiques et le transport sédimentaire, avec des répercussions potentielles au-delà du site d'extraction (effets distants) (Avezard *et al.*, 2017). Par ailleurs, l'aspiration des granulats génère un panache turbide, remettant en suspension des particules fines susceptibles de se disperser sur une large zone et d'impacter les habitats benthiques environnants [dégradation de la qualité de l'eau, détérioration des organismes filtreurs, étouffement des organismes... (Avezard *et al.*, 2017 ; Robert *et al.*, 2018)]. Des affinements sédimentaires, résultants du piégeage des sédiments fins au niveau de la souille et du dépôt du panache turbide, sont généralement constatés (Desprez, 2000 ; Barrio Froján *et al.*, 2008 ; Hill *et al.*, 2011 ; De Jong *et al.*, 2015 ; Robert *et al.*, 2018). Dans certains cas, lorsque l'extraction a arasé les couches superficielles de sédiments fins et que les couches sous-jacentes étaient grossières, c'est au contraire une augmentation de la granulométrie qui a été observée (Cooper *et al.*, 2007).

D'un point de vue biologique, l'aspiration de granulats marins par l'élinde entraîne une destruction directe des communautés benthiques, provoquant une défaunation locale sur les zones soumises au dragage. À l'échelle des sites d'extraction, une réduction drastique de la biodiversité a été enregistrée avec une perte de richesse spécifique pouvant atteindre 80 % et une diminution de l'abondance variant de 40 à 90 % en fonction de l'intensité des dragages (Desprez, 2000 ; Boyd *et al.*, 2005 ; Barrio Froján *et al.*, 2008 ; Lozach, 2011 ; Robert *et al.*, 2018). Les modifications granulométriques liées à la surverse (rejet d'eau excédentaire) et/ou au décapage des couches de sédiments superficielles, ainsi qu'au piégeage de sables fins à moyens mobiles, contribuent également à des changements dans la composition faunistique des communautés benthiques (Desprez, 2000 ; Boyd *et al.*, 2005 ; Cooper *et al.*, 2011 ; Hill *et al.*, 2011 ; Robert *et al.*, 2018 ; Chauvel *et al.*, 2024). Par exemple, sur le site d'extraction industrielle de Dieppe, initialement caractérisé par des graviers et sables grossiers, Desprez (2000) a mis en évidence le remplacement d'espèces caractéristiques de sables grossiers (l'urochordé *Branchiostoma lanceolatum*) par des espèces plus adaptées aux sédiments fins (les annélides polychètes *Ophelia borealis* et *Nephtys cirrosa*). Cette évolution favorise l'installation d'espèces souvent opportunistes et induit une transformation de l'habitat, passant d'un milieu sableux-graveleux à un environnement plus sablo-vaseux (Lozach, 2011).

1.3. La capacité de résilience écologique des sites d'extraction reste mal connue

Bien que les impacts de l'extraction de granulats marins soient bien documentés, la façon dont les écosystèmes impactés se rétablissent après de telles perturbations reste encore peu étudiée sur le long terme (Waye-Barker *et al.*, 2015 ; Lopez *et al.*, 2025 ; McIlwaine *et al.*, 2025). Pour comprendre ces processus de récupération, la notion de résilience écologique, introduite par Holling en 1973, s'impose aujourd'hui comme un concept fondamental pour étudier la capacité des milieux à se rétablir après une perturbation (Holling, 1973 ; Gunderson, 2000). Certaines approches considèrent la résilience comme le retour d'un écosystème à un état initial après une perturbation, en maintenant ses fonctions et sa structure (Foden *et al.*, 2009 ; Lozach, 2011 ; Bigham *et al.*, 2023), tandis que d'autres insistent sur la capacité du système à continuer à fonctionner malgré des transformations, parfois irréversibles, de sa structure ou de sa composition (Gunderson, 2000 ; Hill *et al.*, 2011 ; Mouillot *et al.*, 2013 ; Van Meerbeek *et al.*, 2021 ; Lopez *et al.*, 2025). Cette diversité de points de vue s'ajoute à la complexité des systèmes naturels et à la pluralité des trajectoires écologiques possibles. Van Meerbeek *et al.* (2021) proposent dans leur étude des cadres intégrateurs afin de mieux comprendre les différentes dimensions de la stabilité écologique en combinant cinq notions telles que la résistance, la récupération et la résilience. Ce cadre est particulièrement pertinent pour analyser la manière dont répondent des écosystèmes soumis à des pressions prolongées, telles que l'extraction de granulats marins.

Ainsi, dans les environnements marins perturbés, la résilience écologique est généralement analysée selon deux grandes dimensions : physique et biologique. La résilience physique, correspond au rétablissement de la morphologie des fonds marins, notamment par la disparition des sillons de dragage, ainsi que par le retour à une composition granulométrique comparable aux conditions pré-extraction (Boyd *et al.*, 2004 ; Foden *et al.*, 2009 ; Dauvin, 2023). La résilience biologique correspond à la reconstitution des communautés benthiques en termes de diversité spécifique, d'abondance et de biomasse (Newell *et al.*, 1998). Elle est souvent considérée comme acquise lorsque 80 % de la diversité et de la biomasse initiales sont retrouvées (Newell *et al.*, 1998 ; Lozach, 2011). Cependant, la vitesse et la capacité de résilience varient considérablement selon différents facteurs environnementaux et biologiques. La nature de la perturbation (ponctuelle ou chronique), son intensité, sa fréquence et durée, ainsi que l'étendue de la surface impactée de la perturbation jouent un rôle déterminant dans le temps nécessaire au rétablissement des écosystèmes (Desprez, 2000 ; Van Dalssen *et al.*, 2000 ; Foden *et al.*, 2009 ; Lopez *et al.*, 2025). Les caractéristiques physiques du milieu, comme la granulométrie ou l'hydrodynamisme, influencent fortement les capacités de récupération et de recolonisation, et par conséquent la résilience biologique des communautés benthiques (Desprez, 2000 ; Barrio Froján *et al.*, 2011 ; Cooper *et al.*, 2011 ; Robert *et al.*, 2018 ; Bigham *et al.*, 2023).

Par exemple, les substrats meubles et dynamiques, tels que les estuaires, facilitent la récupération avec un temps compris entre un an et cinq ans, tandis que les milieux peu profonds à sédiments grossiers nécessitent en moyenne de huit à onze ans (pour des sites où l'intensité de dragage était faible) (Foden *et al.*, 2009 ; Lozach, 2011). De plus, les traits biologiques des espèces conditionnent également le temps de résilience écologique (Schwing *et al.*, 2020). Les espèces mobiles peuvent fuir et recoloniser rapidement un site, tandis que les espèces sessiles, incapables de se déplacer, sont plus vulnérables et nécessitent plusieurs années, voire des décennies pour se rétablir (Schwing *et al.*, 2020).

Néanmoins, la plupart des études sur la résilience écologique des sites d'extraction de granulats marins négligent la variabilité saisonnière dans leurs analyses temporelles. Cette lacune méthodologique limite la compréhension des processus de résilience, car comme le soulignent White et Hastings (2020), les facteurs saisonniers sont souvent ignorés dans l'étude des processus écologiques, principalement en raison de la complexité que représente la collecte de données pluriannuelles à différentes saisons. Or, cette variabilité saisonnière peut masquer les signaux de récupération écologique et rendre difficile la distinction entre les variations naturelles et les changements liés à la perturbation anthropique, limitant ainsi la compréhension des processus de résilience. Les études menées après des pressions anthropiques, notamment suite à l'extraction de granulats marins, montrent également que la récupération écologique n'aboutit pas toujours à un retour strict à l'état initial (Hill *et al.*, 2011 ; Lopez *et al.*, 2025). Dans de nombreux cas, les écosystèmes évoluent vers un nouvel état d'équilibre avec un fonctionnement et une composition spécifiques différents, tout en conservant certaines fonctions écologiques clés (Annexe 1). Cette diversité de trajectoires de récupération, combinée aux spécificités environnementales de chaque site, rend difficile l'extrapolation des résultats d'un site à l'autre (Lozach et Dauvin, 2012). La résilience écologique est ainsi éminemment site-spécifique, influencée par les dynamiques propres à chaque environnement. De ce fait, une question fondamentale se pose quant à la nature du rétablissement : la résilience écologique implique-t-elle un retour à l'état initial, ou peut-elle se traduire par un nouvel état d'équilibre ? Plusieurs études ont montré que des communautés peuvent retrouver une fonctionnalité écologique similaire tout en différant structurellement de leur état d'origine (Hill *et al.*, 2011 ; Schwing *et al.*, 2020 ; Lopez *et al.*, 2025). Ce constat renforce l'idée de multiples états stables : un écosystème peut basculer vers un nouveau régime sans pour autant perdre ses fonctions clés (Gunderson, 2000). C'est dans cette optique que, dans le présent travail, la résilience écologique est définie comme la capacité d'un écosystème à restaurer tout ou partie de ses fonctions et structures, en réponse à une perturbation, tout en restant dans un fonctionnement écologique viable. Cette définition permet d'appréhender de multiples trajectoires de résilience, allant du retour à l'état initial à la transition vers un nouvel état fonctionnellement équivalent (Gunderson, 2000).

1.4. Le site du Pilier : un site majeur en France métropolitaine

1.4.1. Localisation et caractéristiques environnementales

Le site du Pilier, localisé dans la partie externe de l'estuaire de la Loire, à environ 7 km au nord-ouest de l'île de Noirmoutier, constitue un cas d'étude privilégié pour analyser la résilience écologique [Robert *et al.*, 2018 ; Barillé et Harin, 2023 (Figure 1)]. Ce site, situé dans une mer ouverte, présente des courants modérés variant entre 0,5 et 0,6 m.s⁻¹ en moyenne (Robert *et al.*, 2018). L'hydrodynamisme du secteur est principalement contrôlé par trois phénomènes : le remplissage de la baie de Bourgneuf, qui engendre des courants est-ouest transportant les sédiments en suspension vers le Nord-Est, le panache de la Loire, qui induit un courant dirigé vers le Sud-Ouest ainsi que les houles importantes dans le secteur, notamment en hiver (Texier, 2022 ; Lengronne, 2024). Ces sédiments, issus principalement de la Loire, peuvent avoir des vitesses plus faibles et s'accumuler dans les zones à faible hydrodynamisme. La profondeur du site variait initialement de 14 à 19 m, mais suite à l'extraction de granulats marins, la bathymétrie atteint par endroit 28 m [Figure 1 (Robert *et al.*, 2018)].

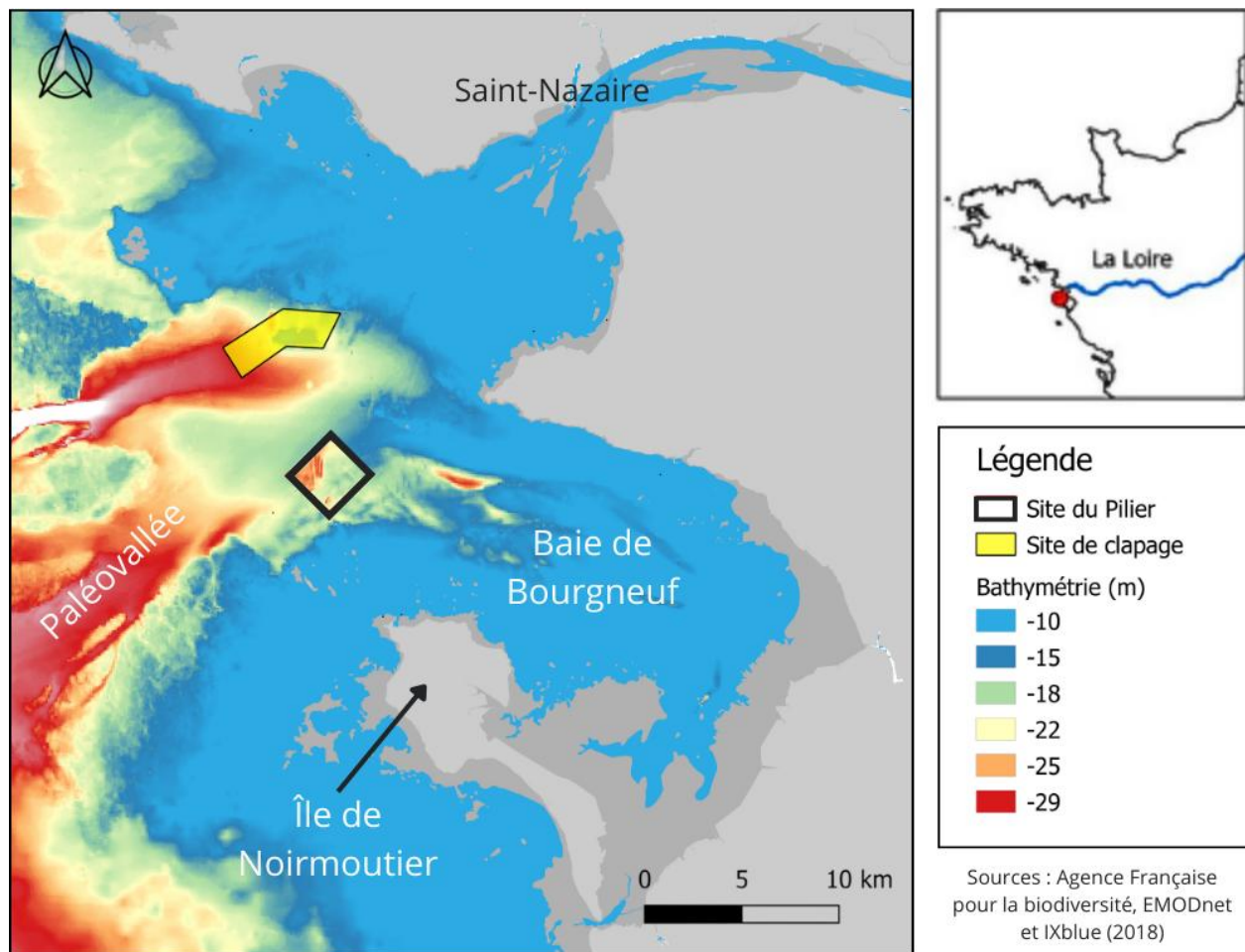


Figure 1 : Carte de localisation du site du Pilier avec la bathymétrie de novembre 2017.

1.4.2. Historique de l'activité d'extraction

Le site du Pilier a fait l'objet d'une extraction intensive pendant près de 30 ans. L'exploitation a débuté en 1988 sur une zone initiale de 2 km². En 1998, la concession a été élargie à 8,2 km² et exploitée par huit entreprises, avec une extraction annuelle autorisée de 2 267 000 m³ (Robert *et al.*, 2018 ; Barillé et Harin, 2023). Au total, près de 40 millions de m³ de granulats ont été prélevés sur le site en 30 ans, jusqu'à l'arrêt définitif des activités en septembre 2017 (Robert *et al.*, 2018). En termes de volume extrait, le site du Pilier a longtemps figuré parmi les plus importants en France (Robert *et al.*, 2018).

1.4.3. Objectifs du projet RESISTE

Le site du Pilier a fait l'objet d'un suivi environnemental réglementaire depuis de nombreuses années, conformément aux prescriptions de l'arrêté préfectoral autorisant les travaux d'extraction. En France, les suivis environnementaux sont à la charge des pétitionnaires mais réalisés par des bureaux d'étude (contrairement à certains pays comme la Belgique où une redevance payée par les industriels sert à financer les suivis assurés par des instituts publics). Un suivi environnemental quinquennal a donc été mis en place selon une approche « Before-After Control Impact » (Stewart-Oaten *et al.*, 1986 ; Underwood, 1992), avec des bilans réalisés en 1999, 2004, 2009, 2014 et 2017 afin d'évaluer l'impact de l'exploitation. Cinq ans après l'arrêt des activités, un suivi post-clôture a également été mené par le bureau d'étude Bio-littoral (*cf.* rapport Barillé et Harin, 2023). Cependant, ce suivi unique, réalisé cinq ans après la fin de l'exploitation, s'avère insuffisant pour suivre le processus de résilience écologique (*e.g.* successions d'espèces, états transitoires, etc.) et définir avec précision le temps nécessaire à l'environnement pour retrouver des caractéristiques environnementales comparables à celles d'origine. C'est pourquoi, l'Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (Ifremer) a initié le projet RESISTE (*Résilience d'un Site Soumis à des Travaux d'Extraction de granulats marins*), à partir d'octobre 2020. Ce projet pluridisciplinaire, dans lequel s'inscrit ce stage de Master 2, vise à analyser la résilience physique et biologique du site du Pilier ainsi que son évolution sur le long terme. La composante biologique analysée dans cette étude est la macrofaune benthique, c'est-à-dire l'ensemble des organismes vivant sur ou dans les fonds marins et de taille supérieure à 1 mm.

De cette manière, mon stage au sein du Laboratoire Environnement Ressources Bretagne Nord (LER-BN) de l'Ifremer, a pour objectif de répondre à la problématique suivante :

Quelle est la dynamique de la résilience physique et biologique sur l'ancien site d'extraction de granulats marins du Pilier ?

Pour répondre à cette question, trois hypothèses ont été proposées :

- **Hypothèse n°1** : Les caractéristiques sédimentaires diffèrent selon les stations et tendent à se rapprocher de celles des stations de référence au fil des années, traduisant un rétablissement progressif du milieu.
- **Hypothèse n°2** : Les caractéristiques biologiques diffèrent selon les stations, avec une diversité réduite dans les zones les plus exploitées, mais tendent à se rapprocher de celles des stations de référence au fil des années.
- **Hypothèse n°3** : La variabilité saisonnière des caractéristiques biologiques est plus marquée dans les stations en cours de résilience, tandis que les stations de référence présentent un état plus stable.

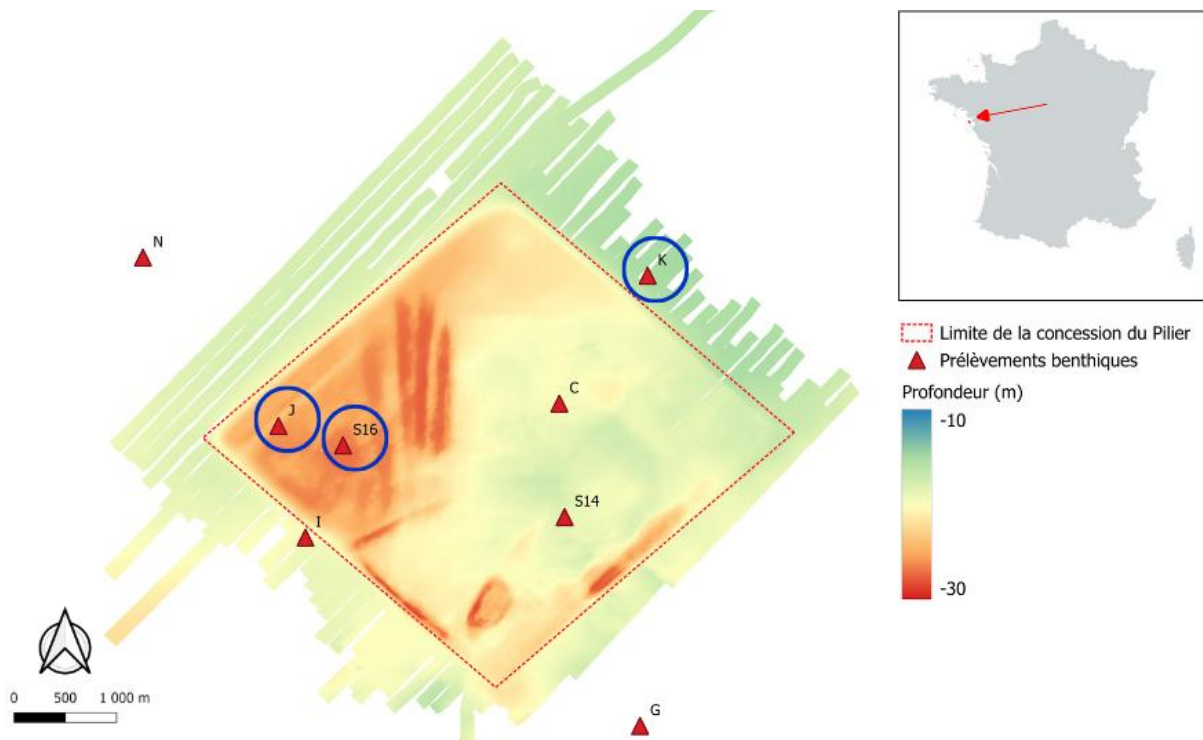
La première partie de ce travail présente la méthodologie adoptée pour l'analyse granulométrique, l'identification taxonomique de la macrofaune benthique et le traitement statistique des données. La deuxième partie expose les résultats obtenus et replacés dans le contexte du suivi réalisé en fin de travaux d'extraction (2017) afin d'identifier les évolutions récentes. Enfin, la troisième partie discute ces résultats au regard de la problématique initiale, en évaluant la présence éventuelle de signes de résilience écologique au sein des communautés benthiques et du site du Pilier.

2. Matériel & Méthode

2.1. Stratégies d'échantillonnage

Cinq campagnes d'échantillonnage ont été réalisées dans le cadre du projet RESISTE : en octobre 2020, avril et novembre 2021, ainsi qu'en avril et novembre 2022. La localisation des stations a été définie en combinant deux approches méthodologiques complémentaires. La première, la stratégie BACI (Before-After Control Impact), vise à comparer des stations supposées « sous impact », car situées à l'intérieur de la concession, avec des stations de contrôle, localisées hors de l'influence directe ou indirecte des extractions. Étant donné que l'activité d'extraction n'a pas été homogène dans l'ensemble de la concession (Figure 2), il est plausible que la résilience des communautés macrobenthiques varie selon les zones. La seconde approche, la stratégie BAG (Before-After Gradient), permet d'évaluer comment la résilience évolue en fonction de la bathymétrie, utilisée comme indicateur indirect de l'intensité des extractions.

Au total, huit stations ont été échantillonnées. Les stations G, K, I et N se trouvent à l'extérieur de la concession. Les stations C, J, S14 et S16 sont situées à l'intérieur de la concession : S14 et C sont considérées comme modérément impactées (profondeur ≈ 15 m), tandis que J et S16, localisées à plus de 25 m de profondeur, sont classées comme fortement impactées. Les campagnes d'échantillonnage ont été menées pendant trois années consécutives afin de suivre les premières phases de la résilience. Elles ont été réalisées au printemps et en automne pour intégrer la variabilité saisonnière des communautés benthiques.



2.2. Prélèvements *in situ*

Pour chaque station, les échantillons ont été prélevés à l'aide d'une benne Day (surface échantillonnée : 0,1 m²), adaptée aux sédiments fins présents sur le site, avec cinq réplicats par station. À bord, le contenu de chaque benne a été tamisé sur une maille de 1 mm afin de ne conserver que les organismes appartenant à la macrofaune benthique. Les échantillons biologiques ont été fixés dans du formaldéhyde (formol) dilué à 5 % dans de l'eau de mer. Une benne supplémentaire a été prélevée à chaque station pour l'analyse des caractéristiques sédimentaires (granulométrie et teneur en matière organique). Les échantillons de sédiments ont été conservés au congélateur jusqu'aux analyses.

2.3. Mesure des caractéristiques du sédiment

L'analyse granulométrique et la détermination de la teneur en matière organique ont été réalisées pour chaque station après décongélation des échantillons. La méthode appliquée est celle décrite par Garcia *et al.* (2014) dans le cadre du suivi des macroinvertébrés benthiques de la Directive Cadre sur l'Eau (<https://archimer.ifremer.fr/doc/00269/38067/36196.pdf>).

2.3.1. Protocole pour l'analyse granulométrique :

Après décongélation, les échantillons ont été soumis à un tamisage humide à l'eau douce à l'aide d'un tamis de maille 63 µm. Cette étape permet de séparer la fraction fine (< 63 µm), correspondant aux pélites (vase), du reste du sédiment. La fraction fine et la fraction grossière ont chacune été recueillies dans un récipient distinct, puis laissées à décanter pendant 48 heures. L'eau surnageante a été siphonnée à l'aide d'un tuyau de faible diamètre, et les sédiments ont ensuite été séchés dans une étuve à 60°C pendant au moins 48 heures (Figure 3).

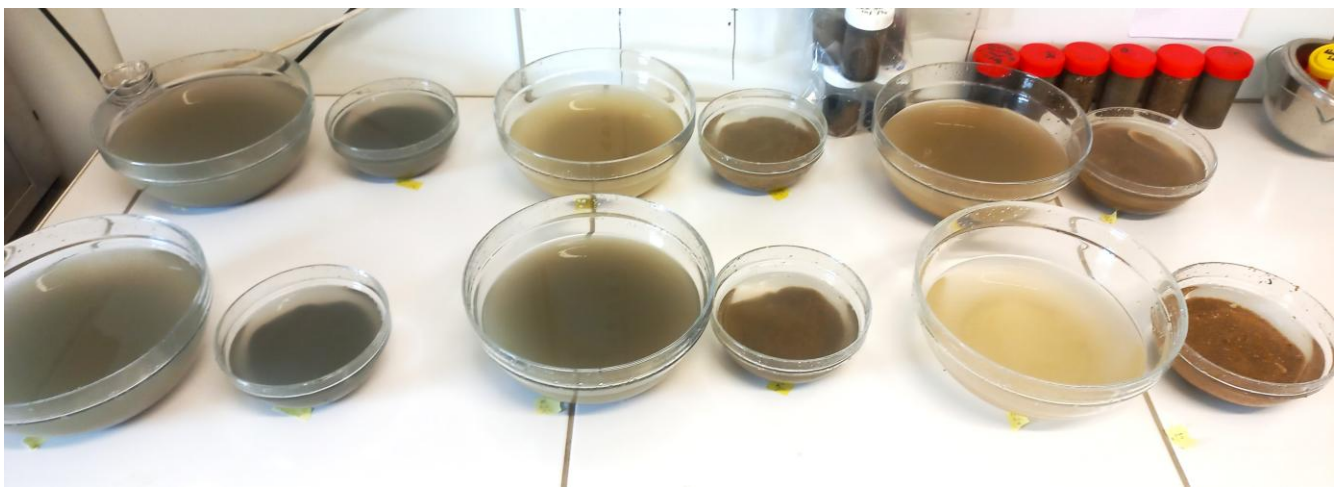


Figure 3 : Décantation des fractions fines et grossières au laboratoire.

Les sédiments secs ont ensuite été délicatement homogénéisés avant d’être soumis au tamisage. Pour cela, une colonne de tamis respectant la norme AFNOR a été utilisée. Celle-ci comprenait 17 tamis obligatoires (et 10 tamis optionnels pour les fractions les plus grossières) et a été placée sur une tamiseuse à vibration Retsch AS 200 (Tableau 1).

Tableau 1 : Série de tamis utilisés, avec mailles correspondantes (μm) et classes granulométriques associées.

Numéro tamis	Maille tamis (μm)	Classe granulométrique (Folk & Ward, 1957)	Numéro tamis	Maille tamis (μm)	Classe granulométrique (Folk & Ward, 1957)
1	63	Sables très fins	10	500	Sables grossiers
2	80		11	630	
3	100		12	800	
4	125	sables fins	13	1 000	
5	160		14	1 250	
6	200		15	1 600	
7	250	Sables moyens	16	2 000	Graviers
8	315		17	2 500	
9	400				

En raison du nombre limité de tamis disponibles par passage, le tamisage a été effectué en deux séries successives. Les sédiments secs ont d’abord été versés sur une première colonne de neuf tamis (2,5 mm à 400 μm) et tamisés pendant 10 minutes à 2000 vibrations par seconde (Figure 4a). Les sédiments recueillis ont ensuite été transférés sur une seconde colonne de huit tamis (315 μm à 63 μm) et tamisés pendant 20 minutes dans les mêmes conditions. Le contenu de chaque tamis a été soigneusement récupéré, pesé avec une balance de précision ($d = 0,2 \text{ g}$) (Figure 4b), et les tamis nettoyés à l’aide d’un pinceau entre chaque mesure afin d’assurer la fiabilité des pesées. La fraction fine a été pesée sèche directement à la sortie de l’étuve sans tamisage supplémentaire (Figure 4c).



Figure 4 : (a) : Tamisage des sédiments avec colonne de tamis sur tamiseuse Retsch AS 200. (b) : Pesée des fractions de sédiments grossiers de chaque tamis. (c) : Pesée de la fraction fine sèche.

2.3.2. Analyse de la teneur en matière organique (MO) :

Les sédiments ont été décongelés, transvasés dans un bol, puis placés à l'étuve à 60 °C pendant 24 heures afin de les déshydrater. Une fois secs, ils ont été homogénéisés et répartis dans des capsules en aluminium résistantes aux hautes températures. Chaque capsule a été pesée une première fois à température ambiante afin de déterminer le poids des sédiments secs. La combustion de la matière organique a ensuite été réalisée dans un four à moufle Nabertherm, à 450 °C pendant 4 heures. Après refroidissement à température ambiante, les capsules contenant les sédiments calcinés ont été de nouveau pesées (Figure 5).

La teneur en matière organique a été calculée comme la différence entre la masse des sédiments secs et celle des sédiments calcinés, et exprimée en pourcentage de la masse sèche initiale. Une seule analyse a été réalisée par station.



Figure 5 : Four à moufle Nabertherm et pesée des sédiments calcinés.

2.4. Identification de la macrofaune benthique

Au laboratoire, les échantillons ont été déformés sous hotte aspirante. Les organismes macrobenthiques ont ensuite été extraits manuellement du sédiment avant de procéder à leur identification taxonomique, ceci ayant été réalisé en amont par un technicien de laboratoire. Une grande partie de mon stage (plus de deux mois) a donc été consacré à l'identification taxonomique de la macrofaune collectée dans les stations J, K et S16 (Figure 6). Pour cela, une loupe binoculaire et un microscope optique (grossissements x4 à x100) pour l'examen de caractères morphologiques les plus fins ont été utilisés. De nombreuses clés de détermination et publications scientifiques ont été mobilisées afin d'intégrer les avancées récentes en matière de classification taxonomique. Ainsi, la consultation d'environ une cinquantaine d'ouvrages et d'articles spécialisés en identification s'est avérée nécessaire pour couvrir l'ensemble des familles représentées (voir Annexe 2 pour la liste des principaux documents).



Figure 6 : Identification de la macrofaune benthique sous loupe binoculaire.

Chaque organisme a été identifié au niveau taxonomique le plus précis possible, généralement à l'espèce, sauf en cas de mauvais état de conservation (individus partiellement détruits, incomplets ou secs) ou pour certains embranchements nécessitant des spécialistes (Nématodes, Plathelminthes, Némertes...). Dans ces cas-là, les individus ont été classés à des niveaux taxonomiques supérieurs (genre, famille ou embranchement). Le dénombrement des organismes a été réalisé selon des critères morphologiques spécifiques à chaque groupe. Pour les Annélides, le comptage s'est appuyé sur le nombre de prostomiums (parties antérieures), sauf pour les Maldanidés, chez lesquels il reposait sur le nombre de pygidiums (parties postérieures), un caractère stable et discriminant pour l'identification des espèces. Chez les Ophiures, le dénombrement a été effectué à partir des disques centraux, tandis que pour les Mollusques, le nombre de coquilles intactes a été retenu. Les données d'abondance ont ensuite été standardisées par la surface échantillonnée et rapportées au mètre carré, afin de permettre des comparaisons avec les séries de données historiques ainsi qu'avec d'autres études. Enfin, l'ensemble des identifications a été vérifié, actualisé et harmonisé à l'aide du World Register of Marine Species (WoRMS, <https://www.marinespecies.org>).

2.5. Analyses des données :

Les données analysées proviennent de la campagne de 2017 (réalisée juste après la fermeture de la concession) ainsi que des campagnes de 2020, 2021 et 2022 menées par l'IFREMER. La station S16 n'ayant été échantillonnée qu'à partir de 2020, les résultats de 2017 ne sont pas disponibles pour cette station.

2.5.1. Caractéristiques sédimentaires

Dans le cadre de l'analyse des caractéristiques sédimentaires, les données granulométriques n'ont pas été traitées à partir des masses sèches mesurées pour chaque fraction granulométrique issue du tamisage. En effet, les volumes de sédiments prélevés n'étaient pas rigoureusement constants entre les années, ce qui rendait toute comparaison directe des masses absolues (en grammes) potentiellement biaisée. Par conséquent, une transformation en pourcentages a été appliquée pour chaque échantillon, de la manière suivante :

$$\% \text{fraction}_i = \frac{\text{masse de la fraction}_i}{\sum \text{masses de toutes les fractions de l'échantillon}} \times 100$$

Les classes granulométriques ont été définies pour chaque station, année et saison, en se basant sur la classification de Folk & Ward (1957), largement reconnue et couramment utilisée dans les études sédimentologiques. Cette méthode, intégrée dans la typologie européenne EUNIS, facilite les comparaisons avec d'autres études. La classification utilisée comprend 16 classes granulométriques, offrant ainsi une résolution suffisante pour décrire avec précision les variations spatio-temporelles des sédiments. Les fractions granulométriques, issues des analyses ont été regroupées selon ces classes et la taille de tamis associé, en retenant pour chaque échantillon la classe correspondant à la fraction majoritaire, permettant d'attribuer une typologie sédimentaire spécifique (par exemple : sable fin, sable moyen, sable grossier, etc.). Cette démarche a permis de catégoriser les stations selon leur structure sédimentaire dominante. Par la suite, le type sédimentaire principal de chaque station a été déterminé à l'aide des diagrammes triangulaires de Folk, selon une classification texturale fondée sur la combinaison des classes granulométriques prédominantes (Figure 7).

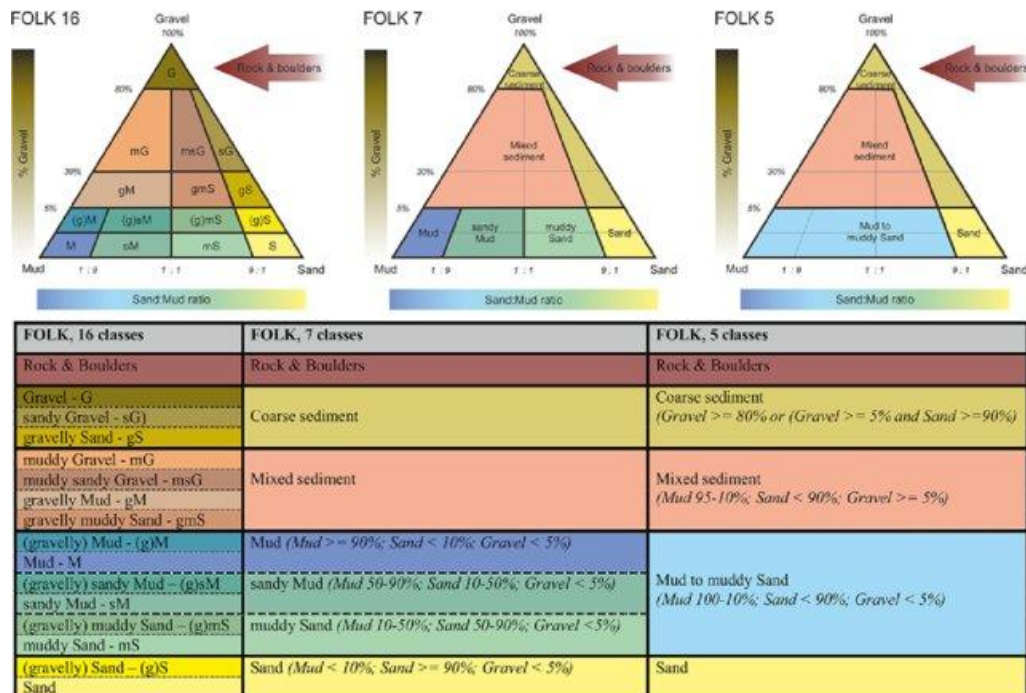


Figure 7 : Le triangle sédimentaire de Folk et la hiérarchie de la classification de Folk (16, 7 et 5 classes), d'après Guinan *et al.*, 2020.

2.5.2. Caractérisation de la diversité structurelle de la macrofaune benthique

La structure des communautés benthiques a été caractérisée, dans un premier temps, par le calcul d'une série d'indices univariés décrivant la distribution des espèces au sein de chaque station. Les indices choisis, reflétant la diversité alpha, étaient la richesse spécifique (S, nombre total d'espèces), l'abondance totale (somme de la densité de tous les individus), l'indice de diversité de Shannon (H', voir équation 1), l'équitabilité de Piélou (J', équation 2) et l'indice de diversité de Simpson (D, équation 3).

- **Équation 1 : calcul de la diversité de Shannon**

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \cdot \log_2(p_i)$$

avec :

pi = l'abondance proportionnelle ou pourcentage d'abondance d'une espèce présente (pi = ni/N).

ni = le nombre d'individus dénombrés pour une espèce présente.

N = le nombre total d'individus dénombrés, toute espèce confondue.

S = le nombre total d'espèces présentes.

La diversité de Shannon varie entre 0 lorsqu'une espèce domine le peuplement, et 5 lorsque l'abondance est bien distribuée entre les espèces.

- **Équation 2 : équitabilité de Piélou**

$$J' = \frac{H'}{H'_{\max}}$$

avec :

H'_{\max} = \log_2(S) et H' = diversité de Shannon

L'équitabilité de Piélou est bornée entre 0, lorsqu'une espèce domine le peuplement, et 1, lorsque la distribution de l'abondance est bien équilibrée entre les espèces.

- **Équation 3 : diversité de Simpson**

$$D = \sum_{i=1}^S p_i^2$$

avec D la probabilité que deux individus pris au hasard appartiennent à la même espèce et Pi la proportion de chaque espèce dans la communauté. Plus cet indice est proche de 1, plus le peuplement est dominé par quelques espèces, et inversement, des valeurs proches de 0 traduisent une communauté plus équilibrée.

Dans un second temps, la diversité structurelle de la macrofaune benthique a été analysée de manière multivariée, en représentant les trajectoires écologiques de chacune des trois stations dans un espace multidimensionnel, construit à partir des matrices stations × espèces (avec les abondances comme valeur de cellule), afin d'évaluer la diversité bêta, c'est-à-dire la variation de composition spécifique entre les stations. L'approche suivie consistait en une simplification du cadre d'analyse des trajectoires des communautés (Community Trajectory Analysis – CTA), proposée initialement par De Cáceres *et al.* (2019) et enrichie par Sturbois *et al.* (2021). Contrairement à la méthode originale, la réduction dimensionnelle consistant à utiliser uniquement les coordonnées des stations sur les deux premiers axes d'une Analyse en Composantes Principales (ACP) comme données d'entrée pour calculer une PCoA (Principal Coordinate Analysis) n'a pas été appliquée. Les trajectoires ont été tracées directement à partir des résultats de l'ACP, en incluant l'ensemble des axes. Cette simplification permettait d'une part d'intégrer l'ensemble de la variabilité présente dans le jeu de données, réduisant ainsi le lissage du signal, et d'autre part de représenter les noms des espèces sur les biplots (stations et espèces), ce que la méthode originale ne permettait pas. Cette approche facilite donc l'interprétation écologique des résultats graphiques.

Avant la réalisation de l'ACP, les données ont subi une transformation de Hellinger (standardisation par site suivie de l'application d'une racine carrée aux abondances), car l'ACP repose sur des distances euclidiennes qui supposent des données quantitatives continues et normalisées. Cette transformation est particulièrement adaptée aux données faunistiques, qui présentent souvent de nombreux zéros et des abondances très hétérogènes entre espèces.

Étant donné que les stations ont été échantillonnées sur deux saisons en 2021 et 2022, contre une seule saison en 2017 et 2020, le barycentre des données annuelles pour chaque station a été calculé à partir des coordonnées issues de l'ACP, puis les trajectoires interannuelles ont été tracées. Cette approche permet de représenter de manière synthétique et comparable l'état moyen d'une station sur une année, tout en intégrant la variabilité saisonnière des données lorsqu'elle est disponible. Plusieurs métriques ont été calculées avec le package "ecotraj" (De Cáceres *et al.*, 2019 ; Sturbois *et al.*, 2021) sous RStudio (R Core Team, 2025) afin de caractériser les trajectoires écologiques dans l'espace multidimensionnel défini par l'ACP. Le Net Change (NC) correspond à la distance entre l'état initial et l'état final d'une station, reflétant l'ampleur globale du changement, tandis que la longueur totale des trajectoires représente la somme des distances entre chaque état successif, indiquant le chemin parcouru par la communauté au fil du temps. Le Net Change Ratio (NCR), rapport entre le Net Change et la longueur totale, permet d'évaluer si la trajectoire est relativement directe ou plus sinueuse. La métrique Recovering or Departing Trajectory (RDT) mesure la distance entre l'état initial et un état intermédiaire, à laquelle on soustrait la distance entre l'état initial et l'état final, permettant ainsi de distinguer les trajectoires de type recovering, correspondant à une tendance à revenir vers l'état initial, des trajectoires de type departing, correspondant à une tendance à s'en éloigner (Figure 8). L'orientation des trajectoires, exprimée par les angles, complète ces mesures en caractérisant la direction du changement dans l'espace multidimensionnel.

Ainsi, des trajectoires courtes et orientées traduisent une résilience ou une stabilité des communautés, tandis que des trajectoires longues ou dispersées suggèrent une instabilité ou un basculement vers un nouvel état écologique.

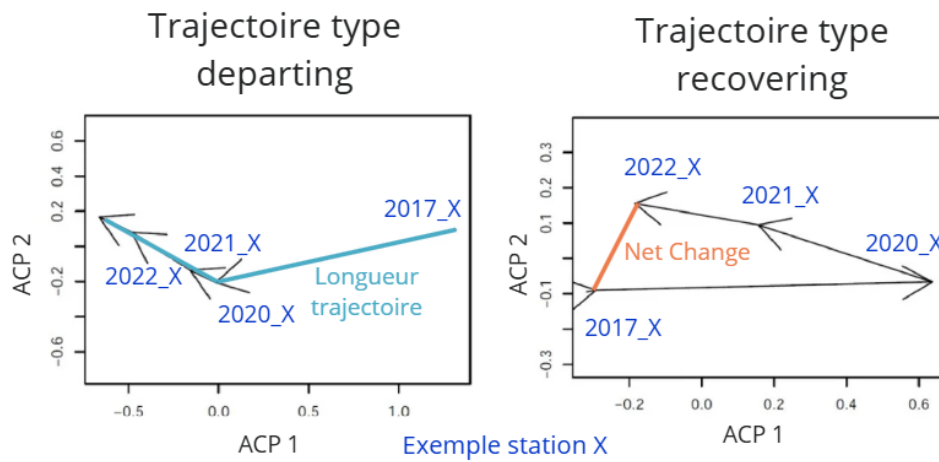


Figure 8 : Fonctionnement des CTA, adapté de Sturbois *et al.*, 2021

2.5.3. Caractérisation de la diversité fonctionnelle de la macrofaune benthique

Afin de caractériser le rôle joué par les espèces benthiques dans le fonctionnement de l'écosystème, une analyse basée sur les traits biologiques a été menée. Les traits biologiques sont définis comme des caractéristiques morphologiques, physiologiques, comportementales ou écologiques mesurables chez un organisme et influençant ses performances individuelles, son rôle dans l'écosystème et sa réponse aux pressions environnementales ou anthropiques (Bremmer *et al.*, 2006 ; Mouillot *et al.*, 2013 ; Bolam *et al.*, 2016). L'approche utilisée était similaire à celle de Bolam *et al.* (2016) pour suivre la résilience fonctionnelle sur un site de clapage de matériaux de dragages en Angleterre. Une grande partie de la base de données utilisée par cet auteur a été réutilisée à cette fin (à partir de la matrice de Clare *et al.*, 2022). Cinq traits de réponse fonctionnelle ont été sélectionnés (voir Lavorel et Garnier, 2002). Ceux-ci sont souvent utilisés pour comprendre comment les espèces réagissent aux perturbations physiques environnementales : morphologie, mobilité, mode de vie, position dans le substrat et développement des œufs. Leur choix s'est appuyé sur des hypothèses concernant la capacité de recolonisation du milieu par les organismes (Tableau 2). Cinq traits d'effet ont également été sélectionnés afin de refléter l'influence des espèces sur les processus écosystémiques : taille maximale, longévité, mode d'alimentation, bioturbation et développement larvaire.

Tableau 2 : Les 10 traits biologiques sélectionnés avec les modalités et hypothèses de résilience suite à l'extraction de granulats marins, basées sur Bremmer *et al.*, 2006 ; Bolam *et al.*, 2016, 2023 et Festjens *et al.*, 2023.

	Traits biologiques	Modalités	Noms matrice Fuzzy coding	Hypothèses sur la résilience
Traits de réponse fonctionnelle	Morphologie (Morphology)	Mou Tunique Exosquelette Carapace En forme de coussin (bombé) Pédoncule	m_Soft m_Tunic m_Exoskeleton m_Crustose m_Cushion m_Stalked	La présence d'une protection extra-corporelle, telle qu'une carapace ou une tunique protectrice, confère aux organismes benthiques une meilleure capacité de résilience face aux impacts physiques de l'extraction de granulats marins, par rapport aux organismes à corps mou.
	Développement des oeufs (Egg development)	Asexué Pélagique Benthique Couvé	ed_Asexual ed_Sexual_pelagic ed_Sexual_benthic ed_Sexual_brooded	Les producteurs d'oeufs pélagiques qui produisent de grandes quantités d'oeufs ont un potentiel de recolonisation supérieur à celui des organismes qui protègent leurs oeufs.
	Mode de vie (Living habit)	Tubicole Fouisseur dans un terrier Libre Caché dans crevasse Epi / endo benthique Attaché au substrat	lh_Tube_dwelling lh_Burrow_dwelling lh_Free_living lh_Crevise_hole_under_stones lh_Epi_endo_biotic lh_Attached_to_substratum	Les espèces associées à des structures stables et au substrat (tubes, crevasses) sont sensibles à la destruction de l'habitat physique. Les espèces vivant librement dans le substrat tolèrent mieux les perturbations et recolonisent rapidement, à condition que les conditions granulométriques soient maintenues.
	Position dans le substrat (Sediment position)	Surface 0-5 cm 5-10 cm > 10 cm	sp_Surface sp_Shallow_infauna_0_to_5cm sp_Mid_depth_infauna_5_to_10cm sp_Deep_infauna_more_than_10cm	Les espèces benthiques vivant en profondeur dans le sédiment présentent une meilleure résilience face aux perturbations liées à l'extraction de granulats marins, en raison de leur moindre exposition directe aux pressions physiques (remaniement de surface ou enfouissement temporaire). À l'inverse, les espèces de surface, plus exposées, sont plus vulnérables aux perturbations affectant la topographie.
	Mobilité (Mobility)	Sessile Errant/rampant Fouisseur Nageur	mob_Sessile mob_crawl_creep_climb mob_Burrower mob_Swim	Les espèces mobiles (errantes, fouisseuses et nageuses) peuvent fuir activement les zones perturbées et recoloniser rapidement le site, alors que les espèces sessiles sont incapables de fuir les perturbations physiques, et leur récupération dépend exclusivement du recrutement larvaire (plusieurs années).
Traits d'effet fonctionnel	Taille maximale (Body size)	<10 mm 11-20 mm 21-100 mm 101-200 mm 201-500 mm >500 mm	sr_Less_than_10 sr_11_to_20 sr_21_to_100 sr_101_to_200 sr_201_to_500 sr_More_than_500	Les petits organismes, caractérisés par un taux de renouvellement élevé, sont capables de recoloniser rapidement le milieu après perturbation, favorisant ainsi un rétablissement accéléré des fonctions écologiques. En revanche, les grands organismes, du fait de leur métabolisme plus lent et de leur longévité accrue, présentent une récupération plus lente et une vulnérabilité plus importante à court terme.
	Longévité (Longevity)	< 1 year 1-3 years 3-10 years > 10 years	l_Less_than_1 l_1_to_3 l_3_to_10 l_More_than_10	Les espèces à cycle de vie court (< 1 an) recolonisent rapidement les habitats perturbés, assurant une restauration fonctionnelle rapide mais limitée. En revanche, les espèces à longévité plus longue (> 3 ans), présentent une plus grande sensibilité aux perturbations et nécessitent plusieurs années, voire décennies, pour rétablir pleinement la structure et la fonction des communautés benthiques.
	Développement larvaire (Larval development)	Planctotrophe pélagique Lécithotrophe pélagique Benthique (direct)	ld_Pelagic_planktotropic ld_Pelagic_lecithotropic ld_Benthic_direct	Les espèces à développement planctotrophe, avec une dispersion larvaire longue distance, présentent une meilleure capacité de recolonisation après perturbation, tandis que les espèces à développement direct ou lecithotrophe, à dispersion limitée, sont plus vulnérables et dépendent des populations locales pour leur résilience.
	Mode d'alimentation (Feeding mode)	Suspensivore (filtreur) Dépositivore de surface Dépositivore de sub-surface Détritivore Prédateur Parasite	f_Suspension f_Surface_deposit f_subsurface_deposit f_Scavenger f_Predator f_Parasite	Les espèces détritivores et filtreurs, moins dépendantes des réseaux trophiques complexes, recolonisent rapidement les sites perturbés. Les espèces prédatrices, dépendantes de la reconstruction des réseaux trophiques benthiques, montrent une récupération plus tardive mais signalent le retour à un fonctionnement écosystémique mature.
Mode de bioturbation (bioturbation mode)	Mélange diffusif Déposition de surface Transport vers le haut Transport vers le bas Aucun	b_Diffusive_mixing b_Surface_deposition b_Upward_conveyor b_Downward_conveyor b_None	Les espèces bioturbatrices (fouisseuses, mélangeuses) facilitent la restauration des propriétés physicochimiques du sédiment et créent des conditions favorables pour la recolonisation d'autres espèces. Les espèces sans bioturbation sont dépendantes de la récupération préalable des conditions sédimentaires par les espèces ingénieurs.	

Chacun des dix traits choisis a ensuite été subdivisé en différentes modalités (*cf* Tableau 2 du dessus). Puis, un score reflétant l'affinité de chaque organisme pour chacune des modalités a été attribué selon la méthode du codage flou (fuzzy coding, Chevenet *et al.*, 1994). Cette approche permet de tenir compte du fait qu'un taxon peut présenter plusieurs modalités pour un même trait. Un score nul signifie que l'organisme n'avait aucune affinité pour une modalité donnée. Un score de 3 signifiait au contraire une forte affinité. Afin de donner le même poids à tous les taxa et à chaque trait dans une analyse ultérieure, les scores ont été standardisés de manière à ce que la somme des modalités de chaque trait soit égale à 1.

La matrice de traits a ensuite été pondérée par les abondances de chaque espèce dans chaque échantillon (Van der Linden *et al.*, 2012). Cette matrice pondérée a ensuite servi de base pour le calcul des indices de diversité fonctionnelle (avec le package “FD”, Laliberté *et al.*, 2023), qui résumant la position des espèces dans un espace multidimensionnel de traits (voir la synthèse de Mouillot *et al.*, 2013). Ont ainsi été calculé :

- **La richesse fonctionnelle (FRic)** : volume de l’espace fonctionnel occupé par les espèces et estimé par la surface de l’enveloppe convexe regroupant toutes les espèces dans l’espace multidimensionnel.
- **L’équitabilité fonctionnelle (FEve)** : régularité de la distribution des espèces, estimée *via* la longueur minimum de l’arbre regroupant toutes les espèces dans l’espace fonctionnel.
- **La divergence fonctionnelle (FDiv)** : reflète les changements dans la proportion de l’abondance totale supportée par les espèces possédant les traits fonctionnels les plus extrêmes, estimée *via* la distance fonctionnelle moyenne de chaque espèce par rapport au barycentre de la communauté dans l’espace multidimensionnel de traits.
- **La redondance fonctionnelle (FRed)** : calculée selon une méthode originale proposée par Van der Linden *et al.*, 2012, en divisant la diversité fonctionnelle par la diversité de Shannon. Les valeurs de redondance fonctionnelle diminuent à mesure que la redondance fonctionnelle augmente.

À l’exception de FRic, ces indices tiennent compte de l’abondance relative des espèces, pondérant ainsi leur contribution dans l’espace fonctionnel selon leur dominance.

En complément de l’analyse des indices de diversité fonctionnelle, une approche multivariée a été utilisée pour mieux comprendre quels traits variaient entre les stations, saison et années. Pour cela, les trajectoires écologiques ont été tracées sur une analyse de correspondance floue (Fuzzy Correspondence Analysis, FCA). Cette analyse multidimensionnelle a été réalisée à l’aide du package “ade4” (Dray & Dufour, 2007), afin de visualiser les variations spatiales et temporelles de la composition fonctionnelle des communautés. Les trajectoires écologiques ont été ajoutées à cette représentation et les métriques proposées par De Cáceres *et al.* (2019) et Sturbois *et al.* (2021) ont été calculés pour caractériser les trajectoires (voir paragraphe 2.5.2.).

2.5.4. Analyses statistiques des variations spatio-temporelles :

L'ensemble des traitements statistiques et graphiques a été réalisé sous R (version 4.4.3., R Core Team, 2025).

Les effets des facteurs Station, Saison et Année sur les paramètres physiques et biologiques ont été évalués à l'aide de modèles linéaires généralisés (GLM), couplés à des analyses de la variance de type II (ANOVA type II) pour tester l'effet marginal de chaque facteur. Lorsqu'un effet significatif était détecté, des tests *post-hoc* de Tukey ont été réalisés afin d'identifier les modalités responsables des différences observées. Pour les jeux de données multivariés, une analyse de variance par permutation (PERMANOVA) a été employée afin d'évaluer simultanément l'influence des facteurs sur l'ensemble des variables, en se basant sur des distances euclidiennes et un principe de permutations, sans supposer de normalité multivariée. Cette approche combinée permet une évaluation robuste et adaptée à la nature des données analysées.

3. Résultats

3.1. Évolution spatio-temporelle des caractéristiques sédimentaires

3.1.1. Granulométrie

L'analyse granulométrique a permis de caractériser la composition sédimentaire des stations J, K et S16 pour chaque campagne réalisée entre 2017 et 2022 (Tableau 3 et détail des graphiques en Annexe 3).

La station K présentait une composition sédimentaire particulièrement stable sur le plan interannuel et saisonnier. Excepté à l'automne 2020, où les sables moyens représentaient près de 50 % de la masse sédimentaire, cette station était systématiquement dominée par des sables grossiers (42 à 55 %), suivis par les sables moyens (35 à 50 %). Les fractions de graviers et débris coquilliers étaient toujours présentes mais en proportions modestes (1,72 à 6,53 %). Les sables fins ne représentaient en moyenne que 4,39 % de la masse sèche, tandis que les sables très fins et les vases étaient quasiment absents (< 1 %).

La station J affichait une composition granulométrique proche de celle de K, avec une prédominance de sables grossiers, mais montrait une variabilité saisonnière plus marquée. Au printemps 2017, les sables grossiers constituaient 38,11 % de la masse du sédiment, tandis qu'en automne 2020 la station se caractérisait par une proportion importante de sables moyens (66,85 %). Les campagnes de printemps et d'automne 2021 présentaient de nouveau une dominance de sables grossiers (43,25 % et 37,95 %, respectivement). Au printemps 2022, la teneur en graviers et débris coquilliers atteignait 41,48 %, avant de laisser place à une proportion élevée de sables moyens à l'automne 2022 (59,23 %). Dans tous les cas, les sédiments fins (sables fins et vase) demeuraient minoritaires (< 4 %).

La station S16 se distinguait nettement des deux autres par des proportions beaucoup plus élevées de sables fins (38,11 % en moyenne) et de vase (32,17 % en moyenne). Le sédiment y était fortement envasé en automne 2020 (75,66 % de vase), tandis que les campagnes de printemps 2021 (45,53 % de sables fins) et d'automne 2021 (58,57 % de sables fins) révélaient une dominance des sables fins. Au printemps 2022, la vase redevenait majoritaire (49,1 %), avant qu'une forte proportion de sables fins ne soit de nouveau observée à l'automne 2022 (44,83 %).

La PERMANOVA a mis en évidence un effet significatif du facteur station ($p = 0,002$), indiquant une influence de l'emplacement géographique sur les caractéristiques sédimentaires. En revanche, aucun effet significatif de la saison ($p = 0,85$) ou de l'année ($p > 0,99$) n'a été observé, ce qui suggère une stabilité temporelle des sédiments entre 2017 et 2022.

Les tests *post-hoc* révèlent des différences significatives entre la station S16 et les stations J ($p = 0,003$) et K ($p = 0,003$), tandis que la différence entre J et K n'est pas significative ($p = 0,078$).

Tableau 3 : Représentation des proportions de fractions granulométriques par station, saison et année (en pourcentage) d'après la classification de Folk & Ward (1957).

	Graviers et/ou débris coquilliers	Sables grossiers	Sables moyens	Sables fins	Sables très fins	Vase	Classe granulométrique principale	Type sédimentaire selon Folk & Ward (1957)
J Prin. 2017	4,26	38,11	36,53	19,99	1,09	0,02	Sables grossiers	Sables grossiers
J Aut. 2020	0,51	14,63	66,85	16,64	0,18	1,18	Sables moyens	
J Prin. 2021	3,53	43,25	36,74	12,48	0,46	3,52	Sables grossiers	
J Aut. 2021	25,42	37,95	26,14	9,45	0,39	0,68	Sables grossiers	
J Prin. 2022	41,48	38,98	14,85	2,15	0,18	0,79	Graviers	
J Aut. 2022	0,51	20,19	59,23	17,24	0,49	2,34	Sables moyens	
K Prin. 2017	2,34	50,55	43,44	3,4	0,27	0	Sables grossiers	Sables grossiers à moyens
K Aut. 2020	1,72	42,6	49,89	5,42	0,23	1,13	Sables moyens	
K Prin. 2021	3,05	54,99	37,97	3,68	0,12	0,18	Sables grossiers	
K Aut. 2021	6,49	47,05	39,33	6,14	0,18	0,79	Sables grossiers	
K Prin. 2022	6,53	53,29	35,97	4,08	0,09	0,04	Sables grossiers	
K Aut. 2022	4,95	55,45	35,76	3,6	0,13	0,09	Sables grossiers	
S16 Aut. 2020	0,29	1,05	1,66	15,04	6,29	75,66	Vase	Sables vaseux
S16 Prin. 2021	11,18	15,31	8,93	48,53	7,1	8,95	Sables fins	
S16 Aut. 2021	0,71	2,84	7,34	58,57	6,42	24,12	Sables fins	
S16 Prin. 2022	0,3	4,25	20,52	23,58	2,24	49,1	Vase	
S16 Aut. 2022	7,19	29,09	11,78	44,83	4,05	3,04	Sables fins	

3.1.2. Matière organique

L'analyse de la teneur en matière organique (MO) par ANOVA a révélé un effet significatif du facteur *station* ($p = 0,0036$), tandis qu'aucun effet significatif de la saison ($p = 0,84$) ou de l'année ($p = 0,83$) n'a été mis en évidence.

La station K présentait des teneurs en MO très faibles et stables entre le printemps 2017 et l'automne 2022, avec des valeurs comprises entre 0,28 % et 0,66 % (Figure 9). La station J affichait également de faibles concentrations (< 1 %), à l'exception du printemps 2021 où une légère augmentation a été observée (1,29 %). En revanche, la station S16 présentait des teneurs en MO significativement plus élevées que celles observées aux stations K et J (tests *post-hoc* de Tukey : $p = 0,0054$ et $p = 0,0068$), ainsi qu'une variabilité temporelle plus marquée. On y observait notamment des valeurs plus élevées à l'automne 2020 (3,33 %), à l'automne 2021 (1,63 %) et au printemps 2022 (2,38 %), suivies d'une forte diminution à l'automne 2022 (0,59 %).

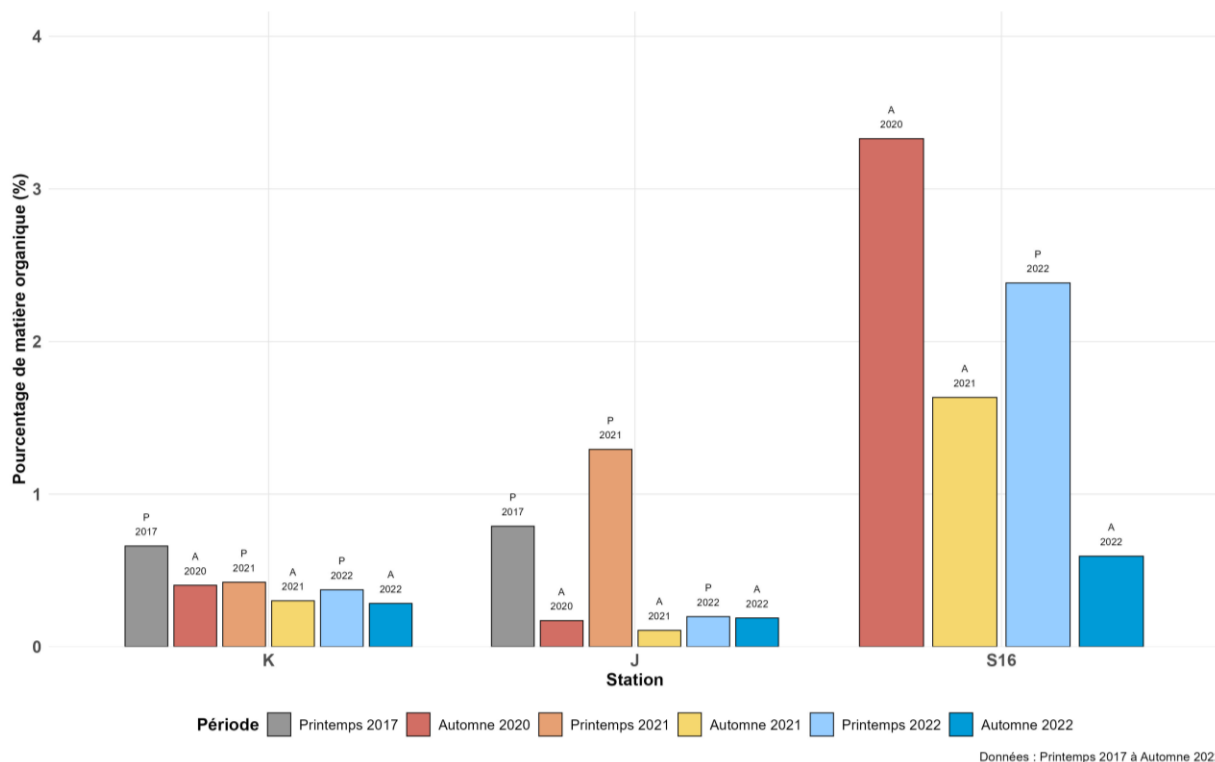


Figure 9 : Pourcentage de la matière organique dans les échantillons entre le printemps 2017 et l'automne 2022. NB : la MO du printemps 2021 de la station S16 n'a pas été analysée.

3.2. Évolution spatio-temporelle de la diversité structurale

3.2.1. Caractéristiques générales des communautés macrobenthiques

Un total de 9 900 individus macrobenthiques appartenant à 356 taxa a été identifié au cours de cette étude (Annexe 4). Ma contribution personnelle concerne l'identification de 1201 individus, issus de 137 taxa. La majorité des individus identifiés était des Annélides (48,7 % du total des individus identifiés), suivis des Crustacés (25,4 %) et des Mollusques (17,5 %). Les Échinodermes ne représentaient que 4,8 % des identifications tandis que les autres groupes taxonomiques cumulaient 3,7 %.

Les Nématodes, Némertes et Plathelminthes ont seulement été identifiés au niveau de l'embranchement. Les espèces coloniales telles que les Bryozoaires n'ont pas été conservées dans le jeu de données car difficilement dénombrables. Enfin, les chordés (juvéniles de poissons difficiles à identifier) n'ont pas été gardés car leur aire de distribution dépasse largement l'échelle spatiale des processus que l'on souhaite mettre en évidence ici.

3.2.2. Indices univariés de diversité structurelle

- **Variabilité inter-stations :**

Les Modèles Linéaires Généralisés (GLM) ont mis en évidence un effet significatif du facteur “station” sur plusieurs indices de diversité structurelle (voir Annexe 5).

La station K se distinguait par les valeurs les plus faibles de richesse spécifique et de densité, avec en moyenne 16 ± 4 espèces et 554 ± 318 ind.m⁻² (moyenne \pm écart-type) (Figure 10). La station S16 présentait des valeurs plus élevées, atteignant 24 ± 17 espèces et $1\,503 \pm 1\,816$ ind.m⁻², tandis que la station J enregistrait les valeurs maximales avec 28 ± 13 espèces et $1\,538 \pm 1\,731$ ind.m⁻². Les tests *post-hoc* de Tukey ont confirmé des différences significatives de richesse spécifique entre la station K et la station J ($p < 0,0001$), ainsi qu’entre la station K et la station S16 ($p = 0,0107$). Ils ont également confirmé une différence significative de densité entre les stations K et J ($p = 0,0027$).

La station K présentait une diversité de Shannon moyenne de $2,2 \pm 0,3$, valeur proche de celle observée à la station S16 ($2,1 \pm 0,8$). La station J affichait quant à elle la diversité la plus élevée, avec $2,5 \pm 0,6$. Sur le plan statistique, seule la comparaison entre les stations S16 et J a révélé une différence significative ($p = 0,046$), tandis que la diversité de Shannon à la station K ne différait pas significativement de celle des deux autres stations ($p > 0,05$).

- **Variabilité inter-saisons :**

Les GLM ont mis en évidence un effet significatif de la saison sur la richesse spécifique ($p = 0,004$) et sur l’indice d’équitabilité de Piélou ($p = 0,02$). En moyenne, l’automne présentait environ cinq taxa supplémentaires (25 ± 14 espèces) par rapport au printemps (20 ± 12 espèces), tendance observée sur l’ensemble des stations.

Une interaction significative entre les facteurs *station* et *saison* a également été détectée pour la richesse spécifique, indiquant que les variations saisonnières différaient selon les sites. Ainsi, la station J présentait une richesse plus élevée au printemps (30 ± 12 espèces) qu’en automne (27 ± 14 espèces), tandis que la station S16 montrait la tendance inverse, avec des valeurs nettement plus faibles au printemps (9 ± 5 espèces) qu’en automne (34 ± 13 espèces) (Figure 10). La station K restait stable, sans différence significative (16 ± 5 espèces au printemps contre 15 ± 3 espèces en automne).

La densité totale suivait un schéma similaire. À la station J, elle diminuait d’environ $3\,000$ ind.m⁻² entre le printemps ($1\,679 \pm 2\,192$ ind.m⁻²) et l’automne ($1\,397 \pm 1\,167$ ind.m⁻²). À l’inverse, la station S16 enregistrait une augmentation marquée, passant de 219 ± 160 ind.m⁻² au printemps à $2\,420 \pm 1\,908$ ind.m⁻² en automne. La station K demeurait stable, avec respectivement 560 ± 352 ind.m⁻² et 548 ± 294 ind.m⁻².

Enfin, les indices de diversité de Shannon et dans une moindre mesure la diversité de Simpson, présentaient une variation saisonnière significative uniquement à la station S16 ($p = 0,008$ pour Shannon et $p = 0,056$ pour Simpson), où les valeurs augmentaient nettement entre le printemps (Shannon = $1,6 \pm 0,6$; Simpson = $0,7 \pm 0,2$) et l'automne (Shannon = $2,5 \pm 0,8$; Simpson = $0,8 \pm 0,2$).

- **Variabilité inter-annuelle :**

Le facteur année n'apparaît pas comme variable explicative significative dans les GLM ($p > 0,05$). En revanche, des interactions significatives entre les facteurs *station* et *année* ont été mises en évidence, indiquant que les tendances interannuelles variaient selon les stations.

La station K demeurait relativement stable au fil des années, sans évolution notable des indices de diversité structurelle (Figure 10) À la station J, une légère tendance à la diminution du nombre de taxons et de la diversité de Shannon était observée entre 2020 et 2021, avec des valeurs passant respectivement de 36 ± 11 espèces et $3,0 \pm 0,1$ à 24 ± 13 espèces et $2,5 \pm 0,5$, mais sans différence statistiquement significative ($p > 0,05$).

La station S16 présentait également une baisse non significative de la richesse spécifique entre 2020 (27 ± 7 espèces) et 2021 (21 ± 16 espèces), mais surtout un effondrement marqué de la densité totale ($p = 0,007$), passant de $3\,928 \pm 2\,356$ ind.m⁻² à $858 \pm 1\,105$ ind.m⁻². En parallèle, de légères augmentations de la diversité de Shannon ($1,7 \pm 0,7 \rightarrow 2,2 \pm 0,7$), de l'équitabilité de Pielou ($0,5 \pm 0,2 \rightarrow 0,8 \pm 0,1$) et de la diversité de Simpson ($0,6 \pm 0,2 \rightarrow 0,8 \pm 0,2$) étaient observées entre 2020 et 2021, sans atteindre la significativité statistique ($p > 0,05$). En dehors de cette période 2020-2021, aucune variation notable des indices de diversité structurelle n'a été détectée pour l'ensemble des stations étudiées.

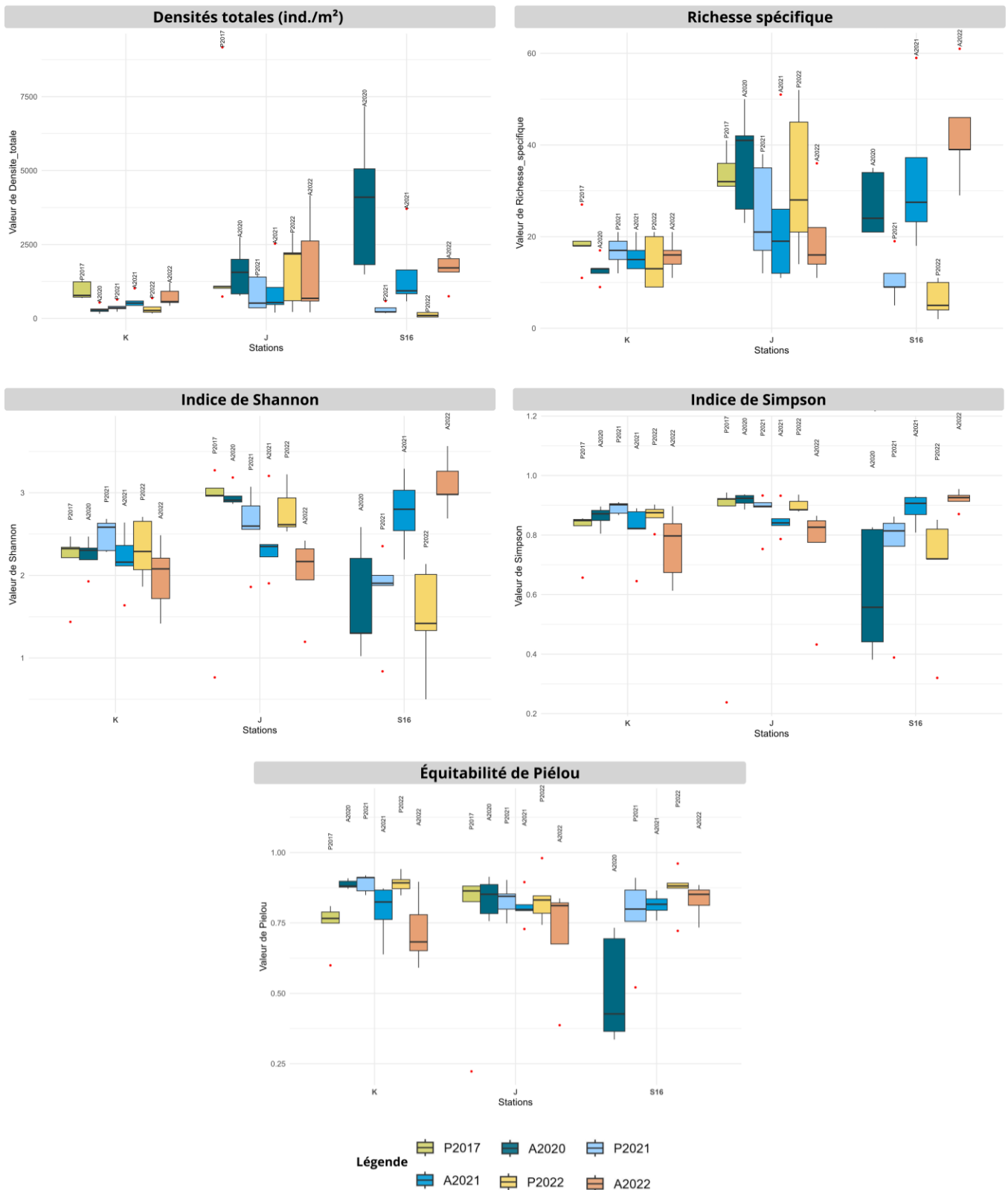


Figure 10 : Évolution des indices de diversité structurelle (densité totale, richesse spécifique, indices de Shannon et Simpson, équitabilité de Pielou) selon la station, la saison et l'année. Les boîtes représentent l'intervalle interquartile (IQR), correspondant aux 50 % des valeurs centrales. La ligne noire horizontale au centre de chaque boîte indique la médiane. Les moustaches s'étendent jusqu'aux valeurs minimale et maximale, à l'exclusion des valeurs aberrantes. Les points rouges représentent les valeurs aberrantes (outliers), correspondant à des observations exceptionnellement élevées ou basses par rapport au reste des données.

3.2.3. Approche multivariée : trajectoires écologiques de la composition faunistique

La PERMANOVA réalisée sur la matrice *stations* × *espèces*, a révélé un effet marginal mais significatif des facteurs station, saison et année, ainsi qu'une interaction significative entre ces trois facteurs (voir Annexe 6). L'analyse des effets principaux indique que le facteur station explique la plus grande part de la variabilité observée ($R^2 = 23,2\%$, $p = 0,001$). Le facteur année contribue de manière secondaire ($R^2 = 8,2\%$, $p = 0,001$), tandis que le facteur saison exerce un effet plus limité, bien que statistiquement significatif ($R^2 = 2,3\%$, $p = 0,019$). Le facteur saison n'a donc pas été pris en compte dans la représentation.

- **Variabilité inter-stations :**

Les analyses *post-hoc* (p ajusté = 0,001) ont mis en évidence des différences très marquées de composition faunistique entre les trois stations, confirmant l'existence d'une forte structuration spatiale.

Toutes saisons et années confondues, la station K se caractérisait par de fortes densités du bivalve *Goodallia triangularis* (180 à 1 540 ind.m⁻²) et de l'annélide *Pisione remota* (290 à 1 310 ind.m⁻²). Bien que moins abondant (150 à 450 ind.m⁻²), le bivalve *Asbjornsenia pygmaea* figurait également parmi les espèces dominantes et était présent de manière constante sur l'ensemble de la période d'étude. Plusieurs annélides complétaient ce cortège spécifique, notamment *Travisia forbesii* (50 à 150 ind.m⁻²), *Hesionura elongata* (30 à 310 ind.m⁻²) et *Nephtys cirrosa* (60 à 260 ind.m⁻²), ainsi que le genre *Polygordius* (50 à 230 ind.m⁻²) (voir tableau en Annexe 7 et photos correspondantes en Annexe 8).

La station J se distinguait de la station K par les abondances exceptionnellement élevées de *Abra alba* certaines années, atteignant jusqu'à 8 440 ind.m⁻². L'annélide *Mediomastus fragilis* (330 à 1 100 ind.m⁻²) et le bivalve *Varicorbula gibba* (170 à 770 ind.m⁻²) faisaient également partie des espèces dominantes de cette station (voir tableau en Annexe 7 et photos correspondantes en Annexe 8).

La station S16, tout comme la station J, présentait des densités remarquablement élevées d'*Abra alba* (jusqu'à 12 790 ind.m⁻²) et se caractérisait par l'abondance notable de l'annélide *Nephtys hombergii* (330 à 1 640 ind.m⁻²). Certaines années, et en particulier lors de la première campagne d'échantillonnage en 2020, la station S16 se distinguait également par de fortes densités de *Lagis koreni* (jusqu'à 1 190 ind.m⁻²) et de *Spisula elliptica* (1 040 ind.m⁻²), absentes ou marginales dans les autres stations (voir tableau en Annexe 7 et photos correspondantes en Annexe 8).

- **Variabilité inter-saisons :**

L'effet de la saison sur la composition faunistique, bien que relativement faible, était statistiquement significatif (PERMANOVA ; p ajusté = 0,016).

À la station K, la variabilité saisonnière était peu marquée ($p = 0,046$) et s'expliquait principalement par l'augmentation des densités de *Spisula solida* au printemps ($82 \pm 126 \text{ ind.m}^{-2}$) par rapport à l'automne ($1 \pm 3 \text{ ind.m}^{-2}$), toutes années confondues. À l'inverse, *Polygordius appendiculatus* présentait des densités plus élevées en automne ($27 \pm 25 \text{ ind.m}^{-2}$) qu'au printemps ($6 \pm 10 \text{ ind.m}^{-2}$).

Pour la station J, les différences saisonnières ($p = 0,008$) étaient surtout dues à l'augmentation printanière des densités de l'espèce dominante *Abra alba*, passant de $25 \pm 33 \text{ ind.m}^{-2}$ en automne à $620 \pm 2\,081 \text{ ind.m}^{-2}$ au printemps. Parallèlement, les densités de *Varicorbula gibba*, *Nephtys cirrosa* et *Gastrosaccus spinifer* diminuaient significativement, passant respectivement de 121 ± 112 , 51 ± 30 et $33 \pm 52 \text{ ind.m}^{-2}$ en automne à 27 ± 32 , 24 ± 17 et $1 \pm 4 \text{ ind.m}^{-2}$ au printemps.

La station S16 affichait également une variabilité saisonnière significative ($p = 0,001$), principalement liée à la diminution des densités moyennes de *Spisula elliptica*, *Poecilochaetus serpens* et *Amphiura filiformis* entre l'automne et le printemps. Les densités passaient ainsi de 103 ± 177 , 49 ± 87 et $29 \pm 41 \text{ ind.m}^{-2}$ à 1 ± 3 , 1 ± 3 et $3 \pm 9 \text{ ind.m}^{-2}$, respectivement.

- **Variabilité inter-annuelle :**

Les comparaisons interannuelles révèlent des différences significatives entre les années, notamment entre 2017 et 2020-2022, ainsi qu'entre 2020 et 2021 ou 2022, indiquant des modifications progressives ou fluctuantes de la composition des assemblages benthiques.

L'analyse en composantes principales (ACP, Figure 11) illustrant les trajectoires interannuelles des communautés des stations K, J et S16 montre que la station K présentait une trajectoire peu marquée, avec une faible amplitude de variation interannuelle. Cette stabilité est confirmée par un Net Change faible (0,198) et une longueur de trajectoire courte (0,55). La station K est restée dominée par le bivalve *Goodallia triangularis* ($1\,200 - 1\,540 \text{ ind.m}^{-2}$) et l'annélide *Pisione remota* ($710 - 970 \text{ ind.m}^{-2}$) tout au long de la période étudiée.

En revanche, les stations J et S16 ont suivi des trajectoires de type "departing", quasi-linéaires et similaires sur le second axe de l'ACP (Figure 11), reflétant un important remaniement faunistique. Les valeurs de Net Change élevées (0,944 pour J et 0,777 pour S16) et les longueurs de trajectoire importantes (1,20 pour J et 0,79 pour S16) témoignent de changements marqués dans la composition des assemblages. Ces évolutions sont caractérisées par une réduction des densités d'*Abra alba* et une augmentation de certaines espèces telles que *Mediomastus fragilis*, *Apseudopsis latreilli* et *Varicorbula gibba*.

À la station J, *Abra alba* dominait largement en 2017 ($8\,440 \text{ ind.m}^{-2}$), accompagnée de *Poecilochaetus serpens* (490 ind.m^{-2}), *Mediomastus fragilis* (330 ind.m^{-2}) et *Spisula solida* ($\approx 200 \text{ ind.m}^{-2}$). En 2022, la communauté avait changé radicalement, avec *Apseudopsis latreilli* ($4\,110 \text{ ind.m}^{-2}$) et *Pisione remota* ($1\,380 \text{ ind.m}^{-2}$) comme espèces dominantes.

Parallèlement, des espèces auparavant rares ou absentes, telles que *Sabellaria spinulosa* (1 300 ind.m⁻²), *Hydroides norvegica* (840 ind.m⁻²) et *Spirobranchus triqueter* (650 ind.m⁻²), ont connu une augmentation significative.

À la station S16, la densité d'*A. alba* était de 12 790 ind.m⁻² en 2020 (aucun échantillonnage en 2017), accompagnée de fortes densités de *Nephtys hombergii* (1 640 ind.m⁻²), *Lagis koreni* (1 190 ind.m⁻²) et *Spisula elliptica* (1 040 ind.m⁻²). En 2022, ces espèces ont fortement diminué (densités respectives : 270, 330, 10 et 410 ind.m⁻²) et ont été remplacées par *Mediomastus fragilis* (1 180 ind.m⁻²) ainsi que, dans une moindre mesure, par *Notomastus latericeus* (660 ind.m⁻²) et *Poecilochaetus serpens* (560 ind.m⁻²).

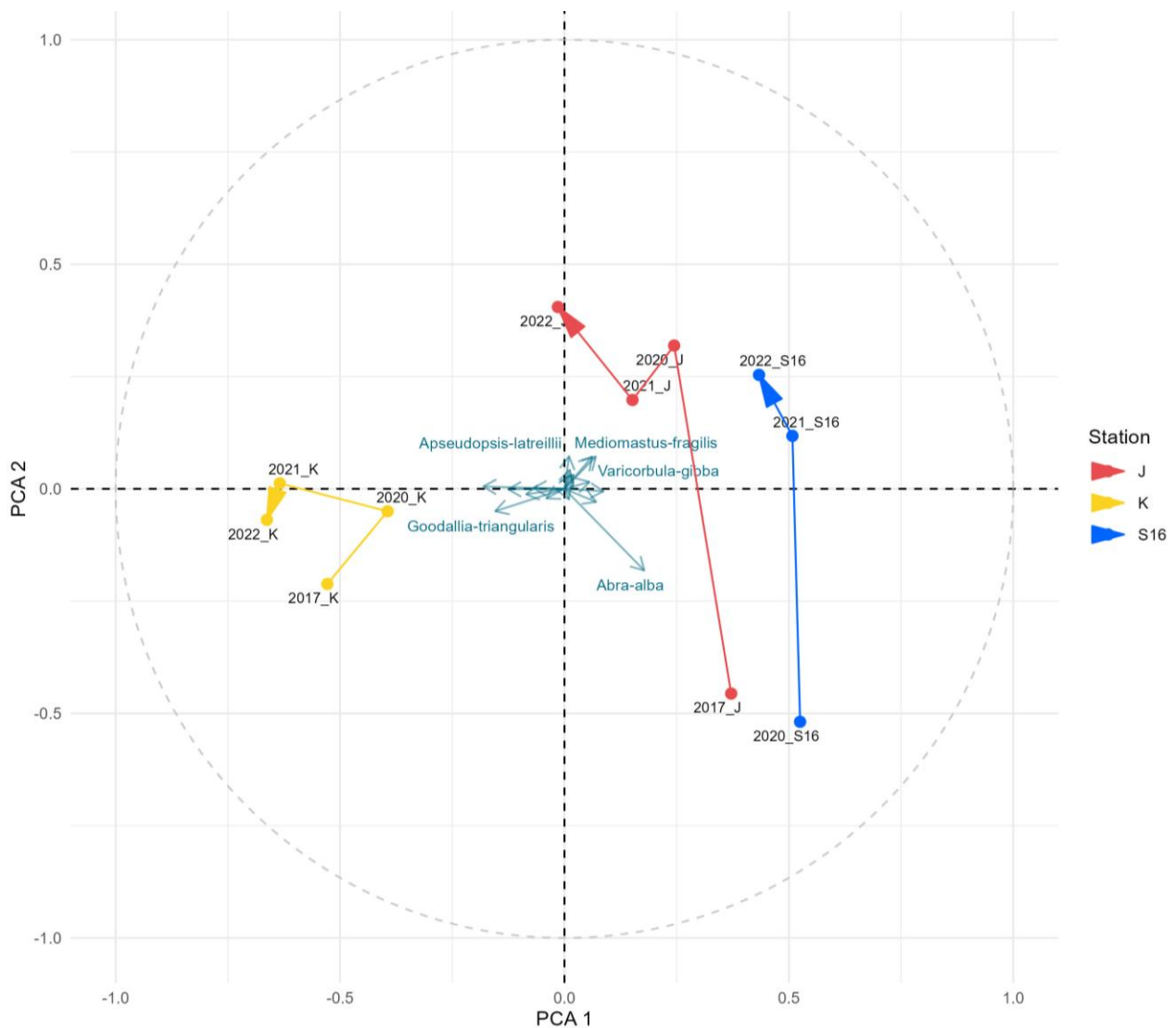


Figure 11 : Analyse en composantes principales (ACP) des trajectoires des communautés benthiques. Les points colorés représentent les barycentres des échantillons pour chaque station, entre l'automne et le printemps de chaque année (lorsque disponible), identifiés par le format Année_Station, leur position reflétant la situation de 2017 à 2022. Les flèches colorées illustrent les trajectoires empruntées par les communautés, la couleur indiquant la station correspondante. Les flèches vertes mettent en évidence les taxa les plus contributifs selon l'analyse SIMPER. Le cercle de corrélation délimite l'espace de projection et indique la qualité de représentation des variables. L'axe PCA 1 correspond à la direction de la plus grande variabilité dans la composition spécifique, tandis que l'axe PCA 2 représente la seconde composante de variabilité, indépendante de PCA 1. 35

3.3. Évolution spatio-temporelle de la diversité fonctionnelle

3.3.1. Caractéristiques fonctionnelles générales

L'analyse de la matrice de traits pondérée par l'abondance des espèces révèle que, quelle que soit la station, la saison ou l'année, la majorité des organismes collectés sur le site présentait une taille comprise entre 21 et 100 mm (42 % des individus) et une longévité de 3 à 10 ans (44 %). La plupart avaient un mode de vie libre (42 %), se déplaçaient en rampant à la surface ou dans la matrice sédimentaire (44 %) et s'enfouissaient à une profondeur de 5 à 10 cm (44 %). Un exosquelette était présent chez 42 % des organismes. La reproduction était principalement sexuée (44 %) et le développement larvaire, majoritairement benthique (49 %), se déroulait directement sur le substrat. Sur le plan trophique, la communauté était majoritairement constituée de dépositivores de sub-surface (42 %), présentant un mode de bioturbation dominant de type *upward conveyor* (42 %).

3.3.2. Indices univariés de diversité fonctionnelle

- **Variabilité inter-stations :**

Les modèles linéaires généralisés (GLM) ont mis en évidence un effet significatif du facteur station sur la richesse fonctionnelle (FRic, $p < 0,001$), la divergence fonctionnelle (FDiv, $p = 0,002$) et la redondance fonctionnelle (FRed, $p < 0,001$) (voir Annexe 9). La station J présentait la richesse fonctionnelle la plus élevée ($0,77 \pm 0,11$), significativement supérieure à celles des stations K ($0,56 \pm 0,13$, $p < 0,001$) et S16 ($0,61 \pm 0,24$, $p = 0,02$) (Figure 12). La redondance fonctionnelle suivait un schéma similaire : elle était plus élevée à la station J ($0,03 \pm 0,01$) qu'à la station K ($0,02 \pm 0,00$, $p < 0,001$), mais comparable à celle de la station S16 ($0,03 \pm 0,01$, $p = 0,48$). En ce qui concerne la divergence fonctionnelle, la station S16 affichait la valeur la plus élevée ($0,79 \pm 0,10$), significativement supérieure à celle de la station J ($0,69 \pm 0,14$, $p = 0,008$), tandis que la station K ($0,74 \pm 0,09$) ne différait pas significativement ni de la station J ($p = 0,082$) ni de la station S16 ($p = 0,11$).

- **Variabilité inter-saisons :**

Les GLM ont mis en évidence un effet significatif de la saison uniquement sur la richesse fonctionnelle (FRic, $p < 0,001$), cette dernière présentant des valeurs légèrement plus élevées en automne ($0,70 \pm 0,14$) qu'au printemps ($0,60 \pm 0,22$). Par ailleurs, une interaction significative entre les facteurs station et saison a été détectée pour la richesse fonctionnelle ($p < 0,001$), révélant une variation saisonnière uniquement à la station S16, absente aux deux autres stations.

- **Variabilité inter-annuelle :**

Des variations interannuelles significatives ont été observées pour l'équitabilité fonctionnelle (FEve), la divergence fonctionnelle (FDiv) et la redondance fonctionnelle (FRed). Toutefois, ces différences varient selon les stations, comme le montrent les interactions significatives entre les facteurs station et année dans les résultats des GLM ($p = 0,007$ pour FEve ; $p < 0,001$ pour FDiv et FRed). L'analyse des boxplots (Figure 12) suggère que les variations interannuelles résultent principalement d'années atypiques, plutôt que d'une tendance progressive ou continue depuis la fermeture du site. En revanche, pour l'indice FDiv, les dynamiques diffèrent entre les stations : une augmentation est observée à la station J, tandis qu'une diminution caractérise la station S16.

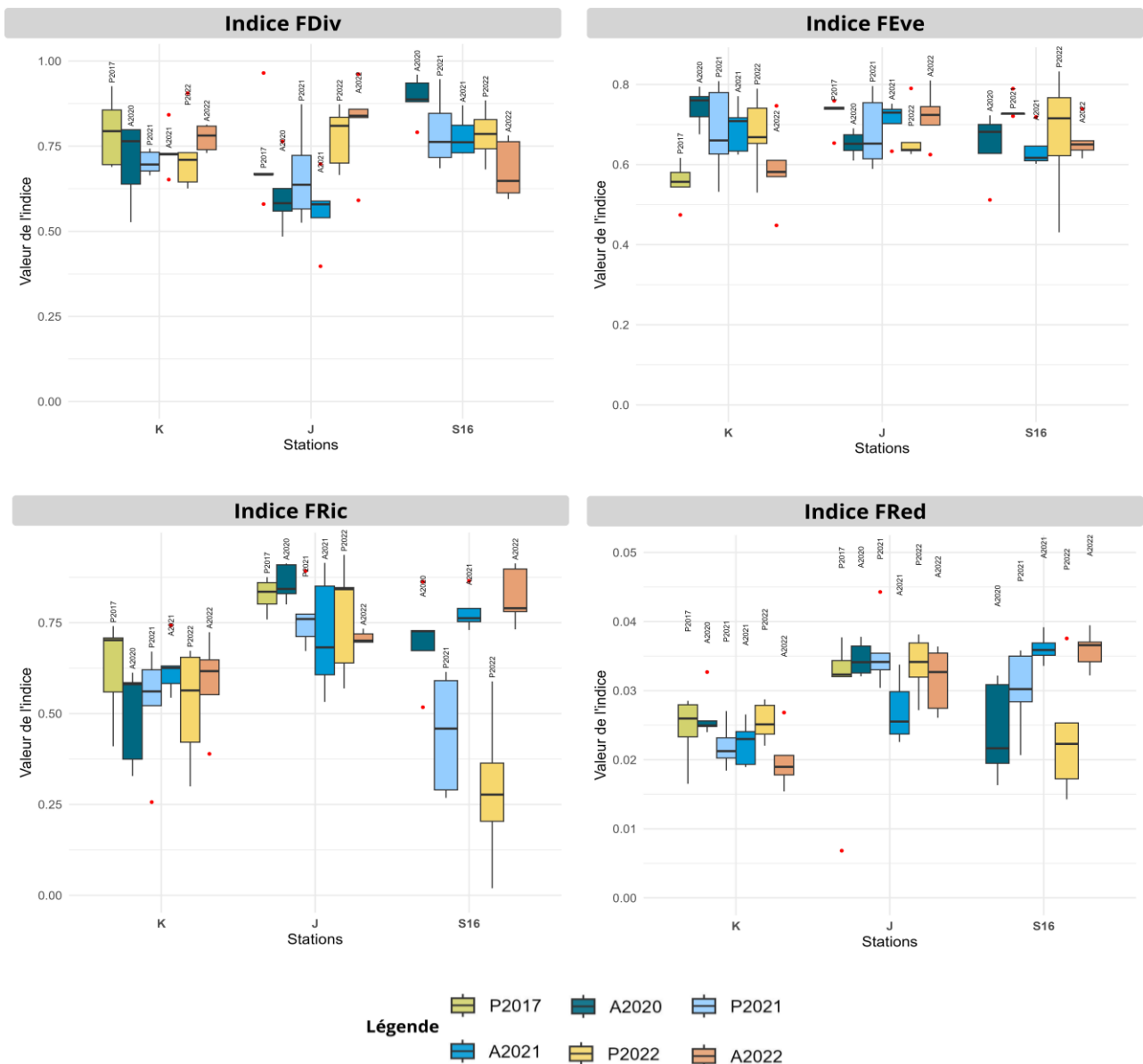


Figure 12 : Évolution des indices de diversité fonctionnelle dans les trois stations entre 2017 et 2022. FDiv : divergence fonctionnelle, FEve : équitabilité fonctionnelle, FRed : redondance fonctionnelle et Fric : richesse fonctionnelle.

3.3.3. Approche multivariée : trajectoires fonctionnelles des communautés benthiques

- **Variabilité inter-stations :**

La PERMANOVA indique des différences significatives de la composition en traits fonctionnels entre les stations ($R^2 = 0,2124$, $p = 0,001$). Les tests *post-hoc*, réalisés par paires de stations et corrigés selon la méthode de Bonferroni, confirment cette structuration spatiale : toutes les comparaisons entre paires de stations (J vs K, J vs S16, K vs S16) sont significatives (p ajusté = 0,003), avec des valeurs de R^2 comprises entre 0,112 et 0,194 (voir Annexe 10). Une distinction nette apparaissait entre la station de référence K, localisée en dehors de la concession, et les stations J et S16, situées dans la concession. De manière générale (indépendamment de l'année ou de la saison), la station K se caractérisait par la dominance de petits organismes (< 10 mm) à forte longévité (3 à 10 ans), de prédateurs et d'espèces à reproduction asexuée. En revanche, les stations J et S16 se distinguaient par des abondances élevées d'organismes tubicoles et d'espèces encroûtantes, ainsi que par des modes de bioturbation principalement de type *upward conveyor* ou *downward conveyor*. Dans une moindre mesure, les stations situées à l'intérieur de la concession présentaient également des abondances plus élevées d'espèces de très petite taille (< 1 mm), d'organismes à développement larvaire pélagique lécithotrophe, ainsi que d'espèces fixées au substrat ou vivant en surface du sédiment.

- **Variabilité inter-saisons :**

La PERMANOVA n'a pas montré d'effet significatif du facteur saison dans la composition en traits fonctionnels ($R^2 = 0,0118$, $p = 0,397$).

- **Variabilité inter-annuelle :**

L'effet de l'année sur la composition en traits fonctionnels a été significatif ($R^2 = 0,1139$, $p = 0,001$). Les comparaisons par paires ont montré que l'année 2017 se distinguait nettement de 2021 (p ajusté = 0,006) et, dans une moindre mesure, de 2022 (p ajusté = 0,042). Les autres comparaisons n'étaient pas significatives après correction, bien que certaines aient présenté des tendances (p ajusté $\approx 0,072$ pour 2017 vs 2020). Ces résultats traduisent une variabilité temporelle mesurable, concentrée sur certaines années spécifiques.

La station K a suivi une trajectoire de type *recovering* après un écart par rapport à la composition fonctionnelle observée en 2017 (Figure 13). Entre 2017 et 2020, une augmentation de l'abondance d'organismes à reproduction asexuée a été constatée, tandis que la proportion d'organismes de taille supérieure à 10 mm a diminué.

La station S16 a présenté une trajectoire de type *departing*, bien qu'aucune donnée ne soit disponible pour 2017 (Figure 13). Sur les trois années étudiées, la composition fonctionnelle de S16 s'est progressivement rapprochée de celle de la station K, avec une diminution des abondances d'organismes initialement caractéristiques de cette station (organismes avec une carapace, tubicoles et ayant des modes de bioturbation de type *upward conveyor* ou *downward conveyor*).

La station J a également suivi une trajectoire de type *departing* sur l'ensemble de la période, malgré une singularité observée en 2021 (Figure 13). Cette dérive temporelle l'a rapprochée de la composition fonctionnelle des deux autres stations et a résulté principalement d'une augmentation de l'abondance d'organismes épibenthiques et endobenthiques, à corps mous, de petites tailles (< 1 mm) et de faible longévité.

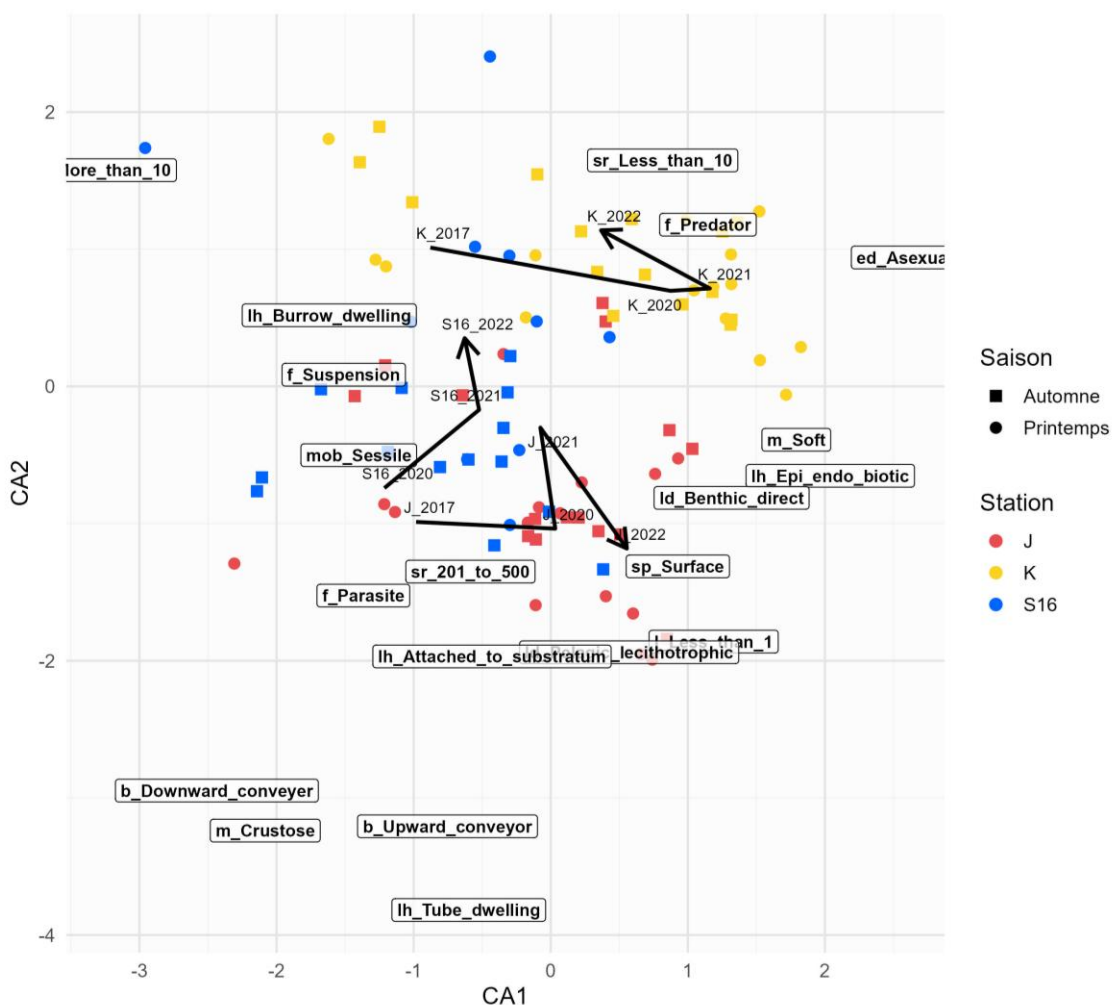


Figure 13 : ACP de l'évolution des traits fonctionnels avec les trajectoires associées pour chacune des stations. Les modalités affichées représentent uniquement les modalités principales vers lesquelles tendent les stations afin de ne pas surcharger le graphique. Les points colorés représentent les saisons (ronds pour le printemps et carrés pour l'automne) pour chacune des stations. Le détail des graphiques individuels pour chaque trait est à retrouver en Annexe 11.

4. Discussion

Si de nombreuses études ont documenté les impacts directs et indirects des extractions de granulats marins (Desprez, 2000 ; Boyd *et al.*, 2005 ; Barrio Froján *et al.*, 2008 ; Cooper *et al.*, 2011 ; Wan Hussin *et al.*, 2012 ; Chauvel *et al.*, 2024), la capacité et les temps de résilience des sites sont en revanche encore mal connus (Desprez, 2000 ; Cooper *et al.*, 2007 ; Barrio Froján *et al.*, 2011 ; Lopez *et al.*, 2025 ; McIlwaine *et al.*, 2025). Une méta-analyse réalisée par Foden *et al.* (2009) montre que la résilience biologique varie considérablement selon les habitats. Toutefois, cette étude repose elle-même sur un nombre de publications insuffisant pour accorder une confiance pleine aux estimations des temps de résilience physique et biologique proposées par ces auteurs. Comme le rappellent Cooper et Barry (2017), l'étude de la résilience est pourtant fondamentale pour la prise de décisions politiques éclairées quant à la gestion spatiale des activités humaines en mer et pour que les impacts de l'extraction de granulats marins soient les plus acceptables possibles. Grâce à un suivi bi-annuel de cinq ans et à l'analyse des trajectoires structurelles et fonctionnelles des communautés macrobenthiques, la présente étude avait pour objectif d'étudier les premières étapes de la résilience écologique sur un site d'extraction parmi les plus exploités du littoral Français : le site du Pilier.

4.1. Évolution spatio-temporelle des caractéristiques sédimentaires

Le site du Pilier est situé dans une ancienne vallée de la Loire, comblée en profondeur par des formations sédimentaires constituées de graviers et recouvertes d'une épaisse couche de sables roux, cible principale des opérations d'extraction menées entre 1988 et 2017 (Glémarec, 1969 ; Barillé et Harin, 2023). Les levés bathymétriques et l'analyse des caractéristiques sédimentaires réalisés sur le site lors des suivis quinquennaux financés par les industriels (IXblue, 2018) montrent que l'impact initial des dragages n'était pas homogène spatialement. Certaines zones comme l'ouest de la concession ont été bien plus exploitées que la partie centrale et la partie nord du site. Des extractions très localisées, ont également été observées dans la partie est, en bordure de la concession. Les levés au sondeur multifaisceaux réalisés en parallèle de la présente étude (Texier, 2022 ; Lengronne, 2024) montrent que les souilles générées lors des extractions sont toujours visibles cinq ans après l'arrêt des extractions (voir Figure 2), témoignant que la résilience morpho-bathymétrique n'est pas achevée. Bien que certaines marques, notamment les sillons peu profonds, tendent à s'atténuer progressivement par remaniement naturel, les structures principales persistent. Cette persistance des empreintes physiques s'inscrit dans les observations d'autres études qui ont documenté la conservation à long terme de ces structures sur le fond, avec des échelles temporelles très variables allant de quelques mois à plusieurs décennies selon les sites, certaines pouvant persister jusqu'à 30 ans après leur création (Boyd *et al.*, 2004 ; Hill *et al.*, 2011 ; Gonçalves *et al.*, 2014 ; Waye-Barker *et al.*, 2015 ; Mielck *et al.*, 2019). Par effet cascade, cela engendre une hétérogénéité spatiale dans la résilience sédimentaire et biologiques (voir paragraphe 4.2.).

Cependant, se limiter à constater la disparition des marques physiques superficielles pour qualifier la résilience morphologique est insuffisant. Une approche plus pertinente consiste à évaluer la capacité des structures résiduelles à amorcer un processus de résilience sédimentaire, c'est-à-dire à permettre un retour vers une composition granulométrique comparable à celle des sites de référence ou aux conditions pré-dragage (Desprez, 2000 ; Boyd *et al.*, 2004 ; Barrio-Froján *et al.*, 2011 ; Cooper *et al.*, 2011). Cette trajectoire conditionne directement la résilience biologique du milieu. Dans le cas du Pilier, la morphologie actuelle de la concession, marquée par des dépressions profondes et une topographie hétérogène, favorise l'accumulation de particules fines, limitant fortement le retour aux conditions granulométriques initiales. Cette configuration sédimentaire défavorable compromet à court et moyen terme le rétablissement d'un habitat stable pour les communautés initiales, et rend peu probable un comblement naturel complet à l'échelle de plusieurs décennies (Lengronne, 2024).

La station K, située en dehors du périmètre de la concession, ne présentait aucune trace physique des extractions (absence de souilles et de sillons, Lengronne, 2024). Elle présentait une grande stabilité sur toute la période étudiée et était caractérisée par des sables moyens à grossiers, comme l'avait également observé Glémarec (1969) à la fin des années 1960. Cela conforte l'hypothèse selon laquelle cette station a conservé des caractéristiques sédimentaires similaires à celles qui prévalaient avant le début des extractions. Bien que la station K a subi temporairement des périodes de court envasement lors des précédents suivis réglementaires, notamment en 2014 (Barillé et Harin, 2023), la quasi-absence de sédiments fins (vase en particulier) entre 2017 et 2022, montre que les effets liés au panache turbide généré lors des opérations de dragage ont été temporaires et de faible ampleur. Cela diffère donc des résultats d'autres études qui avaient montré que les effets pouvaient s'étendre bien au-delà de la zone draguée, comme l'ont décrit Duclos *et al.* (2013) sur une zone d'extraction de sables graveleux en baie de Seine. Ces auteurs ont ainsi observé des dépôts de sables jusqu'à 800 m des zones draguées et jusqu'à 6,5 km pour les silts.

Entre 2017 et 2022, la station S16 était caractérisée par des sédiments fins, très différents de ceux rencontrés à la station K (sables moyens à grossiers). De plus, une forte variabilité temporelle a été observée à la station S16 après l'arrêt des extractions. Cette variabilité se manifestait par une alternance d'épisodes d'envasement et de désenvasement qu'il n'était pas possible de relier à des cycles saisonniers car ces épisodes ont été observés à la fois en automne 2020 et au printemps 2022. L'absence de tendance unidirectionnelle dans l'évolution interannuelle des caractéristiques sédimentaires suggère très fortement que la résilience physique n'a pas commencé à la station S16, malgré l'arrêt de l'activité. La station S16 était localisée dans la partie la plus profonde de la concession, là où l'intensité d'extraction était maximale durant la période d'exploitation du site. Il est donc hautement probable que l'affinement sédimentaire observé après l'arrêt des dragages résulte de l'accumulation de particules fines piégées dans la souille, un phénomène couramment rapporté sur les sites ayant subi une exploitation intensive (Desprez, 2000 ; Barrio Froján *et al.*, 2008 ; Hill *et al.*, 2011 ; De Jong *et al.*, 2015).

Les sédiments fins proviennent certainement du panache de la Loire et les périodes d'envasement observées pourraient être le fruit d'un transport massif d'alluvions lorsque la pluviométrie augmente ou en période de crues (Texier, 2022 ; Lengronne, 2024). Il n'est pas exclu que d'autres sources d'apports en sédiments fins puissent également contribuer aux différences entre la station S16 et la station K. Le site du Pilier est situé à environ 2 km d'une zone de clapage des matériaux de dragage d'entretien du port de Saint-Nazaire (Texier, 2022 ; Lengronne, 2024) et les sédiments relargués pourraient, selon l'orientation du panache, éventuellement se déposer dans la souille. La pêche aux arts traïnants, pratiquée dans la zone (Quemmerais-Amice *et al.*, 2020), est également connue pour remettre en suspension les sédiments fins. Dans des situations de fort hydrodynamisme, une advection des particules peut avoir lieu (Durrieu de Madron *et al.*, 2005 ; Mengual *et al.*, 2016) et il est envisageable que les panaches turbides générés lors des opérations de pêche puissent elles aussi décanter dans la souille du Pilier. Facilement remobilisables, ces dépôts sont particulièrement sensibles aux événements de tempêtes qui pourraient ponctuellement induire un désenvasement de la souille.

La composition granulométrique de la station J présentait une composition sédimentaire dominée par des sables grossiers, similaire à celle de la station K. Les différences observées étaient dues à une plus grande proportion de graviers au printemps 2022 et de sables moyens à l'automne 2022 à la station J, alors que la station K restait majoritairement composée de sables grossiers. La station J est située sur la pente de la souille principale du site du Pilier. Par conséquent, elle n'était pas sensible aux phénomènes d'envasement observés à la station S16, car les particules fines ont tendance à s'accumuler dans les creux des dépressions plutôt que sur leurs pentes. Un granulo-classement entre le sommet, la pente et le creux des structures morpho-bathymétriques est d'ailleurs communément observé de manière naturelle sur les bancs de sables et les dunes sous-marines (Damveld *et al.*, 2018 ; Mestdagh *et al.*, 2020 ; Robert *et al.*, 2021). La présence de graviers enregistrée au printemps 2022 résulte peut-être de phénomènes gravitaires : des éboulements ponctuels, probablement liés à des périodes de fort hydrodynamisme (*e.g.* tempêtes), ont pu mettre temporairement à nu des couches sous-jacentes plus grossières. La dominance des sables moyens à l'automne 2022 pourrait quant à elle être due au passage de petites dunes barkhanes visibles sur les levés morpho-bathymétriques (Lengronne, 2024). Souvent caractérisées par des sables moyens propres, ces dunes sont connues pour effectuer des migrations de plusieurs centaines de mètres par an en Manche (Le Bot, 2001). Les apports en sable moyen observés à cette station pourraient également résulter du transit sédimentaire depuis le large vers la côte, favorisant l'accumulation de dépôts sur la bordure ouest de la concession (Lengronne, 2024). Si cette hypothèse s'avère exacte, les changements dans la composition sédimentaire observés à la station J seraient plutôt liés à des processus naturels s'étant produits, notamment à l'automne 2020 et 2022, et ne résulteraient pas directement de l'activité d'extraction historique. Des suivis à haute fréquence (*e.g.* à une fréquence mensuelle) doivent donc être conduits afin de vérifier l'hypothèse d'une perturbation naturelle sur cette station.

4.2. Évolution spatio-temporelle de la diversité structurelle

L'analyse de la macrofaune benthique, réalisée dans le cadre des suivis quinquennaux imposés par le Code de l'environnement, a mis en évidence de profondes transformations des communautés macrobenthiques entre le début et la fin des extractions (Barillé et Harin, 2023). Initialement, la zone se caractérisait par des populations denses de *Spisula solida* dans sa partie nord et d'*Amphioxus (Branchiostoma lanceolatum)* vers le sud, comme l'avait décrit Glémarec (1969). À l'issue des extractions, en 2017, la station K témoignait encore d'un peuplement abondant en *S. solida* (1 230 ind.m⁻²). De plus, cette station témoin se distinguait nettement des stations J et S16, localisées à l'intérieur de la concession. Ces dernières présentaient des indices de diversité structurelle plus élevés qu'à la station K et une dominance d'*Abra alba* au lieu de *Spisula solida* au sein de la communauté benthique. Ces différences sont la résultante des impacts directs (aspiration d'organismes, altération de la bathymétrie et de la composition sédimentaire) et indirects (formation d'un panache turbide, libération de nutriments, etc.) des extractions durant la phase d'activité. En particulier, les modifications des caractéristiques sédimentaires, connues pour avoir un rôle structurant sur la macrofaune benthique (Van Hoey *et al.*, 2004 ; Cooper *et al.*, 2011 ; Dutertre *et al.*, 2013 ; Cooper et Barry, 2017) semblent avoir eu un impact majeur sur la structure de la communauté macrobenthique. Cela se confirme au regard de l'écologie des espèces dominantes : *S. solida*, dominant la station de référence est effectivement inféodée aux sables moyens à grossiers tandis qu'*Abra alba*, trouvé en grande quantité dans le périmètre de la concession, affectionne les milieux vaseux et sablo-vaseux (Dauvin *et al.*, 1993).

Les milieux envasés présentent généralement une richesse spécifique plus élevée que les sables moyens (Desroy *et al.*, 2003 ; Van Hoey *et al.*, 2004 ; Bosco Gusmao *et al.*, 2022), ce qui explique la plus grande diversité observée dans les stations situées à l'intérieur de la concession du Pilier. Il convient toutefois de souligner que cette diversification ne constitue pas un "effet positif" de l'extraction, mais bien la conséquence d'une perturbation anthropique. Des résultats très similaires ont été obtenus par De Jong *et al.* (2015) dans un site d'extraction intensive (prélèvement de 220 millions de m³ de sable entre 2009 et 2013) destiné à l'extension du port de Rotterdam. Ce site se caractérisait par la présence d'une souille d'extraction remarquablement profonde, -20 m par rapport au niveau moyen du fond marin. L'accumulation de vase dans les parties les plus profondes de la souille avait engendré une multiplication de la biomasse par cinq et une prédominance d'*Abra alba*.

Cinq ans après l'arrêt des extractions, en 2022, la station K présentait toujours des indices de diversité structurelle et une composition faunistique semblables à ceux de 2017 et des variations saisonnières peu marquées. Il est toutefois à noter que *S. solida* était quasiment absente en 2022 (10 ind.m⁻²) alors qu'elle dominait en 2017, cela pouvant s'expliquer par une faible abondance ponctuelle ou localisée lors des campagnes de 2022 de l'Ifremer.

À l'intérieur de la concession du Pilier (stations J et S16), la diversité structurelle et sa dynamique saisonnière étaient toujours différentes de celles observées à la station K (station de référence), cinq ans après l'arrêt des extractions. De plus, si des années particulières ont été observées, en revanche aucune tendance unidirectionnelle ne s'est dégagée, ce qui indique que le processus de résilience n'a toujours pas débuté sur le site du Pilier. L'analyse multivariée des trajectoires écologiques indique également que les différences de composition faunistique entre la station de référence et les stations impactées s'accroissaient au fil du temps et que les stations situées à l'intérieur de la concession suivent chacune une trajectoire écologique similaire. Elles montrent effectivement une augmentation progressive de l'abondance de certaines espèces opportunistes et typiques des sables fins plus ou moins envasés et perturbés (Tillin, 2016). En particulier, *Mediomastus fragilis*, *Poecilochaetus serpens* et *Lagis koreni* étaient les espèces dont les abondances avaient le plus augmenté à l'intérieur de la concession. Il y a donc eu une poursuite des impacts malgré la fermeture du site. Une étude récente menée en Belgique par Lopez *et al.* (2025) a également rapporté une augmentation de l'abondance de certaines espèces opportunistes telles que *Poecilochaetus serpens*, *Spiophanes bombyx* et *Nephtys cirrosa* dans les zones en recolonisation.

En revanche, le temps de résilience était bien plus rapide que sur le site du Pilier puisque 4 ans après l'arrêt des dragages les communautés macrobenthiques étaient de nouveau comparables à celles de référence, patron également toujours visible 8 ans après la fermeture. Une autre publication très récente (juillet 2025) réalisée par McIlwaine *et al.* sur un site anglais fait état d'une atteinte partielle de la résilience entre 8 et 11 ans après la fermeture du site (selon les indices univariés considérés) et d'une résilience totalement achevée au bout de 15 ans. Dans cette étude, la trajectoire de résilience était caractérisée par une augmentation progressive de l'abondance du crabe *Pisidia longicornis*, typique des habitats rocheux et très grossiers (Robinson et Tully, 2000), et par une diminution de l'abondance de l'annélide *Scalibregma inflatum*, connu pour affectionner les sédiments riches en matière organique dont il se nourrit (Fauchald et Jumars, 1979). Les conséquences biologiques de l'affinement sédimentaire initial ayant eu lieu lors des dragages tendent donc à se dissiper et la faune retrouve ses caractéristiques d'habitat grossier. Ce schéma contraste nettement avec celui observé au Pilier, où l'absence de rétablissement des conditions granulométriques initiales (sédiments grossiers) empêche la macrofaune de retrouver les caractéristiques faunistiques typiques de ces habitats, traduisant ainsi une trajectoire écologique divergente. En effet, comparé à d'autres sites dragués de manière homogène à l'aide d'une élinde traînante, le site du Pilier présente des dépressions profondes qui compromettent le retour aux conditions granulométriques initiales. Cette absence de résilience se traduit également par une forte instabilité saisonnière, particulièrement marquée à la station S16, probablement en lien avec des perturbations naturelles telles que les tempêtes, responsables de désenvasements ponctuels, de phénomènes gravitaires ou de migrations dunaires (voir paragraphe 4.1). Il est donc raisonnable de supposer que le changement d'habitat induit par les extractions intensives empêche la communauté benthique de retrouver ses caractéristiques primitives, tandis que les perturbations naturelles maintiennent les communautés présentes dans la souille dans un état altéré.

4.3. Évolution spatio-temporelle de la diversité fonctionnelle

L'analyse des traits d'effet et des traits réponse au sein des communautés permet, d'une part, de mieux comprendre les mécanismes d'impact et de résilience et, d'autre part, de suivre l'évolution de processus écologiques clés tels que la bioturbation ou le fonctionnement trophique, en évaluant leur altération et leur potentiel de récupération après perturbation (Bolam, 2012 ; Mouillot *et al.*, 2013). Preuve de la complémentarité des méthodes, les résultats obtenus confirment ceux issus de l'analyse de la diversité structurelle (paragraphe 4.2.) : en 2017, la station de référence K présentait une diversité et une composition en traits nettement distinctes de celles observées dans les stations situées à l'intérieur de la concession, mettant en évidence les impacts liés à l'exploitation passée du site. Ainsi, la station K se caractérisait par une forte abondance de petits organismes (< 10 mm) et d'organismes à longévité élevée (trois à dix ans), ainsi que par une proportion importante de prédateurs et d'espèces à reproduction asexuée. On retrouve généralement ces caractéristiques fonctionnelles dans les zones perturbées par les activités anthropiques, par exemple la pêche aux arts trainants (Bremmer *et al.*, 2003 ; Tillin *et al.*, 2006), mais également dans les zones de perturbations naturelles. La station K se situe dans une zone de sables grossiers soumise à une dynamique sédimentaire active. Celle-ci se traduit par la présence de méga-rides sur l'ensemble des fonds autour de la concession, ainsi que par des sillons observés en bordure nord, liés à des modifications hydrodynamiques locales et à des phénomènes d'érosion (Lengronne, 2024). Ces perturbations naturelles peuvent expliquer en partie la composition en traits fonctionnels observée. Néanmoins, cette station peut être considérée comme une station de référence vis-à-vis de l'extraction de granulats marins, puisqu'elle n'est soumise qu'à ces perturbations naturelles, contrairement aux stations situées à l'intérieur de la concession.

Les stations J et S16 étaient dominées par des organismes tubicoles et encroûtants, avec des modes de bioturbation de type *upward* et *downward conveyor*. Elles présentaient également, dans une moindre mesure, une plus forte proportion d'espèces de très petite taille (< 1 mm), d'organismes à développement larvaire pélagique lécithotrophe, ainsi que d'espèces fixées au substrat ou vivant en surface. Cette prédominance d'organismes tubicoles s'explique par leur capacité à persister dans les zones perturbées grâce à l'optimisation de leur recrutement, compensant ainsi les contraintes liées à leur faible mobilité (Beauchard *et al.*, 2023). Ces caractéristiques rejoignent les observations de Goedefroo *et al.* (2023) sur des sites belges, bien qu'un nombre plus restreint de modalités distingue ici les zones draguées et non-draguées. Contrairement aux résultats de Barrio Froján *et al.* (2011) en Angleterre, les traits liés aux suspensivores, aux organismes de taille intermédiaire (5-10 mm) ou à développement direct étaient peu discriminants, sans doute car naturellement peu représentés dans ces habitats sableux. Ces milieux sont en effet soumis à des perturbations naturelles chroniques (remaniement sédimentaire, migration de dunes), limitant l'implantation d'espèces sessiles (Robert *et al.*, 2021).

À l'instar de la composition spécifique, les différences de composition en traits biologiques observées en 2017 - soit immédiatement après l'arrêt des dragages - entre la station de référence K et les stations J et S16 semblent étroitement liées aux modifications des caractéristiques sédimentaires. Cette hypothèse est confortée par les travaux de Goedefroo *et al.* (2023), qui ont mis en évidence une corrélation négative entre la taille médiane des grains et l'abondance des dépositores, des organismes de grande taille (201-500 mm), des espèces tubicoles ainsi que des organismes à exosquelette. Or, ces mêmes traits expliquent en grande partie les différences fonctionnelles relevées entre les stations J et S16 et la station K. Une étude conduite en milieu intertidal (pas d'extraction de granulats marins) en mer de Wadden a également mis en évidence un changement de composition en trait en fonction des caractéristiques du sédiment (Bosco Gusmao *et al.*, 2022). Dans leur étude, les sédiments grossiers étaient caractérisés par des suspensivores, des bioturbateurs de surface, des organismes de grande taille et à longue durée de vie. Les sédiments fins avec des teneurs élevées en matière organique étaient quant à eux dominés par des dépositores, des organismes de petite taille, à durée de vie courte, et des organismes présentant des modes de bioturbations très diverses. Ces gradients fonctionnels sont relativement proches de ceux observés sur notre site, ce qui confirme, une fois de plus, le rôle primordial des changements de sédiment sur la diversité des sites et l'importance de conserver une nature sédimentaire similaire à celle qui prévalait avant les extractions afin de garantir la résilience.

Sur la période 2017-2022, la station de référence K a présenté des fluctuations temporelles modérées suivies d'un retour vers son état initial. Ces variations pourraient être liées aux phénomènes d'érosion observés sur la bordure nord-est de la concession, susceptibles d'accroître légèrement l'instabilité locale des communautés benthiques (Lengronne, 2024). Néanmoins, la nature des fonds étant restée inchangée à cette station, celle-ci conserve pleinement son rôle de référence, malgré l'influence de ces dynamiques naturelles.

Bien que les stations J et S16 aient présenté des compositions fonctionnelles similaires immédiatement après la fermeture du site, leurs trajectoires ont ensuite divergé de manière marquée, indiquant que la résilience écologique n'est pas homogène à l'intérieur de la concession. Cette divergence apparaît particulièrement nette sur le plan fonctionnel : si les deux stations semblaient initialement évoluer de façon parallèle du point de vue de la diversité structurelle, elles présentent par la suite des dynamiques contrastées. La station S16 manifeste, en 2022, des signes clairs de récupération fonctionnelle, avec un rapprochement des traits observés à la station K : accroissement de la taille corporelle et de la longévité des organismes, prédominance des régimes alimentaires suspensivores et détritivores, ainsi qu'une bioturbation de type mélange diffusif. Ces évolutions traduisent une phase de transition marquée par le remplacement progressif des espèces opportunistes par des espèces à stratégie K. Ces observations s'inscrivent pleinement dans le cadre des modèles classiques de succession écologique, tels que décrits par Hill *et al.* (2011) et Chauvel *et al.* (2024).

Ces modèles stipulent qu'à la suite d'une perturbation, le milieu est d'abord colonisé par des espèces pionnières tolérantes, avant de tendre progressivement vers une communauté plus stable et proche de l'état initial. La dynamique observée à la station S16 illustre précisément ce schéma.

En 2022, la station J suit une trajectoire qui lui est propre, contredisant les modèles classiques de récupération. Malgré la présence d'organismes de grande taille, ceux-ci présentent une longévité très faible (< 1 an), un régime dépositore de surface, une bioturbation de type *upward conveyor* et un développement larvaire mixte. Cette combinaison de traits contraste fortement avec les observations classiques associant perturbation à la dominance d'espèces de petite taille, peu mobiles et à cycle de vie court (Barrio Froján *et al.*, 2011 ; Goedefroo *et al.*, 2023), ainsi qu'avec les zones fortement exploitées décrites par Festjens *et al.* (2023), dominées par des individus de grande taille, reproducteurs asexués et faiblement bioturbateurs.

Par ailleurs, toutes les stations étudiées présentent une dominance d'espèces de petite taille, suggérant que ce trait pourrait ne pas être spécifique aux zones soumises à l'extraction. Ce pattern pourrait également résulter de perturbations naturelles, comme observé sur le site du Pilier (charriage de sédiments, hydrodynamisme important...). Ces résultats suggèrent que certaines communautés puissent évoluer vers des états fonctionnels alternatifs stables, potentiellement aussi complexes que l'état initial mais structurellement distincts (Foden *et al.*, 2009 ; Mouillot *et al.*, 2013 ; Van Meerbeek *et al.*, 2021 ; Lopez *et al.*, 2025).

Un schéma bilan de la résilience bio-sédimentaire du site du Pilier est disponible en Annexe 12.

4.4. Limites de l'étude

Les résultats du projet RESISTE apportent des éléments déterminants sur les trajectoires écologiques post-extraction au sein du site du Pilier. Ils soulignent la pertinence d'indicateurs combinant granulométrie, diversité spécifique et fonctionnelle pour qualifier l'état d'avancement de la résilience écologique. Toutefois, plusieurs limites méthodologiques et sources d'incertitudes viennent nuancer la portée des conclusions.

D'une part, la série temporelle disponible pour étudier la résilience du site est encore trop courte, ce qui limite l'interprétation des tendances à long terme. Par exemple, la station S16 ne dispose que de trois années de données, avec certains échantillonnages manquants, notamment celui du printemps 2020 annulé en raison de la crise sanitaire du Covid-19. Cette lacune complique l'analyse, puisqu'il manque certaines saisons (automne 2017 et printemps 2020) pour obtenir une série complète. Comme montré précédemment, plusieurs auteurs mentionnent une durée de cinq à dix ans pour avoir des signes de résilience clairs. Cooper *et al.* (2007) indiquent qu'il est important de distinguer la recolonisation opportuniste d'un véritable retour à l'état primitif, tandis que Cooper *et al.* (2008, 2011) insistent sur l'importance de suivis prolongés pour affiner les estimations des temps de récupération.

Les analyses présentées ici portent sur un sous-ensemble de trois stations seulement, ce qui ne permet pas d'obtenir une vision globale de la résilience sur le site du Pilier ni d'étudier l'influence des effets distants du panache turbide. De plus, la variabilité interannuelle liée aux aléas climatiques peut ponctuellement modifier la composition faunistique, susceptibles d'affecter temporairement la structure des communautés benthiques.

D'autre part, comme cela est fréquent dans les études de ce type, l'identification taxonomique a été réalisée par plusieurs personnes, ce qui pourrait avoir introduit des erreurs potentielles. Des incertitudes persistent également, liées à l'état de conservation des organismes (détérioration, décoloration, impossibilité d'identification à l'espèce) ou encore aux révisions récentes de la nomenclature, comme le cas de *Lumbrineris latreilli* requalifiée en *Lumbrineris cingulata* dans la plupart des cas. De plus, la matrice de traits fonctionnels utilisée comporte quelques erreurs dans les scores attribués pour chaque taxon, il serait intéressant de mettre à jour cette matrice.

Une autre limite concerne le site du Pilier lui-même, qui figure parmi les zones les plus intensément exploitées de France et pour lequel il existe peu d'équivalents à l'échelle nationale. Les sites d'extraction se situant dans des contextes morpho-hydro-sédimentaires très variés, les conditions de résilience dépendent fortement des caractéristiques locales, telles que la granulométrie des sédiments, l'intensité du dragage ou encore l'hydrodynamisme du milieu, ce qui induit des réponses écologiques multiples. Bien qu'il ait été possible de confronter nos résultats à d'autres études menées en Europe, les conclusions qui en découlent ne sont pas nécessairement extrapolables à l'ensemble des sites français et européens.

Ces limites justifient la poursuite des suivis à long terme, notamment à l'horizon 2027, soit dix ans après la cessation des extractions, date à laquelle une nouvelle campagne d'échantillonnage est prévue. Cette étape sera essentielle pour vérifier si les tendances observées peu de temps après la fermeture du site se sont maintenues.

5. Conclusion

La concession du Pilier, ancien site majeur d'extraction de granulats marins, constitue aujourd'hui un laboratoire naturel unique pour l'étude des processus de résilience écologique des habitats benthiques. Cinq ans après l'arrêt de l'exploitation, les résultats montrent que l'extraction intensive a profondément et durablement modifié la morphologie des fonds, la structure sédimentaire ainsi que la composition et le fonctionnement de la macrofaune benthique. La création d'une profonde souille, où les sédiments fins sont piégés, rend très improbable un retour complet aux conditions initiales à court ou moyen terme, les sables grossiers ne pouvant plus se réinstaller en raison de l'hydrodynamisme modifié. Cette zone représente donc un nouvel état écologique, avec sa propre dynamique. Néanmoins, l'analyse comparative avec la station de référence K révèle une résilience partielle et asymétrique : S16 montre un rétablissement fonctionnel se rapprochant de la référence, tandis que J évolue vers un état fonctionnel alternatif stable. Ces résultats démontrent la nécessité d'intégrer dans la gestion des sites d'extraction une approche multifactorielle combinant indicateurs morpho-sédimentaires, taxonomiques et fonctionnels, afin de mieux caractériser les trajectoires post-perturbation et d'identifier les seuils critiques au-delà desquels la récupération devient improbable. Le projet RESISTE valide la pertinence de cette approche intégrée et propose des référentiels méthodologiques transposables à d'autres contextes, s'inscrivant dans une dynamique méthodologique partagée à l'échelle internationale. Cette convergence scientifique souligne que les indices fonctionnels permettent de détecter plus précocement les signes de récupération, d'identifier les perturbations chroniques ou subtiles, et d'anticiper les conséquences à long terme sur le fonctionnement des écosystèmes benthiques. Dans le cadre de la DCSMM (descripteur 6), bien que la totalité de la surface des concessions soit actuellement considérée comme une surface d'habitat "perdu", cette étude montre que cette hypothèse doit être raffinée car elle n'est avérée que dans certaines parties des sites.

Dans un cas extrême comme celui du Pilier où la résilience apparaît impossible, une stratégie de restauration passive reposant sur le seul rétablissement naturel semble insuffisante pour atteindre les objectifs du règlement européen sur la restauration de la nature (20 % des zones marines restaurées d'ici 2030, ensemble des écosystèmes dégradés d'ici 2050). Se pose alors la question d'une restauration active : est-il écologiquement pertinent, techniquement réalisable et économiquement viable d'envisager un apport mécanique de sables moyens à grossiers afin d'accélérer la récupération morpho-sédimentaire et biologique ? Des investigations complémentaires, telles que des mesures hydrodynamiques par courantomètre à effet Doppler, des analyses de sédiments en suspension ou des carottages, sont nécessaires pour quantifier les flux sédimentaires et la dynamique de comblement de la souille principale. Le suivi prévu en 2027 constituera une étape essentielle pour confirmer les trajectoires écologiques et guider les décisions de gestion.

Ce travail s'inscrit plus largement dans l'émergence d'une écologie benthique prédictive fondée sur les traits fonctionnels, intégrant les effets du changement climatique et s'appuyant sur des approches de gestion adaptative acceptant la possibilité d'états alternatifs stables. Il apparaît fondamental de développer des indicateurs robustes de résilience, capables d'anticiper les impacts des extractions marines, de définir des seuils critiques de perturbation et d'adapter en conséquence les mesures de gestion environnementale. Ces connaissances sont essentielles pour guider le choix futur des zones d'extraction, en privilégiant celles dont les conditions hydrodynamiques et sédimentaires offrent les meilleures perspectives de régénération écologique. L'extension de cette méthodologie à d'autres sites européens permettra la constitution d'un réseau d'observations comparatives et l'affinement des modèles prédictifs de résilience écologique. Le site du Pilier fournit ainsi un socle de connaissances essentiel pour concilier les impératifs économiques liés à l'exploitation des granulats marins avec la nécessité de préserver les fonctions écologiques des écosystèmes benthiques.

6. Bibliographie

- Avezard, C., Lavarde, P., Pichon, A., Legait, B., & Wallard, I. (2017). Impact environnemental et économique des activités d'exploration ou d'exploitation des ressources minérales marines (Rapport CGEDD n° 011447-01, CGE n° 2017/12/CGE/SG). Ministère de la Transition écologique et solidaire. https://portail.documentation.developpement-durable.gouv.fr/exl-php/document-affiche/mte_recherche_avancee/OUVRE_DOC/726?fic=cgeouv00254415.pdf
- Barillé, A. L., & Harin, N. (2023). Extraction de granulats marins Site du Pilier, Suivi bio-sédimentaire 2022. Bio-Littoral.
- Barrio Froján, C. R. S., Boyd, S. E., Cooper, K. M., Eggleton, J. D., & Ware, S. (2008). Long-term benthic responses to sustained disturbance by aggregate extraction in an area off the east coast of the United Kingdom. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 79(2), 204-212. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.03.023>
- Barrio Froján, C. R. S., Cooper, K. M., Bremner, J., Defew, E. C., Wan Hussin, W. M. R., & Paterson, D. M. (2011). Assessing the recovery of functional diversity after sustained sediment screening at an aggregate dredging site in the North Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 92(3), 358-366. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.01.006>
- Beauchard, O., Bradshaw, C., Bolam, S., Tiano, J., Garcia, C., De Borger, E., Laffargue, P., Blomqvist, M., Tsikopoulou, I., Papadopoulou, N. K., Smith, C. J., Claes, J., Soetaert, K., & Sciberras, M. (2023). Trawling-induced change in benthic effect trait composition – A multiple case study. *Frontiers in Marine Science*, 10. <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1303909>
- Bigham, K. T., Rowden, A. A., Leduc, D., Bowden, D. A., Nodder, S. D., Orpin, A. R., & Halliday, J. (2023). Deep-sea macrofauna community recovery in Kaikōura canyon following an earthquake-triggered turbidity flow. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 202, 104192. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2023.104192>
- Bolam, S. G. (2012). Impacts of dredged material disposal on macrobenthic invertebrate communities : A comparison of structural and functional (secondary production) changes at disposal sites around England and Wales. *Marine Pollution Bulletin*, 64(10), 2199-2210. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2012.07.050>
- Bolam, S. G., McIlwaine, P. S. O., & Garcia, C. (2016). Application of biological traits to further our understanding of the impacts of dredged material disposal on benthic assemblages. *Marine Pollution Bulletin*, 105(1), 180-192. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.02.031>
- Bolam, S. G., Cooper, K., & Downie, A.-L. (2023). Mapping marine benthic biological traits to facilitate future sustainable development. *Ecological Applications*, 33(7), e2905. <https://doi.org/10.1002/eap.2905>
- Bosco Gusmao, J., Thieltges, D. W., Dekker, R., Govers, L. L., Meijer, K. J., & Klemens Eriksson, B. (2022). Comparing taxonomic and functional trait diversity in marine macrozoobenthos along sediment texture gradients. *Ecological indicators*, 145(109718). <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.109718>

- Boyd, S. E., Cooper, K. M., Limpenny, D. S., Kilbride, R., Rees, H. L., Dearnaley, M. P., Stevenson, J., Meadows, W. J., & Morris, C. D. (2004). Assessment of the re-habilitation of the seabed following marine aggregate dredging (Science Series Technical Report No. 121, 154 pp.). Centre for Environment, Fisheries and Aquaculture Science (CEFAS). https://www.marinedataexchange.co.uk/resources/key-documents/TCE/raw-data/89/1293/5028_R11_cefas_tech121.pdf
- Boyd, S. E., Limpenny, D. S., Rees, H. L., & Cooper, K. M. (2005). The effects of marine sand and gravel extraction on the macrobenthos at a commercial dredging site (results 6 years post-dredging). *ICES Journal of Marine Science*, 62(2), 145-162. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2004.11.014>
- Bremner, J., Frid, C. L. J., & Rogers, S. I. (2003). Assessing Marine Ecosystem Health : The long-term effects of fishing on functional biodiversity in North Sea benthos. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 6(2), 131-137. <https://doi.org/10.1080/14634980301470>
- Bremner, J., Rogers, S. I., & Frid, C. L. J. (2006). Matching biological traits to environmental conditions in marine benthic ecosystems. *Journal of Marine Systems*, 60(3), 302-316. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2006.02.004>
- Chauvel, N., Raoux, A., Weill, P., Dezilleau, L., & Pezy, J.-P. (2024). Assessing the ecological effects of low-intensity marine aggregate extraction in a strong-hydrodynamic, coarse environment context : A case study of the GIE GMO site (English channel). *Marine Environmental Research*, 199, 106614. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2024.106614>
- Chevenet, F., Dolédec, S., & Chessel, D. (1994). A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater Biology*, 31(3), 295-309. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01742.x>
- Clare, D. S., Bolam, S. G., McIlwaine, P. S. O., Garcia, C., Murray, J. M., & Eggleton, J. D. (2022). Ten key biological traits of marine benthic invertebrates surveyed in Northwest Europe (Version 2). Cefas, UK. <https://doi.org/10.14466/CefasDataHub.123>
- Cooper, K. M., & Barry, J. (2017). A big data approach to macrofaunal baseline assessment, monitoring and sustainable exploitation of the seabed. *Scientific Reports*, 7(1), 12431. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-11377-9>
- Cooper, K., Boyd, S., Eggleton, J., Limpenny, D., Rees, H., & Vanstaen, K. (2007). Recovery of the seabed following marine aggregate dredging on the Hastings Shingle Bank off the southeast coast of England. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 75(4), 547-558. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.06.004>
- Cooper, K. M., Barrio Froján, C. R. S., Defew, E., Curtis, M., Fleddum, A., Brooks, L., & Paterson, D. M. (2008). Assessment of ecosystem function following marine aggregate dredging. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366(1), 82-91. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.07.011>
- Cooper, K. M., Curtis, M., Wan Hussin, W. M. R., Barrio Froján, C. R. S., Defew, E. C., Nye, V., & Paterson, D. M. (2011). Implications of dredging induced changes in sediment particle size composition for the structure and function of marine benthic macrofaunal communities. *Marine Pollution Bulletin*, 62(10), 2087-2094. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2011.07.021>

- Damveld, J. H., van der Reijden, K. J., Cheng, C., Koop, L., Haaksma, L. R., Walsh, C. a. J., Soetaert, K., Borsje, B. W., Govers, L. L., Roos, P. C., Olf, H., & Hulscher, S. J. M. H. (2018). Video Transects Reveal That Tidal Sand Waves Affect the Spatial Distribution of Benthic Organisms and Sand Ripples. *Geophysical Research Letters*, 45(21), 11,837-11,846. <https://doi.org/10.1029/2018GL079858>
- Dauvin, J.-C. (2023). Érosion de la biodiversité marine, méprise ou réalité : Le cas des invertébrés marins benthiques en Manche (Atlantique Nord-Est). *Vertigo - la revue électronique en sciences de l'environnement*, 23-1, Article 23-1. <https://doi.org/10.4000/vertigo.39835>
- Dauvin, J.-C., Dewarumez, J.-M., Elkaim, B., Bernardo, D., Fromentin, J.-M., Ibanez, F., Elkaim, B., Bernardo, D., Fromentin, J.-M., & Ibanez, F. (1993). Cinétique de *Abra alba* (Mollusque bivalve) de 1977 à 1991 en Manche-Mer du Nord, relation avec les facteurs climatiques. *Oceanologica Acta*, 16(4), 413-422.
- De Cáceres, M., Coll, L., Legendre, P., Allen, R. B., Wiser, S. K., Fortin, M.-J., Condit, R., & Hubbell, S. (2019). Trajectory analysis in community ecology. *Ecological Monographs*, 89(2), e01350. <https://doi.org/10.1002/ecm.1350>
- De Jong, M. F., Baptist, M. J., Lindeboom, H. J., & Hoekstra, P. (2015). Short-term impact of deep sand extraction and ecosystem-based landscaping on macrozoobenthos and sediment characteristics. *Marine Pollution Bulletin*, 97(1), 294-308. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.06.002>
- Desprez, M. (2000). Physical and biological impact of marine aggregate extraction along the French coast of the Eastern English Channel: Short- and long-term post-dredging restoration. *ICES Journal of Marine Science*, 57(5), 1428-1438. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0926>
- Desroy, N., Warembourg, C., Dewarumez, J. M., & Dauvin, J. C. (2003). Macrobenthic resources of the shallow soft-bottom sediments in the eastern English Channel and southern North Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 60(1), 120-131. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2002.1333>
- Duclos, P.-A., Lafite, R., Le Bot, S., Rivoalen, E., & Cuvilliez, A. (2013). Dynamics of Turbid Plumes Generated by Marine Aggregate Dredging : An Example of a Macrotidal Environment (the Bay of Seine, France). *Journal of Coastal Research*, 29(6a), 25-37. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-12-00148.1>
- Durrieu de Madron, X., Ferre, B., Le Corre, G., Grenz, C., Conan, P., Pujo pay, M., Buscaill, R., Bodirot, O., Le Corre, G., Grenz, C., Conan, P., Pujo pay, M., Buscaill, R., & Bodirot, O. (2005). Trawling-induced resuspension and dispersal of muddy sediments and dissolved elements in the Gulf of Lion (NW Mediterranean). *Continental Shelf Research*, 25(19-20), 2387-2409. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2005.08.002>
- Dutertre, M., Hamon, D., Chevalier, C., & Ehrhold, A. (2013). The use of the relationships between environmental factors and benthic macrofaunal distribution in the establishment of a baseline for coastal management. *ICES Journal of Marine Science*, 70(2), 294-308. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fss170>
- Fauchald, K., & Jumars, P. A. (1979). The diet of worms: A study of polychaete feeding guilds. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 17, 193–284. <http://hdl.handle.net/10088/3422>

- Festjens, F., Buyse, J., De Backer, A., Hostens, K., Lefaible, N., Vanaverbeke, J., & Van Hoey, G. (2023). Functional trait responses to different anthropogenic pressures. *Ecological Indicators*, 146, 109854. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.109854>
- Foden, J., Rogers, S. I., & Jones, A. P. (2009). Recovery rates of UK seabed habitats after cessation of aggregate extraction. *Marine Ecology Progress Series*, 390, 15-26. <https://doi.org/10.3354/meps08169>
- Folk, R. L., & Ward, W. C. (1957). Brazos River bar [Texas]; a study in the significance of grain size parameters. *Journal of Sedimentary Research*, 27(1), 3-26. <https://doi.org/10.1306/74D70646-2B21-11D7-8648000102C1865D>
- Garcia, A., Desroy, N., Le Mao, P., & Miossec, L. (2014). Protocole de suivi stationnel des macroinvertébrés benthiques de substrats meubles subtidiaux et intertidaux dans le cadre de la DCE - Façades Manche et Atlantique (Rapport AQUAREF 2014). AQUAREF, IFREMER, MNHN. <https://archimer.ifremer.fr/doc/00269/38067/>
- Glémarec, M. (1969). Les Peuplements benthiques du plateau continental nord-Gascogne. (p. 170) Atelier offset de la Faculté des Sciences.
- Goedefroo, N., Braeckman, U., Hostens, K., Vanaverbeke, J., Moens, T., & De Backer, A. (2023). Understanding the impact of sand extraction on benthic ecosystem functioning: A combination of functional indices and biological trait analysis. *Frontiers in Marine Science*, 10. <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1268999>
- Gonçalves, D. S., Pinheiro, L. M., Silva, P. A., Rosa, J., Rebêlo, L., Bertin, X., Braz Teixeira, S., & Esteves, R. (2014). Morphodynamic evolution of a sand extraction excavation offshore Vale do Lobo, Algarve, Portugal. *Coastal Engineering*, 88, 75-87. <https://doi.org/10.1016/j.coastaleng.2014.02.001>
- Guinan, J., McKeon, C., O’Keeffe, E., Monteys, X., Sacchetti, F., Coughlan, M., & Nic Aonghusa, C. (2021). INFOMAR data supports offshore energy development and marine spatial planning in the Irish offshore via the EMODnet Geology portal. *Quarterly Journal of Engineering Geology and Hydrogeology*, 54(1), qjagh2020-033. <https://doi.org/10.1144/qjagh2020-033>
- Gunderson, L. H. (2000). Ecological resilience—In theory and application. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 31, 425–439. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.425>
- Hill, J., Marzialesi, S., & Pearce, B. (2011). Recovery of seabed resources following marine aggregate extraction. *Science Monograph Series*. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.17345.40804>
- Holling, C. S. (1973). Resilience and Stability of Ecological Systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4, 1–23.
- iXblue. (2018). Rapport d’interprétation : Fermeture de la concession du Pilier, suivi morpho-sédimentaire.
- Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16(5), 545-556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>

- Le Bot, S. (2001). Morphodynamique de dunes sous-marines sous influence des marées et des tempêtes : Processus hydro-sédimentaires et enregistrement : exemple du Pas-de-Calais [Thèse de doctorat, Université de Lille 1]. <https://theses.fr/2001LIL10016>
- Lengronne, A. (2024). Evaluation de la dynamique sédimentaire post-exploitation d'un ancien site d'extraction de granulats marins à partir de données acoustiques et sédimentologiques [Rapport de stage de Master 2]. Ifremer et Université de Rouen Normandie.
- Lopez, L. L., Degrendele, K., Roche, M., Barette, F., Van Lancker, V., Terseleer, N., & De Backer, A. (2025). Macrobenthos and morpho-sedimentary recovery dynamics in areas following aggregate extraction cessation. *Marine Pollution Bulletin*, 218, 118184. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2025.118184>
- Lozach, S. (2011). Habitats benthiques marins du bassin oriental de la Manche : Enjeux écologiques dans le contexte d'extraction de granulats marins [Thèse de doctorat, Université de Lille 1]. <https://theses.fr/2011LIL10163>
- Lozach, S., & Dauvin, J.-C. (2012). Temporal stability of a coarse sediment community in the Central Eastern English Channel Paleovalleys. *Journal of Sea Research*, 71, 14-24. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2012.03.007>
- McIlwaine, P. S. O., Barry, P. J., Curtis, M., & Cooper, K. M. (2025). Tracking long-term benthic recovery at a disused marine aggregate extraction site using monitoring tools developed for the marine aggregate industry. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 319, 109278. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2025.109278>
- Mengual, B., Cayocca, F., Le Hir, P., Draye, R., Laffargue, P., Vincent, B., Garlan, T., Le Hir, P., Draye, R., Laffargue, P., Vincent, B., & Garlan, T. (2016). Influence of bottom trawling on sediment resuspension in the « Grande-Vasière » area (Bay of Biscay, France). *Ocean Dynamics*, 66(9), 1181-1207. <https://doi.org/10.1007/s10236-016-0974-7>
- Mestdagh, S., Amiri-Simkooei, A., van der Reijden, K. J., Koop, L., O'Flynn, S., Snellen, M., Van Sluis, C., Govers, L. L., Simons, D. G., Herman, P. M. J., Olf, H., & Ysebaert, T. (2020). Linking the morphology and ecology of subtidal soft-bottom marine benthic habitats : A novel multiscale approach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 238, 106687. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106687>
- Mielck, F., Hass, H. C., Michaelis, R., Sander, L., Papenmeier, S., & Wiltshire, K. H. (2019). Morphological changes due to marine aggregate extraction for beach nourishment in the German Bight (SE North Sea). *Geo-Marine Letters*, 39(1), 47-58. <https://doi.org/10.1007/s00367-018-0556-4>
- Mouillot, D., Graham, N. A. J., Villéger, S., Mason, N. W. H., & Bellwood, D. R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(3), 167-177. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>
- Newell, R. C., Seiderer, L. J., & Hitchcock, D. R. (1998). The impact of dredging works in coastal waters: A review of the sensitivity to disturbance and subsequent recovery of biological resources on the sea bed. In A. D. Ansell, R. N. Gibson, & M. Barnes (Eds.), *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* (Vol. 36, pp. 127–178). CRC Press.

- Quemmerais-Amice, F., Barrere, J., La Rivière, M., Contin, G., & Bailly, D. (2020). A Methodology and Tool for Mapping the Risk of Cumulative Effects on Benthic Habitats. *Frontiers in Marine Science*, 7. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.569205>
- Robert, A., Desroy, N., Vogel, C., & Simplet, L. (2018). Synthèse sur l'impact de l'extraction de granulats marin en France métropolitaine. Analyse des suivis environnementaux sur les façades Atlantique, Manche-Est et Manche-Ouest (Livrabale 1 de l'action 5.3 de la Convention Ifremer – Ministère de la Transition Énergétique et Solidaire 2017). Ifremer. <https://archimer.ifremer.fr/doc/00422/53302/>
- Robert, A., Quillien, N., Bacha, M., Caille, C., Nexer, M., Parent, B., Garlan, T., & Desroy, N. (2021). Sediment migrations drive the dynamic of macrobenthic ecosystems in subtidal sandy bedforms. *Marine Pollution Bulletin*, 171, 112695. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2021.112695>
- Robinson, M., & Tully, O. (2000). Dynamics of a subtidal population of the porcellanid crab *Pisidia longicornis* (Decapoda: Crustacea). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 80(1), 75-83. <https://doi.org/10.1017/S0025315499001587>
- Schwing, P. T., Montagna, P. A., Joye, S. B., Paris, C. B., Cordes, E. E., McClain, C. R., Kilborn, J. P., & Murawski, S. A. (2020). A Synthesis of Deep Benthic Faunal Impacts and Resilience Following the Deepwater Horizon Oil Spill. *Frontiers in Marine Science*, 7. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.560012>
- Stewart-Oaten, A., Murdoch, W. M., & Parker, K. R. (1986). Environmental impact assessment: Pseudoreplication in time? *Ecology*, 67(4), 929–940.
- Sturbois, A., De Cáceres, M., Sánchez-Pinillos, M., Schaal, G., Gauthier, O., Mao, P. L., 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>
- Texier, D. (2022). Évaluation de la capacité de résilience morpho-sédimentaire d'un ancien site d'extraction de granulats marins à l'issue de l'arrêt de l'exploitation [Rapport de stage de Master 2]. Ifremer et Université de La Rochelle.
- Tillin, H. M., Hiddink, J. G., Jennings, S., & Kaiser, M. J. (2006). Chronic bottom trawling alters the functional composition of benthic invertebrate communities on a sea-basin scale. *Marine Ecology Progress Series*, 318, 31-45. <https://doi.org/10.3354/meps318031>
- UEPG. (2021). Bilan annuel de l'UEPG 2020-2021. UEPG. https://www.aggregates-europe.eu/wp-content/uploads/2023/03/Final_-_UEPGAR2020_2021-V05_spreads72dpiLowQReduced.pdf
- Underwood, A. J. (1992). Beyond BACI: The detection of environmental impacts on populations in the real, but variable, world. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 161(2), 145–178. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(92\)90094-Q](https://doi.org/10.1016/0022-0981(92)90094-Q)
- van Dalssen, J. A., Essink, K., Madsen, H. T., Birklund, J., Romero, J., & Manzanera, M. (2000). Differential response of macrozoobenthos to marine sand extraction in the North Sea and the Western Mediterranean. *ICES Journal of Marine Science*, 57(5), 1439–1445. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0919>

- van der Linden, P., Patrício, J., Marchini, A., Cid, N., Neto, J. M., & Marques, J. C. (2012). A biological trait approach to assess the functional composition of subtidal benthic communities in an estuarine ecosystem. *Ecological Indicators*, *20*, 121–133. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.02.004>
- Van Hoey, G., Degraer, S., & Vincx, M. (2004). Macrobenthic community structure of soft-bottom sediments at the Belgian Continental Shelf. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *59*(4), 599–613. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2003.11.005>
- Van Meerbeek, K., Jucker, T., & Svenning, J.-C. (2021). Unifying the concepts of stability and resilience in ecology. *Journal of Ecology*, *109*(9), 3114–3132. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13651>
- Wan Hussin, W. M. R., Cooper, K. M., Froján, C. R. S. B., Defew, E. C., & Paterson, D. M. (2012). Impacts of physical disturbance on the recovery of a macrofaunal community: A comparative analysis using traditional and novel approaches. *Ecological Indicators*, *12*(1), 37–45. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.03.016>
- Waye-Barker, G. A., McIlwaine, P., Lozach, S., & Cooper, K. M. (2015). The effects of marine sand and gravel extraction on the sediment composition and macrofaunal community of a commercial dredging site (15 years post-dredging). *Marine Pollution Bulletin*, *99*(1), 207–215. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.07.024>
- White, E. R., & Hastings, A. (2020). Seasonality in ecology: Progress and prospects in theory. *Ecological Complexity*, *44*, 100867. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2020.100867>

7. Sitographie

- Sables et graviers en mer. (s. d.). Les principes d'exploitation. <https://sablesetgraviersenmer.fr/pages/les-principes-d-exploitation.html>
- Tillin, H. M. (2016). *Mediomastus fragilis*, *Lumbrineris* spp. and venerid bivalves in circalittoral coarse sand or gravel. In H. Tyler-Walters & K. Hiscock (Eds.), *Marine Life Information Network: Biology and Sensitivity Key Information Reviews*. Marine Biological Association of the United Kingdom. <https://dx.doi.org/10.17031/marlinhab.382.1>
- UNPG. (s. d.). Le granulât - Process de fabrication. <https://www.unpg.fr/le-grulatat/process-de-fabrication/>
- WoRMS Editorial Board. (2025). World Register of Marine Species. <https://www.marinespecies.org/>

8. Annexes

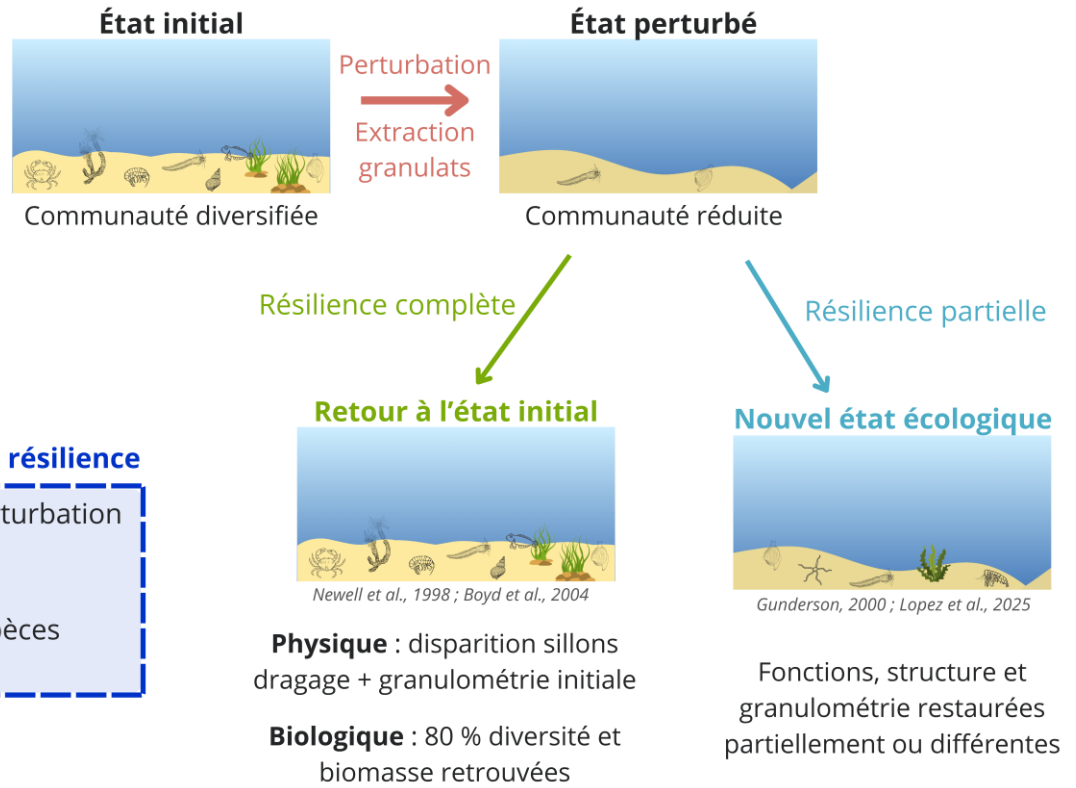
Annexe 1 : Schéma bilan du concept de la résilience écologique – K. Marcel	60
Annexe 2 : Liste des principaux documents utilisés pour l'identification de la macrofaune benthique.	61
Annexe 3 : Graphiques de la composition granulométrique des stations K, J et S16.	62
Annexe 4 : Liste de l'ensemble des taxa identifiés entre 2017 et 2022 dans les stations J, K et S16. ..	63
Annexe 5 : Résultats des modèles linéaires généralisés (GLM) testant l'effet de la station, de la saison et/ou de l'année sur les variations de la richesse spécifique, de la densité totale, de la diversité de Shannon, de l'équitabilité de Piélou et de la diversité de Simpson. Les astérisques indiquent le niveau de significativité des valeurs de p : *** $\leq 0,001$; ** $\leq 0,01$; * $\leq 0,05$. LR Chisq = statistique du rapport de vraisemblance (Likelihood Ratio Chi-squared), utilisée pour tester l'effet de chaque facteur sur la variable réponse. Df = degrés de liberté associés à chaque facteur, déterminés par le nombre de modalités. $Pr(>Chisq)$ = valeur de p associée au test du χ^2 , indiquant si l'effet du facteur est statistiquement significatif ($p < 0,05$).	69
Annexe 6 : Résultats de la PERMANOVA (distance de Bray–Curtis, 1000 permutations) testant l'effet des facteurs <i>station</i> , <i>saison</i> et <i>année</i> sur la composition faunistique. Les astérisques indiquent le niveau de significativité (p) : *** $\leq 0,001$; ** $\leq 0,01$; * $\leq 0,05$. Abréviations : <i>Df</i> = degrés de liberté ; <i>Sum Sq</i> = somme des carrés ; R^2 = variance expliquée ; <i>F</i> = pseudo-F ; $Pr(>F)$ = valeur de p	70
Annexe 7 : Tableau des 10 taxa principaux par station et année avec les densités associées en individus par mètre carré. Les différentes couleurs représentent les taxa qui se retrouvent dans les différentes stations et/ou sur plusieurs années.	71
Annexe 8 : Photos des 10 taxa principaux par station en 2017 et en 2022. Une bonne partie des photos sont les miennes, prises au cours de mon stage lors de la période d'identification.....	72
Annexe 9 : Résultats des ANOVA (type II) et GLM testant l'effet de la station, de la saison et de l'année sur les indices fonctionnels (FRic, FEve, FDiv, FRed). Abréviations : <i>Sum Sq</i> = somme des carrés ; <i>Df</i> = degrés de liberté ; <i>F value</i> = statistique de Fisher ; $Pr(>F)$ = valeur de p ; <i>Significativité</i> = seuil associé.	74

Annexe 10 : Résultats de la PERMANOVA (distance de Bray–Curtis, 1000 permutations) testant l’effet individuel et combiné des facteurs *station*, *saison* et *année* sur la composition en traits fonctionnels (matrice station × modalités de traits). **75**

Annexe 11 : Graphique individuel des 10 traits biologiques. En bleu, les cinq traits de réponse et en jaune, les cinq traits d’effet. **76**

Annexe 12 : Schéma bilan de la résilience bio-sédimentaire sur le site du Pilier pour les stations J, K et S16 – K. Marcel..... **78**

Concept de résilience écologique



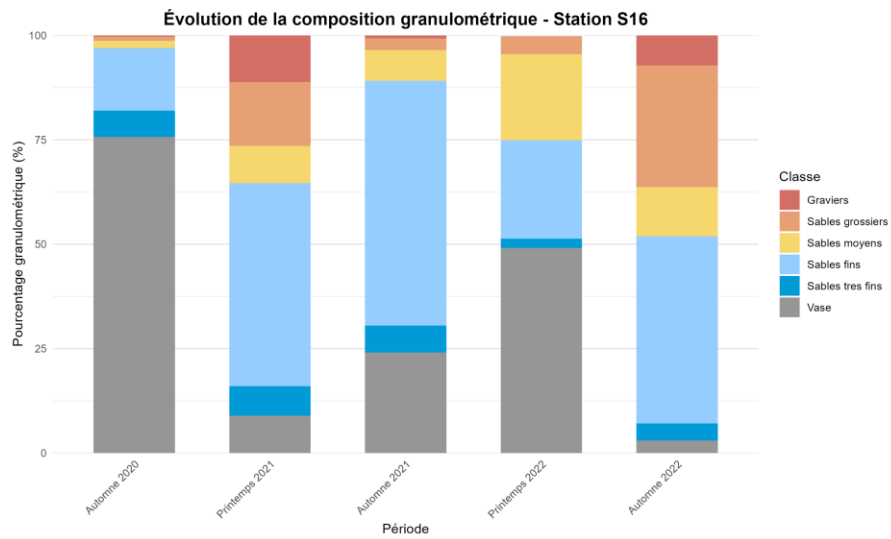
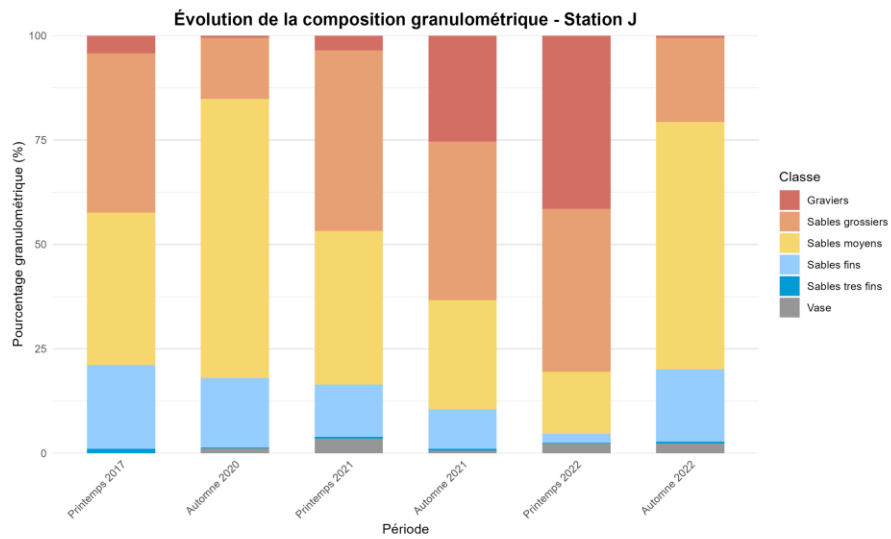
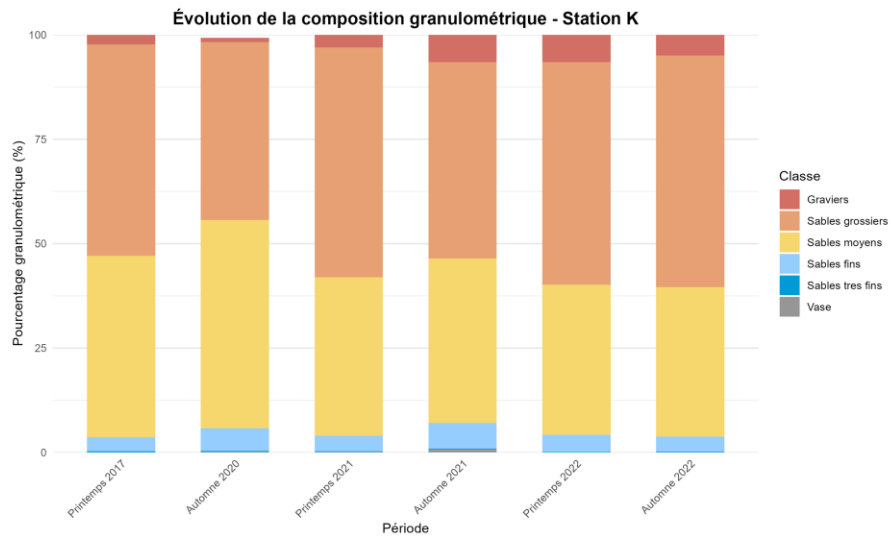
Facteurs influençant la résilience

- Intensité et durée perturbation
- Granulométrie
- Hydrodynamisme
- Traits biologiques espèces
- Recrutement larvaire

Annexe 2 : Liste des principaux documents utilisés pour l'identification de la macrofaune benthique.

Embranchement	Titres ouvrages/publications	Auteurs	Dates
Crustacea	Marine and freshwater Amphipoda from the Baltic Sea and adjacent territories – Die Tierwelt Deutschlands, Teil 83	Zettler, M. L. & Zettler, A.	2017
Annelida	Fauna Iberica – Annelida Polycheta I à V	Museo Nacional de Ciencias Naturales Consejo Superior de Investigaciones Cientificas	Entre 2003 et 2018
Crustacea	British Marine Amphipoda : Gammaridea	Roger J. Lincoln	1979
Crustacea	Identification guide to British cumaceans	Salma Shalla	2011
Annelida	Faune de France – Polychètes errantes et sédentaires	Pierre Fauvel	1927
Multipl embranchements	Les invertébrés marins du Golfe de Gascogne à la Manche orientale	Jocelyne Martin	2011
Echinodermata	Synopses of the British Fauna n°56- Echinoderms	Eve C. Southward & Andrew C. Campbell	2006
Mollusca	European Seashells Volumes 1 & 2	Guido T. Poppe & Yoshihiro Goto	1993
Multipl embranchements	The marine fauna of the British Isles and North-West Europe Volumes 1 & 2	P. J. Hayward & J. S. Ryland	1990
Mollusca	Guide des coquillages de France Atlantique et Manche	Cédric Audibert & Jean-Louis Deleamarre	2009
Annelida	Spionidae de Manche-Atlantique (cours de taxonomie des Polychètes Station Biologique de Roscoff)	Ann Andersen	2015
Annelida	The « Spaghetti Project » the final identification guide to European Terebellidae (sensu lato) (Annelida, Terebelliformia)	Nicolas Lavesque <i>et al.</i> ,	2021

Annexe 3 : Graphiques de la composition granulométrique des stations K, J et S16.



Annexe 4 : Liste de l'ensemble des taxa identifiés entre 2017 et 2022 dans les stations J, K et S16.

Embranchement	Famille	Taxon (pré-correction)	Taxon	Identifié durant le stage
Annelida	Ampharetidae		<i>Ampharete lindstroemi</i>	
Annelida	Ampharetidae		<i>Ampharete santillani</i>	
Annelida	Ampharetidae		<i>Ampharete</i> sp.	
Annelida	Ampharetidae		<i>Anobothrus gracilis</i>	
Annelida	Aphroditidae		<i>Aphrodita aculeata</i>	
Annelida	Arenicolidae		<i>Arenicola defodiens</i>	
Annelida	Arenicolidae		Arenicolidae	
Annelida	Capitellidae		<i>Capitella capitata</i>	
Annelida	Capitellidae		Capitellidae	
Annelida	Capitellidae		<i>Heteromastus filiformis</i>	
Annelida	Capitellidae		<i>Mediomastus fragilis</i>	
Annelida	Capitellidae		<i>Notomastus latericeus</i>	
Annelida	Chaetopteridae		<i>Chaetopteridae</i>	
Annelida	Chaetopteridae		<i>Phyllochaetopterus</i> sp.	
Annelida	Chaetopteridae		<i>Spiochaetopterus costarum</i>	
Annelida	Chaetopteridae		<i>Spiochaetopterus typicus</i>	
Annelida	Cirratulidae		<i>Aphelochaeta</i> sp.	
Annelida	Cirratulidae		<i>Cauleriella alata</i>	
Annelida	Cirratulidae		<i>Cauleriella bioculata</i>	
Annelida	Cirratulidae		<i>Cauleriella viridis</i>	
Annelida	Cirratulidae		<i>Chaetozone corona</i>	
Annelida	Cirratulidae		<i>Chaetozone gibber</i>	
Annelida	Cirratulidae		<i>Chaetozone setosa</i>	
Annelida	Cirratulidae		<i>Chaetozone zetlandica</i>	
Annelida	Cirratulidae		Cirratulidae	
Annelida	Dorvilleidae	<i>Parougia caeca</i>	<i>Parougia cf caeca</i>	
Annelida	Dorvilleidae		<i>Protodorvillea kefersteini</i>	
Annelida	Echiuridae		Echiuridae	
Annelida	Enchytraeidae		<i>Grania</i> sp.	
Annelida	Eunicidae		Eunicidae	
Annelida	Eunicidae		<i>Lysidice unicornis</i>	
Annelida	Eunicidae		<i>Paucibranchia bellii</i>	
Annelida	Flabelligeridae		<i>Diplocirrus glaucus</i>	
Annelida	Glyceridae		<i>Glycera alba</i>	
Annelida	Glyceridae		<i>Glycera celtica</i>	
Annelida	Glyceridae		<i>Glycera fallax</i>	
Annelida	Glyceridae		<i>Glycera lapidum</i>	
Annelida	Glyceridae		<i>Glycera oxycephala</i>	
Annelida	Glyceridae		<i>Glycera</i> sp.	
Annelida	Glyceridae		<i>Glycera tridactyla</i>	
Annelida	Glyceridae		<i>Glycera unicornis</i>	
Annelida	Goniadidae		<i>Glycinde nordmanni</i>	
Annelida	Goniadidae		<i>Goniada emerita</i>	
Annelida	Goniadidae		<i>Goniada maculata</i>	
Annelida	Goniadidae		<i>Goniadella bobrezkii</i>	
Annelida	Goniadidae		<i>Goniadella gracilis</i>	
Annelida	Hesionidae		<i>Hesiospina aurantiaca</i>	
Annelida	Hesionidae		<i>Oxydromus flexuosus</i>	
Annelida	Hesionidae		<i>Podarkeopsis capensis</i>	
Annelida	Hesionidae		<i>Podarkeopsis helgolandicus</i>	
Annelida	Hesionidae		<i>Psamathe fusca</i>	
Annelida	Lumbrineridae		<i>Lumbrinerides amoureuxi</i>	
Annelida	Lumbrineridae		<i>Lumbrineriopsis paradoxa</i>	
Annelida	Lumbrineridae		<i>Lumbrineris futilis</i>	
Annelida	Lumbrineridae		<i>Lumbrineris latreilli</i>	
Annelida	Lumbrineridae		<i>Lumbrineris lusitanica</i>	
Annelida	Lumbrineridae		<i>Lumbrineris pinaster</i>	
Annelida	Lumbrineridae		<i>Lumbrineris</i> sp.	
Annelida	Magelonidae		<i>Magelona alleni</i>	
Annelida	Magelonidae		<i>Magelona filiformis</i>	

Embranchement	Famille	Taxon (pré-correction)	Taxon	Identifié durant le stage
Annelida	Magelonidae		<i>Magelona johnstoni</i>	
Annelida	Magelonidae		<i>Magelona minuta</i>	
Annelida	Magelonidae		<i>Magelona</i> sp.	
Annelida	Maldanidae		<i>Leiochone leiopygos</i>	
Annelida	Melinnidae		<i>Melinna palmata</i>	
Annelida	Naididae		<i>Tubificoides</i> sp.	
Annelida	Nephtyidae		<i>Aglaophamus agilis</i>	
Annelida	Nephtyidae		<i>Nephtyidae</i>	
Annelida	Nephtyidae		<i>Nephtys assimilis</i>	
Annelida	Nephtyidae		<i>Nephtys cirrosa</i>	
Annelida	Nephtyidae		<i>Nephtys hombergii</i>	
Annelida	Nephtyidae		<i>Nephtys kersivalensis</i>	
Annelida	Nephtyidae		<i>Nephtys</i> sp.	
Annelida	Nereididae		<i>Alitta succinea</i>	
Annelida	Nereididae		<i>Eunereis longissima</i>	
Annelida	Nereididae		<i>Nereididae</i>	
Annelida	Nereididae		<i>Nereis</i> sp.	
Annelida	Oligochaeta		Oligochaeta	
Annelida	Onuphidae		<i>Aponuphis bilineata</i>	
Annelida	Onuphidae		<i>Aponuphis ornata</i>	
Annelida	Onuphidae	<i>Diopatra neapolitana</i>	<i>Diopatra biscayensis</i>	
Annelida	Onuphidae		<i>Hyalinoecia tubicola</i>	
Annelida	Onuphidae		<i>Nothria britannica</i>	
Annelida	Opheliidae		<i>Armandia polyophtalma</i>	
Annelida	Opheliidae		<i>Ophelina acuminata</i>	
Annelida	Orbiniidae		<i>Phylo foetida</i>	
Annelida	Oweniidae		<i>Galathowenia</i> sp.	
Annelida	Oweniidae		<i>Owenia fusiformis</i>	
Annelida	Paraonidae		<i>Paradoneis ilvana</i>	
Annelida	Paraonidae		<i>Paradoneis lyra</i>	
Annelida	Pectinariidae		<i>Amphictene auricoma</i>	
Annelida	Pectinariidae		<i>Lagis koreni</i>	
Annelida	Phyllodocidae		<i>Eteone longa</i>	
Annelida	Phyllodocidae		<i>Eteone</i> sp.	
Annelida	Phyllodocidae		<i>Eulalia aurea</i>	
Annelida	Phyllodocidae		<i>Eulalia expusilla</i>	
Annelida	Phyllodocidae		<i>Eulalia mustela</i>	
Annelida	Phyllodocidae		<i>Eulalia</i> sp.	
Annelida	Phyllodocidae	<i>Eumida sanguinea</i>	<i>Eumida sanguinea</i> agg	
Annelida	Phyllodocidae		<i>Eumida</i> sp.	
Annelida	Phyllodocidae		<i>Hesionura elongata</i>	
Annelida	Phyllodocidae		<i>Mysta picta</i>	
Annelida	Phyllodocidae		<i>Paranaitis kosteriensis</i>	
Annelida	Phyllodocidae		<i>Phyllodoce laminosa</i>	
Annelida	Phyllodocidae		<i>Phyllodoce lineata</i>	
Annelida	Phyllodocidae		<i>Phyllodoce longipes</i>	
Annelida	Phyllodocidae		<i>Phyllodoce mucosa</i>	
Annelida	Phyllodocidae		Phyllodocidae	
Annelida	Phyllodocidae		<i>Pseudomystides limbata</i>	
Annelida	Poecilochaetidae		<i>Poecilochaetus serpens</i>	
Annelida	Polygordiidae		<i>Polygordius appendiculatus</i>	
Annelida	Polygordiidae		<i>Polygordius</i> sp.	
Annelida	Polynoidae		<i>Harmothoe</i> sp.	
Annelida	Polynoidae		<i>Malmgrenia andrapolis</i>	
Annelida	Polynoidae		<i>Malmgrenia castanea</i>	
Annelida	Polynoidae		<i>Malmgrenia ljunmani</i>	
Annelida	Polynoidae		<i>Malmgrenia</i> sp.	
Annelida	Polynoidae		Polynoidae	
Annelida	Sabellariidae		<i>Sabellaria spinulosa</i>	
Annelida	Sabellidae		<i>Laonome kroyeri</i>	

Embranchement	Famille	Taxon (pré-correction)	Taxon	Identifié durant le stage
Annelida	Scalibregmatidae		<i>Scalibregma celticum</i>	
Annelida	Scalibregmatidae		<i>Scalibregma inflatum</i>	
Annelida	Serpulidae		<i>Ditrupe arietina</i>	
Annelida	Serpulidae		<i>Hydroides norvegica</i>	
Annelida	Serpulidae		<i>Serpula vermicularis</i>	
Annelida	Serpulidae		<i>Spirobranchus lamarcki</i>	
Annelida	Serpulidae		<i>Spirobranchus triqueter</i>	
Annelida	Sigalionidae		<i>Fimbriosthenelais minor</i>	
Annelida	Sigalionidae		<i>Pholoe assimilis</i>	
Annelida	Sigalionidae		<i>Pholoe baltica</i>	
Annelida	Sigalionidae		<i>Pholoe inornata</i>	
Annelida	Sigalionidae		<i>Pisione parapari</i>	
Annelida	Sigalionidae		<i>Pisione remota</i>	
Annelida	Sigalionidae		<i>Sthenelais boa</i>	
Annelida	Sigalionidae		<i>Sthenelais limicola</i>	
Annelida	Spionidae		<i>Aonides oxycephala</i>	
Annelida	Spionidae		<i>Aonides paucibranchiata</i>	
Annelida	Spionidae		<i>Malacoceros fuliginosus</i>	
Annelida	Spionidae		<i>Polydora ciliata</i>	
Annelida	Spionidae		<i>Prionospio cirrifera</i>	
Annelida	Spionidae		<i>Prionospio multibranchiata</i>	
Annelida	Spionidae		<i>Prionospio</i> sp.	
Annelida	Spionidae		<i>Prionospio steenstrupi</i>	
Annelida	Spionidae		<i>Pseudopolydora antennata</i>	
Annelida	Spionidae		<i>Pygospio elegans</i>	
Annelida	Spionidae		<i>Scolelepis (Scolelepis) cantabra</i>	
Annelida	Spionidae		<i>Spio decorata</i>	
Annelida	Spionidae		<i>Spio</i> sp.	
Annelida	Spionidae		<i>Spio symphyta</i>	
Annelida	Spionidae	<i>Spiophanes bombyx</i>	<i>Spiophanes bombyx agg</i>	
Annelida	Syllidae		<i>Palposyllis prosostoma</i>	
Annelida	Syllidae		<i>Sphaerosyllis bulbosa</i>	
Annelida	Syllidae		<i>Streptodonta pterochaeta</i>	
Annelida	Syllidae		Syllidae	
Annelida	Syllidae		<i>Syllis garciai</i>	
Annelida	Syllidae		<i>Syllis parapari</i>	
Annelida	Syllidae		<i>Syllis pontxioi</i>	
Annelida	Syllidae	<i>Syllis alternata</i>	<i>Syllis prolifera</i>	
Annelida	Syllidae		<i>Syllis</i> sp.	
Annelida	Syllidae		<i>Syllis variegata</i>	
Annelida	Syllidae		<i>Trypanosyllis zebra</i>	
Annelida	Terebellidae		<i>Amaeana trilobata</i>	
Annelida	Terebellidae		<i>Amphitrite</i> sp.	
Annelida	Terebellidae		<i>Lanice conchilega</i>	
Annelida	Terebellidae		<i>Lysilla nivea</i>	
Annelida	Terebellidae		<i>Neoamphitrite edwardsii</i>	
Annelida	Terebellidae		<i>Pista cristata</i>	
Annelida	Terebellidae		<i>Pista mediterranea</i>	
Annelida	Terebellidae		<i>Pista sauriaui</i>	
Annelida	Terebellidae		<i>Pista</i> sp.	
Annelida	Terebellidae		<i>Polycirrus</i> sp.	
Annelida	Travisiidae		<i>Travisia forbesii</i>	
Annelida	Trichobranchidae		<i>Terebellides</i> sp.	
Crustacea	Acidostomatidae		<i>Acidostoma obesum</i>	
Crustacea	Ampeliscidae		<i>Ampelisca armoricana</i>	
Crustacea	Ampeliscidae		<i>Ampelisca brevicornis</i>	
Crustacea	Ampeliscidae		<i>Ampelisca</i> sp.	
Crustacea	Ampeliscidae		<i>Ampelisca spinimana</i>	
Crustacea	Ampeliscidae		<i>Ampelisca spinipes</i>	
Crustacea	Ampeliscidae		<i>Ampelisca tenuicornis</i>	

Embranchement	Famille	Taxon (pré-correction)	Taxon	Identifié durant le stage
Crustacea	Amphilochoidea		<i>Amphilochoidea serratipes</i>	
Crustacea	Aoridae		<i>Microdeutopus gryllotalpa</i>	
Crustacea	Apseudidae		<i>Apseudes talpa</i>	
Crustacea	Apseudidae		<i>Apseudopsis latreillii</i>	
Crustacea	Atelecyclidae		<i>Atelecyclus rotundatus</i>	
Crustacea	Atelecyclidae		<i>Atelecyclus undecimdentatus</i>	
Crustacea	Atylidae		<i>Nototropis falcatus</i>	
Crustacea	Atylidae		<i>Nototropis swammerdamei</i>	
Crustacea	Atylidae		<i>Nototropis vedlomensis</i>	
Crustacea	Bathyporeiidae		<i>Bathyporeia elegans</i>	
Crustacea	Bathyporeiidae		<i>Bathyporeia guilliamsoniana</i>	
Crustacea	Bathyporeiidae		<i>Bathyporeia pelagica</i>	
Crustacea	Bodotriidae		<i>Bodotria arenosa</i>	
Crustacea	Bodotriidae		<i>Bodotria armoricana</i>	
Crustacea	Bodotriidae		<i>Bodotria pulchella</i>	
Crustacea	Bodotriidae		<i>Bodotria scorpioides</i>	
Crustacea	Bodotriidae		<i>Bodotria</i> sp.	
Crustacea	Bodotriidae		<i>Iphinoe serrata</i>	
Crustacea	Bodotriidae		<i>Iphinoe trispinosa</i>	
Crustacea	Bodotriidae		<i>Vaunthompsonia cristata</i>	
Crustacea	Brachyura		Brachyura	
Crustacea	Calliopiidae		<i>Apherusa bispinosa</i>	
Crustacea	Calliopiidae		<i>Apherusa jurinei</i>	
Crustacea	Calliopiidae		<i>Apherusa</i> sp.	
Crustacea	Caprellidae		<i>Pariambus typicus</i>	
Crustacea	Caprellidae		<i>Phtisica marina</i>	
Crustacea	Cheirocratidae		<i>Cheirocratus assimilis</i>	
Crustacea	Cheirocratidae		<i>Cheirocratus intermedius</i>	
Crustacea	Cheirocratidae		<i>Cheirocratus</i> sp.	
Crustacea	Cirolanidae		<i>Natatolana borealis</i>	
Crustacea	Copepoda		Copepoda	
Crustacea	Corophidae		<i>Corophium volutator</i>	
Crustacea	Crangonidae		<i>Crangon allmanni</i>	
Crustacea	Crangonidae		<i>Philocheras trispinosus</i>	
Crustacea	Dexaminidae		<i>Guernea (Guernea) coalita</i>	
Crustacea	Diastylidae	<i>Diastylis bradyi</i>	<i>Diastylis laevis</i>	
Crustacea	Diastylidae		<i>Diastylis rugosa</i>	
Crustacea	Diastylidae		<i>Diastylis</i> sp.	
Crustacea	Diastylidae		<i>Diastylis tumida</i>	
Crustacea	Idoteidae		Idoteidae	
Crustacea	Iphimediidae		<i>Iphimedia minuta</i>	
Crustacea	Iphimediidae		<i>Iphimedia obesa</i>	
Crustacea	Ischyroceridae		<i>Centraloecetes</i> sp.	
Crustacea	Maeridae		<i>Maera grossimana</i>	
Crustacea	Megalurotidae		<i>Megaluropus agilis</i>	
Crustacea	Melitidae		<i>Abludomelita gladiosa</i>	
Crustacea	Melitidae		<i>Abludomelita obtusata</i>	
Crustacea	Mysidae		<i>Gastrosaccus sanctus</i>	
Crustacea	Mysidae		<i>Gastrosaccus</i> sp.	
Crustacea	Mysidae		<i>Gastrosaccus spinifer</i>	
Crustacea	Mysidae		<i>Haplostylus lobatus</i>	
Crustacea	Mysidae		<i>Mesopodopsis slabberi</i>	
Crustacea			Mysida	
Crustacea	Oedicerotidae		<i>Kroyera carinata</i>	
Crustacea	Oedicerotidae		<i>Periculodes longimanus</i>	
Crustacea	Oedicerotidae		<i>Pontocrates altamarinus</i>	
Crustacea	Oedicerotidae		<i>Synchelidium</i> sp.	
Crustacea	Paguridae		<i>Anapagurus hyndmanni</i>	
Crustacea	Paguridae		<i>Pagurus bernhardus</i>	
Crustacea	Photidae		<i>Gammaropsis palmata</i>	

Embranchement	Famille	Taxon (pré-correction)	Taxon	Identifié durant le stage
Crustacea	Photidae		<i>Megamphopus cornutus</i>	
Crustacea	Photidae		<i>Photis longicaudata</i>	
Crustacea	Photidae		<i>Photis tenuicornis</i>	
Crustacea	Phylliroidae		Phylliroe	
Crustacea	Polybiidae		<i>Liocarcinus holsatus</i>	
Crustacea	Polybiidae		<i>Liocarcinus</i> sp.	
Crustacea	Polybiidae		<i>Polybius marmoreus</i>	
Crustacea	Polybiidae		<i>Polybius pusillus</i>	
Crustacea	Porellanidae		<i>Pisidia longicornis</i>	
Crustacea	Pseudocumatidae		<i>Pseudocuma (Pseudocuma) longicorne</i>	
Crustacea	Pseudocumatidae		<i>Pseudocuma (Pseudocuma) simile</i>	
Crustacea	Sphaeromatidae		<i>Cymodoce truncata</i>	
Crustacea	Sphaeromatidae		<i>Lekanesphaera rugicauda</i>	
Crustacea	Stenothoidae		<i>Stenothoe marina</i>	
Crustacea	Tryphosidae		<i>Hippomedon denticulatus</i>	
Crustacea	Tryphosidae		<i>Lepidepecreum longicorne</i>	
Crustacea	Urothoidae		<i>Urothoe brevicornis</i>	
Crustacea	Urothoidae	<i>Urothoe hesperiae</i>	<i>Urothoe cf hesperiae</i>	
Crustacea	Urothoidae		<i>Urothoe elegans</i>	
Crustacea	Urothoidae		<i>Urothoe marina</i>	
Crustacea	Urothoidae		<i>Urothoe poseidonis</i>	
Crustacea	Urothoidae		<i>Urothoe pulchella</i>	
Crustacea	Vanuridae		<i>Asthenognathus atlanticus</i>	
Crustacea			Brachyura	
Echinodermata	Amphiuridae		<i>Amphipholis squamata</i>	
Echinodermata	Amphiuridae		<i>Amphiura chiajei</i>	
Echinodermata	Amphiuridae		<i>Amphiura filiformis</i>	
Echinodermata	Amphiuridae		<i>Amphiura</i> sp.	
Echinodermata	Amphiuridae		Amphiuridae	
Echinodermata	Echinoidea		Echinoidea	
Echinodermata	Fibulariidae		<i>Echinocyamus pusillus</i>	
Echinodermata	Loveniidae		<i>Echinocardium cordatum</i>	
Echinodermata	Loveniidae		<i>Echinocardium flavescens</i>	
Echinodermata	Ophiotrichidae		<i>Ophiotrix fragilis</i>	
Echinodermata	Ophiotrichidae		<i>Ophiotrix</i> sp.	
Echinodermata	Ophiuridae		<i>Ophiura albida</i>	
Echinodermata	Ophiuridae		<i>Ophiura ophiura</i>	
Echinodermata	Ophiuridae		<i>Ophiura</i> sp.	
Echinodermata	Ophiuridae		Ophiuridae	
Echinodermata	Parechinidae		<i>Psammechinus miliaris</i>	
Echinodermata	Synaptidae		<i>Leptosynapta inhaerens</i>	
Mollusca	Acteonidae		<i>Acteon tornatilis</i>	
Mollusca	Astartidae		<i>Astarte sulcata</i>	
Mollusca	Astartidae		<i>Goodallia triangularis</i>	
Mollusca	Bivalvia		Bivalvia	
Mollusca	Cardiidae		<i>Parvicardium scabrum</i>	
Mollusca	Clathrellidae		<i>Pleurotomoides gracilis</i>	
Mollusca	Corbulidae		<i>Varicorbula gibba</i>	
Mollusca	Cylichnidae		<i>Cylichna cylindracea</i>	
Mollusca	Dentaliida		<i>Antalis vulgaris</i>	
Mollusca	Epitoniidae		<i>Epitonium clathrus</i>	
Mollusca	Eulimidae		<i>Eulima glabra</i>	
Mollusca	Hydrobiidae	<i>Hydrobia acuta neglecta</i>	<i>Peringia ulvae</i>	
Mollusca	Lasaeidae		<i>Kurtiella bidentata</i>	
Mollusca	Lasaeidae		<i>Tellimya ferruginosa</i>	
Mollusca	Limidae		<i>Limatula subauriculata</i>	
Mollusca	Macluridae		<i>Lutraria</i> sp.	
Mollusca	Macluridae		<i>Spisula elliptica</i>	
Mollusca	Macluridae		<i>Spisula solida</i>	
Mollusca	Macluridae		<i>Spisula</i> sp.	

Embranchement	Famille	Taxon (pré-correction)	Taxon	Identifié durant le stage
Mollusca	Maclridae		<i>Spisula subtruncata</i>	
Mollusca	Mangeliidae		<i>Bela nebula</i>	
Mollusca	Mangeliidae		<i>Mangelia costata</i>	
Mollusca	Mangeliidae		<i>Sorgenfreispira brachystoma</i>	
Mollusca	Modiolidae		<i>Modiolus adriaticus</i>	
Mollusca	Mytilidae		<i>Musculus discors</i>	
Mollusca	Mytilidae		Mytilidae	
Mollusca	Nassariidae		<i>Tritia reticulata</i>	
Mollusca	Nassariidae		<i>Tritia varicosa</i>	
Mollusca	Naticidae		<i>Euspira nitida</i>	
Mollusca	Nuculidae		<i>Nucula nitidosa</i>	
Mollusca	Pectinidae		<i>Aequipecten opercularis</i>	
Mollusca	Pharidae		<i>Ensis ensis</i>	
Mollusca	Pharidae		<i>Pharus legumen</i>	
Mollusca	Pharidae		<i>Phaxas pellucidus</i>	
Mollusca	Philinidae		<i>Philine quadripartita</i>	
Mollusca	Pholadinae		<i>Barnea candida</i>	
Mollusca	Psammobiidae		<i>Gari fervensis</i>	
Mollusca	Psammobiidae		<i>Gari tellinella</i>	
Mollusca	Retusidae		<i>Retusa umbilicata</i>	
Mollusca	Scaphandridae		<i>Scaphander lignarius</i>	
Mollusca	Semelidae		<i>Abra alba</i>	
Mollusca	Tellinidae		<i>Arcopagia crassa</i>	
Mollusca	Tellinidae		<i>Asbjornsenia pygmaea</i>	
Mollusca	Tellinidae		<i>Fabulina fabula</i>	
Mollusca	Tellinidae		<i>Gastrana fragilis</i>	
Mollusca	Tellinidae		<i>Macoma balthica</i>	
Mollusca	Tellinidae		<i>Macomangulus tenuis</i>	
Mollusca	Tellinidae		<i>Moerella donacina</i>	
Mollusca	Tellinidae		Tellinidae	
Mollusca	Thraciidae		<i>Thracia papyracea</i>	
Mollusca	Thraciidae		<i>Thracia phaseolina</i>	
Mollusca	Turritellidae		<i>Turritellina tricarinata</i>	
Mollusca	Ungulinidae		<i>Diplodonta rotundata</i>	
Mollusca	Veneridae		<i>Chamelea striatula</i>	
Mollusca	Veneridae		<i>Clausinella fasciata</i>	
Mollusca	Veneridae		<i>Dosinia lupinus</i>	
Mollusca	Veneridae		<i>Politiapes rhomboides</i>	
Mollusca	Veneridae		<i>Timoclea ovata</i>	
Mollusca	Veneridae		<i>Turtonia minuta</i>	
Mollusca	Veneridae		<i>Venerupis</i> sp.	
Mollusca	Veneridae		<i>Venus casina</i>	
Mollusca			Nudibranchia	
Arthropoda	Phoxichiliidae	Pycnogonida	<i>Anoplodactylus pygmaeus</i>	
Bryozoa	Electridae		<i>Conopeum reticulum</i>	
Bryozoa	Flustridae		<i>Securiflustra securifrons</i>	
Chordata	Ammodytidae		<i>Gymnammodytes cicerelus</i>	
Cnidaria	Actiniaria	<i>Actinia</i> sp.	Actiniaria	
Cnidaria	Edwardsiidae	<i>Edwardsia</i> sp.	Edwardsiidae	
Cnidaria	Halcampidae		Halcampidae	
Cnidaria	Sagartiidae		<i>Cereus pedunculatus</i>	
Cnidaria	Sagartiidae		<i>Cylista troglodytes</i>	
Nematoda			Nematoda	
Nemertea			Nemertea	
Phoronida	Phoronidae	<i>Phoronis psammophila</i>	<i>Phoronis</i> sp.	
Platyhelminthes			Platyhelminthes	

Annexe 5 : Résultats des modèles linéaires généralisés (GLM) testant l'effet de la station, de la saison et/ou de l'année sur les variations de la richesse spécifique, de la densité totale, de la diversité de Shannon, de l'équitabilité de Piélu et de la diversité de Simpson. Les astérisques indiquent le niveau de significativité des valeurs de p : *** \leq 0,001 ; ** \leq 0,01 ; * \leq 0,05. LR Chisq = statistique du rapport de vraisemblance (Likelihood Ratio Chi-squared), utilisée pour tester l'effet de chaque facteur sur la variable réponse. Df = degrés de liberté associés à chaque facteur, déterminés par le nombre de modalités. Pr(>Chisq) = valeur de p associée au test du Chi², indiquant si l'effet du facteur est statistiquement significatif (p < 0,05).

	LR Chisq	Df	Pr(>Chisq)	Significativité
Richesse spécifique				
Station	28.620	2	6.098e-07	***
Saison	9.052	1	0.002625	**
Annee	1.669	3	0.643756	n.s.
Station:Saison	40.114	2	1.947e-09	***
Station:Annee	13.531	5	0.018881	*
Saison:Annee	0.091	1	0.762794	n.s.
Station:Saison:Annee	4.487	2	0.106113	n.s.
Densité totale				
Station	12.5462	2	0.001886	**
Saison	2.9200	1	0.087490	n.s.
Annee	7.7535	3	0.051390	n.s.
Station:Saison	2.7846	2	0.248509	n.s.
Station:Annee	9.9589	5	0.076408	n.s.
Saison:Annee	0.0278	1	0.867598	n.s.
Station:Saison:Annee	0.0585	2	0.971161	n.s.
Diversité de Shannon				
Station	11.072	2	0.003943	**
Saison	1.404	1	0.236055	n.s.
Annee	1.700	3	0.636841	n.s.
Station:Saison	39.371	2	2.823e-09	***
Station:Annee	29.980	5	1.488e-05	***
Saison:Annee	0.000	1	0.984338	n.s.
Station:Saison:Annee	3.834	2	0.147055	n.s.
Equitabilité de Piélu				
Station	5.4421	2	0.06580	n.s.
Saison	5.1958	1	0.02264	*

Annee	7.6566	3	0.05367	n.s.
Station:Saison	3.2511	2	0.19681	n.s.
Station:Annee	29.2311	5	2.089e-05	***
Saison:Annee	1.9104	1	0.16692	n.s.
Station:Saison:Annee	0.0565	2	0.97214	n.s.
Diversité de Simpson				
Station	6.8537	2	0.0324883	*
Saison	0.0032	1	0.9551948	n.s.
Annee	3.9543	3	0.2664382	n.s.
Station:Saison	14.7670	2	0.0006214	***
Station:Annee	19.6875	5	0.0014302	**
Saison:Annee	0.1141	1	0.7355753	n.s.
Station:Saison:Annee	1.3636	2	0.5056955	n.s.

Annexe 6 : Résultats de la PERMANOVA (distance de Bray–Curtis, 1000 permutations) testant l'effet des facteurs *station*, *saison* et *année* sur la composition faunistique. Les astérisques indiquent le niveau de significativité (p) : *** $\leq 0,001$; ** $\leq 0,01$; * $\leq 0,05$. Abréviations : Df = degrés de liberté ; $Sum Sq$ = somme des carrés ; R^2 = variance expliquée ; F = pseudo-F ; $Pr(>F)$ = valeur de p .

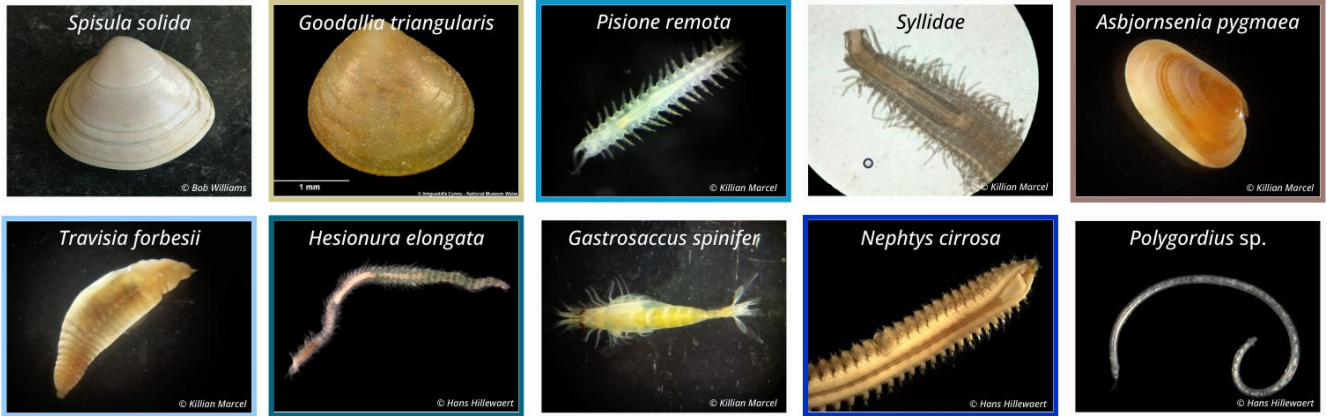
	Df	Sum Sq	R2	F	Pr(>F)	Significativité
Station	2	7.372	0.23193	17.1659	0.001	***
Saison	1	0.732	0.02302	3.4069	0.001	***
Annee	3	2.640	0.08305	4.0980	0.001	***
Station:Saison	2	1.580	0.04972	3.6798	0.001	***
Station:Annee	5	3.798	0.11949	3.5375	0.001	***
Saison:Annee	1	0.398	0.01253	1.8551	0.022	*
Station:Saison:Annee	2	0.878	0.02763	2.0449	0.003	**
Residual	67	14.387	0.45263			n.s.
Total	83	31.785	1.00000			n.s.

Annexe 7 : Tableau des 10 taxa principaux par station et année avec les densités associées en individus par mètre carré. Les différentes couleurs représentent les taxa qui se retrouvent dans les différentes stations et/ou sur plusieurs années.

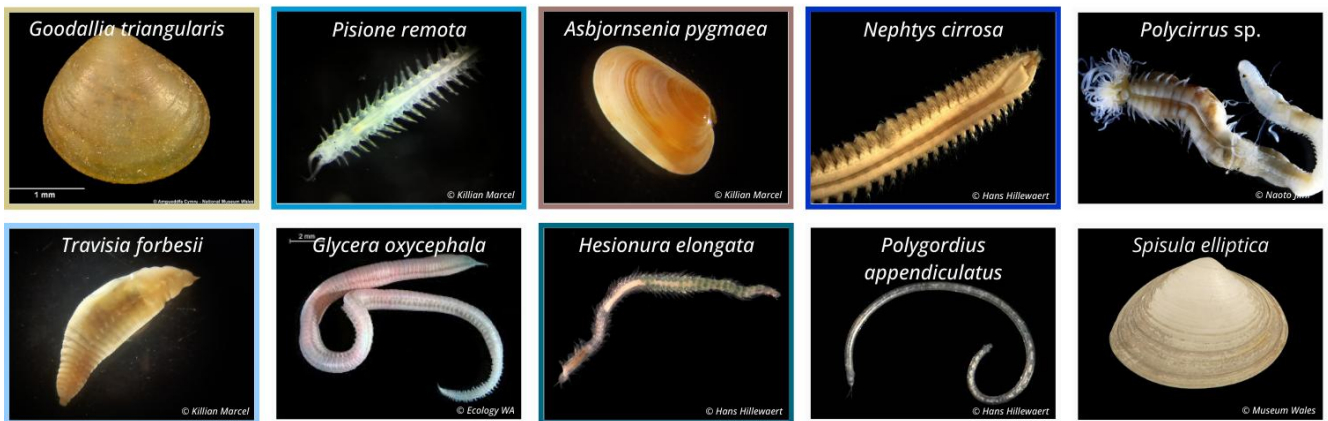
Années	Station K - (ind./m ²)	Station J - (ind./m ²)	Station S16 - (ind./m ²)
2017	<i>Spisula solida</i> - (1230) <i>Goodallia-triangularis</i> - (1 200) <i>Pisione remota</i> - (710) <i>Syllidae</i> - (180) <i>Asbjornsenia pygmaea</i> - (150) <i>Travisia forbesii</i> - (150) <i>Hesionura elongata</i> - (100) <i>Gastrosaccus spinifer</i> - (60) <i>Nephtys cirrosa</i> - (60) <i>Polygordius sp.</i> - (50)	<i>Abra-alba</i> - (8 440) <i>Poecilochaetus serpens</i> - (490) <i>Mediomastus fragilis</i> - (330) <i>Lagis koreni</i> - (270) <i>Spisula solida</i> - (210) <i>Varicorbula gibba</i> - (170) <i>Modiolus adriaticus</i> - (160) <i>Owenia fusiformis</i> - (130) <i>Pisione remota</i> - (110) <i>Chaetozone gibber</i> - (110)	NA
2020	<i>Pisione remota</i> - (290) <i>Polygordius appendiculatus</i> - (170) <i>Nephtys cirrosa</i> - (150) <i>Gastrosaccus spinifer</i> - (100) <i>Abra alba</i> - (70) <i>Travisia forbesii</i> - (50) <i>Hesionura elongata</i> - (30) <i>Amaeana trilobata</i> - (20) <i>Asbjornsenia pygmaea</i> - (20) <i>Spisula subtruncata</i> - (20)	<i>Mediomastus fragilis</i> - (1 100) <i>Poecilochaetus serpens</i> - (840) <i>Varicorbula gibba</i> - (760) <i>Gastrosaccus spinifer</i> - (400) <i>Spisula solida</i> - (270) <i>Pontocrates altamarinus</i> - (200) <i>Notomastus latericeus</i> - (190) <i>Abra alba</i> - (180) <i>Glycera alba</i> - (180) <i>Megaluropus agilis</i> - (180)	<i>Abra alba</i> - (12 790) <i>Nephtys hombergii</i> - (1 640) <i>Lagis koreni</i> - (1 190) <i>Spisula elliptica</i> - (1 040) <i>Spisula subtruncata</i> - (220) <i>Mediomastus fragilis</i> - (170) <i>Ophiura albida</i> - (130) <i>Magelona alleni</i> - (120) <i>Mysta picta</i> - (120) <i>Ampelisca brevicornis</i> - (110)
2021	<i>Pisione remota</i> - (1 310) <i>Hesionura elongata</i> - (310) <i>Polygordius appendiculatus</i> - (230) <i>Nephtys cirrosa</i> - (220) <i>Streptodonta pterochaeta</i> - (200) <i>Asbjornsenia pygmaea</i> - (180) <i>Goodallia triangularis</i> - (180) <i>Travisia forbesii</i> - (150) <i>Gastrosaccus spinifer</i> - (110) <i>Syllis sp.</i> - (100)	<i>Varicorbula gibba</i> - (770) <i>Abra alba</i> - (680) <i>Mediomastus fragilis</i> - (670) <i>Nephtys cirrosa</i> - (490) <i>Protodorvillea kefersteini</i> - (430) <i>Tritia reticulata</i> - (390) <i>Pisione remota</i> - (350) <i>Glycinder nordmanni</i> - (230) <i>Nephtys hombergii</i> - (210) <i>Hesionura elongata</i> - (190)	<i>Nephtys hombergii</i> - (1 120) <i>Hydroides norvegica</i> - (610) <i>Abra alba</i> - (600) <i>Ophiura albida</i> - (590) <i>Varicorbula gibba</i> - (510) <i>Lagis koreni</i> - (350) <i>Photis tenuicornis</i> - (240) <i>Mediomastus fragilis</i> - (180) <i>Venus casina</i> - (180) <i>Ampelisca armoricana</i> - (170)
2022	<i>Goodallia triangularis</i> - (1540) <i>Pisione remota</i> - (970) <i>Asbjornsenia pygmaea</i> - (450) <i>Nephtys cirrosa</i> - (260) <i>Polycirrus sp.</i> - (110) <i>Travisia forbesii</i> - (110) <i>Glycera oxycephala</i> - (100) <i>Hesionura elongata</i> - (90) <i>Polygordius appendiculatus</i> - (90) <i>Spisula elliptica</i> - (90)	<i>Aapseudopsis latreillii</i> - (4 110) <i>Pisione remota</i> - (1 380) <i>Sabellaria spinulosa</i> - (1 300) <i>Hydroides norvegica</i> - (840) <i>Mediomastus fragilis</i> - (660) <i>Spirobranchus triqueter</i> - (650) <i>Protodorvillea kefersteini</i> - (530) <i>Varicorbula gibba</i> - (530) <i>Pista cristata</i> - (440) <i>Nephtys cirrosa</i> - (410)	<i>Mediomastus fragilis</i> - (1 180) <i>Notomastus latericeus</i> - (660) <i>Poecilochaetus serpens</i> - (560) <i>Spisula elliptica</i> - (410) <i>Varicorbula gibba</i> - (390) <i>Amphiura filiformis</i> - (370) <i>Nephtys hombergii</i> - (330) <i>Kurtiella bidentata</i> - (320) <i>Abra alba</i> - (270) <i>Urothoe cf hesperiae</i> - (270)

Annexe 8 : Photos des 10 taxa principaux par station en 2017 et en 2022. Une bonne partie des photos sont les miennes, prises au cours de mon stage lors de la période d'identification.

Station K - taxa principaux en 2017



Station K - taxa principaux en 2022



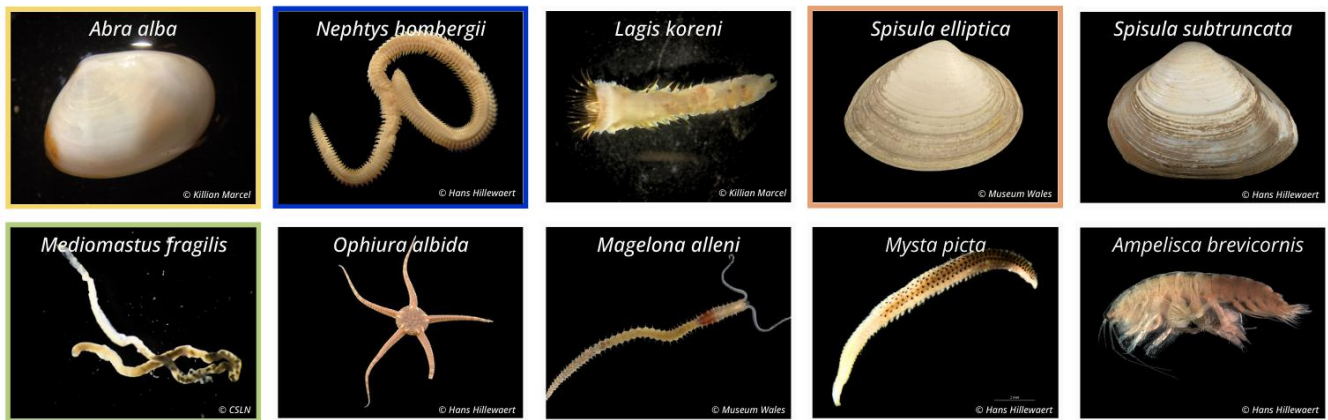
Station J - taxa principaux en 2017



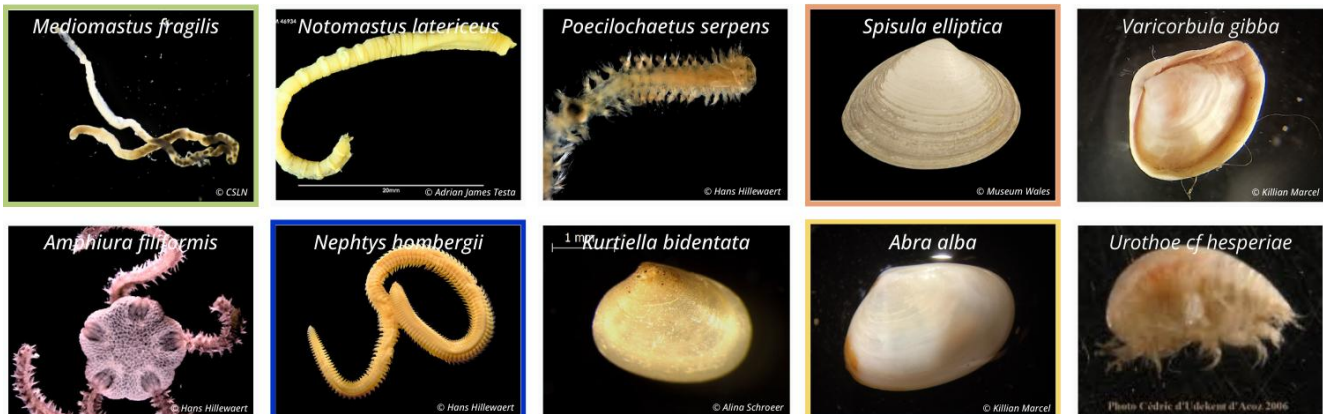
Station J - taxa principaux en 2022



Station S16 - taxa principaux en 2017



Station S16 - taxa principaux en 2022



Annexe 9 : Résultats des ANOVA (type II) et GLM testant l'effet de la station, de la saison et de l'année sur les indices fonctionnels (FRic, FEve, FDiv, FRed). Abréviations : *Sum Sq* = somme des carrés ; *Df* = degrés de liberté ; *F value* = statistique de Fisher ; *Pr(>F)* = valeur de *p* ; *Significativité* = seuil associé.

Indice de richesse fonctionnelle

Effet	Sum Sq	Df	F value	Pr(>F)	Significativité
Station	0.69345	2	21.7287	5.62e-08	***
Saison	0.29895	1	18.7347	5.21e-05	***
Annee	0.05615	3	1.1730	0.327	n.s.
Station:Saison	0.58320	2	18.2743	4.83e-07	***
Station:Annee	0.14915	5	1.8694	0.112	n.s.
Saison:Annee	0.00689	1	0.4319	0.513	n.s.
Station:Saison:Annee	0.03782	2	1.1850	0.312	n.s.

Indice d'équitabilité fonctionnelle

Effet	Sum Sq	Df	F value	Pr(>F)	Significativité
Station	0.02180	2	1.8040	0.173	n.s.
Saison	0.00384	1	0.6359	0.428	n.s.
Annee	0.01941	3	1.0706	0.368	n.s.
Station:Saison	0.02580	2	2.1352	0.126	n.s.
Station:Annee	0.10556	5	3.4942	0.0073	**
Saison:Annee	0.00001	1	0.0012	0.973	n.s.
Station:Saison:Annee	0.01998	2	1.6531	0.199	n.s.

Indice de divergence fonctionnelle

Effet	Sum Sq	Df	F value	Pr(>F)	Significativité
Station	0.13569	2	6.7397	0.0022	**
Saison	0.00300	1	0.2978	0.587	n.s.
Annee	0.05344	3	1.7695	0.162	n.s.

Station:Saison	0.02568	2	1.2757	0.286	n.s.
Station:Annee	0.27694	5	5.5022	0.0003	***
Saison:Annee	0.00278	1	0.2763	0.601	n.s.
Station:Saison:Annee	0.03340	2	1.6587	0.198	n.s.

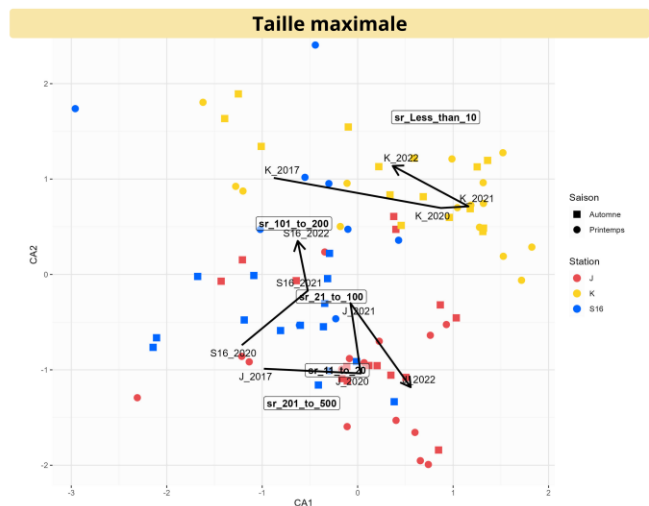
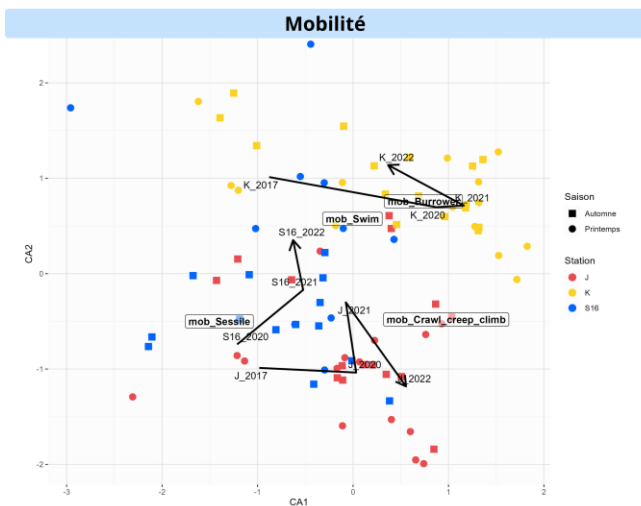
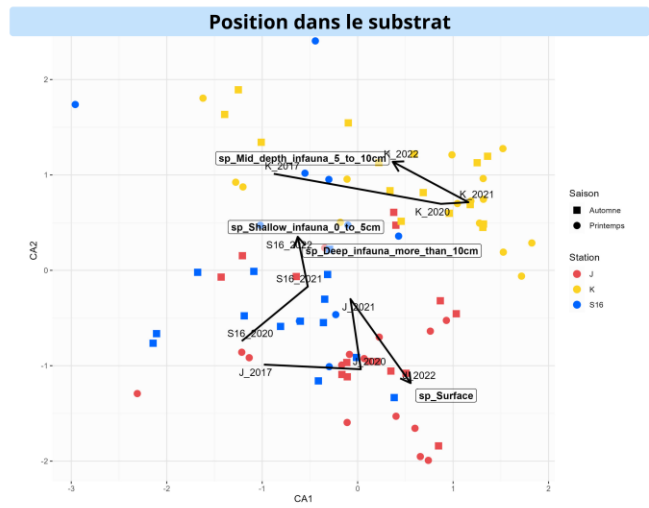
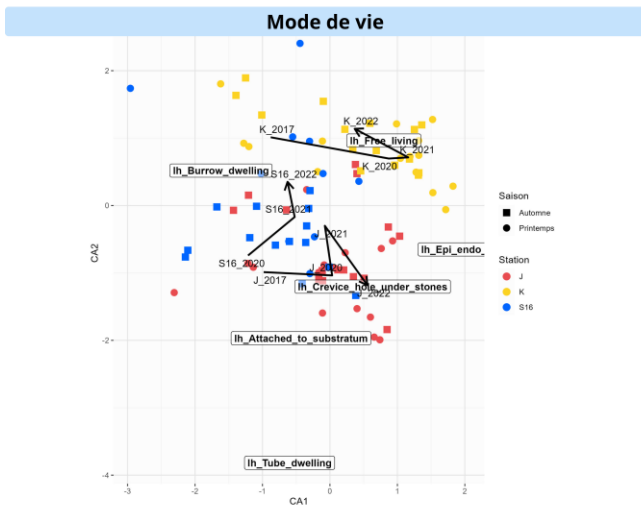
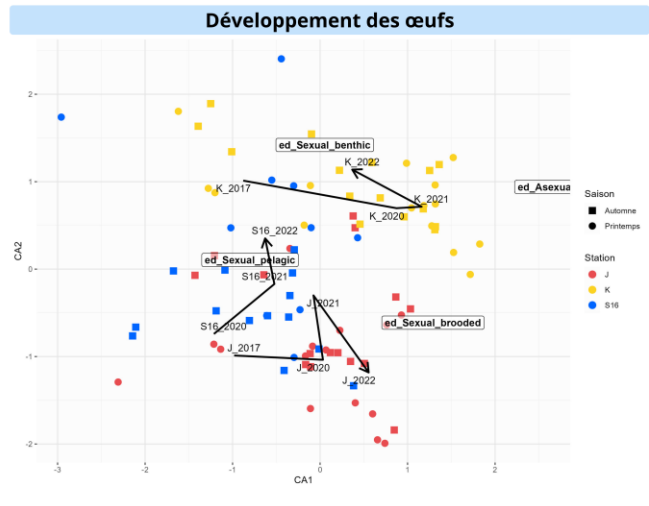
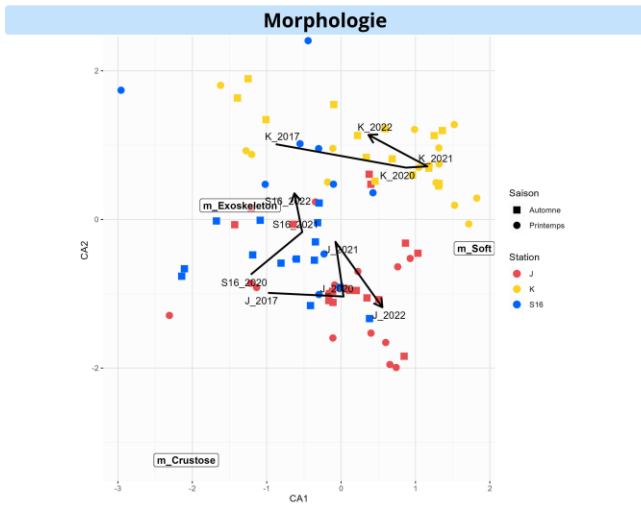
Indice de redondance fonctionnelle

Effet	Sum Sq	Df	F value	Pr(>F)	Significativité
Station	0.00110714	2	18.0253	5.45e-07	***
Saison	0.00000234	1	0.0763	0.783	n.s.
Annee	0.00004871	3	0.5287	0.664	n.s.
Station:Saison	0.00059012	2	9.6077	0.0002	***
Station:Annee	0.00077535	5	5.0494	0.0005	***
Saison:Annee	0.00001776	1	0.5782	0.450	n.s.
Station:Saison:Annee	0.00012471	2	2.0304	0.139	n.s.

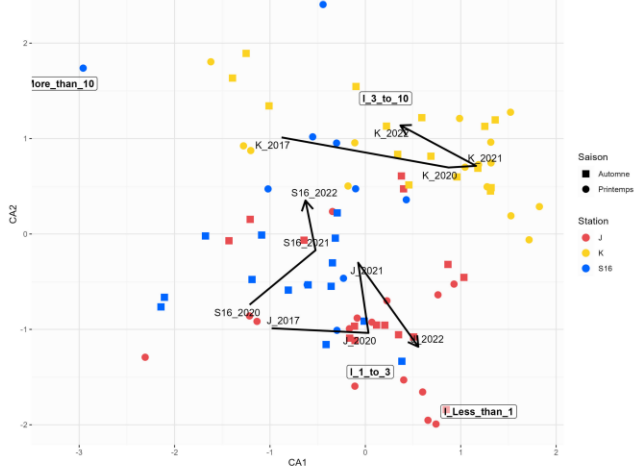
Annexe 10 : Résultats de la PERMANOVA (distance de Bray–Curtis, 1000 permutations) testant l'effet individuel et combiné des facteurs *station*, *saison* et *année* sur la composition en traits fonctionnels (matrice station × modalités de traits).

Facteur	Df	Sum Sq	R ²	F	Pr(>F)	Significativité
Station	2	0.49530	0.21240	18.2735	0.001	***
Saison	1	0.02592	0.01112	1.9129	0.103	n.s.
Année	3	0.38519	0.16518	9.4741	0.001	***
Station : Saison	2	0.13089	0.05613	4.8290	0.001	***
Station : Année	5	0.26205	0.11237	3.8671	0.001	***
Saison : Année	1	0.04104	0.01760	3.0281	0.018	*
Station : Saison : Année	2	0.08353	0.03582	3.0818	0.006	**
Résidus	67	0.90802	0.38938			n.s.
Total	83	2.33195	1.00000			n.s.

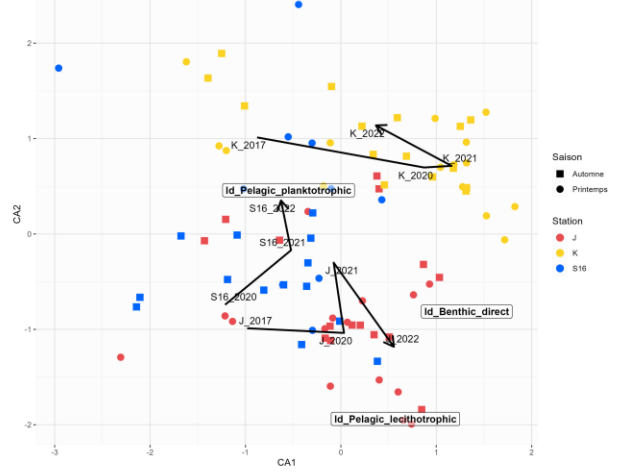
Annexe 11 : Graphique individuel des 10 traits biologiques. En bleu, les cinq traits de réponse et en jaune, les cinq traits d'effet.



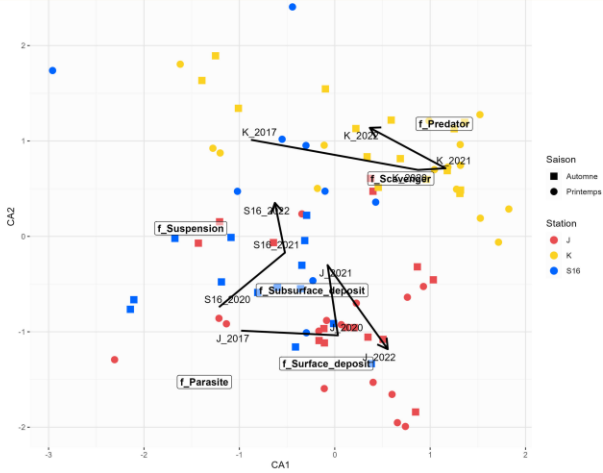
Longévité



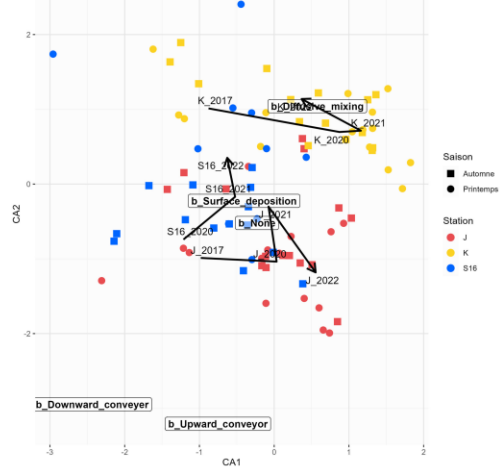
Développement larvaire



Mode d'alimentation

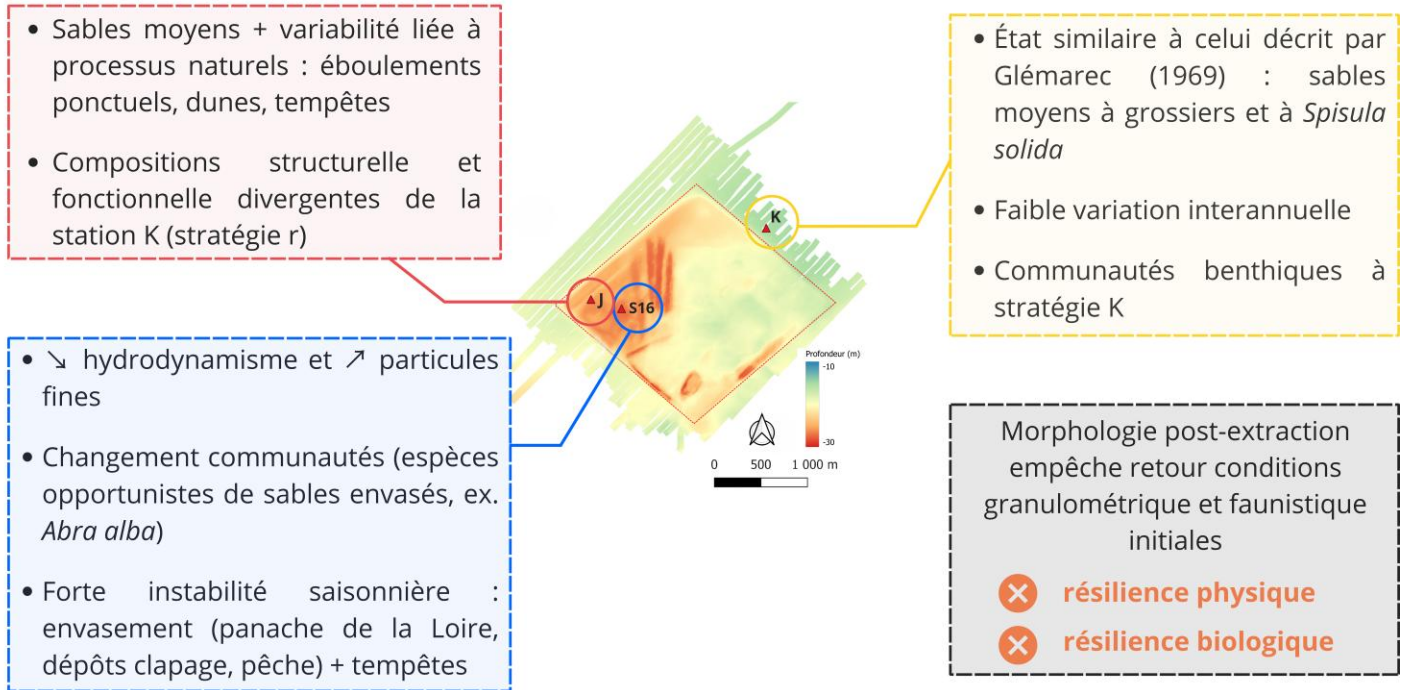


Mode de bioturbation



Annexe 12 : Schéma bilan de la résilience bio-sédimentaire sur le site du Pilier pour les stations J, K et S16 – K. Marcel

Évolution des caractéristiques sédimentaires et biologiques sur le site du Pilier



Boyd et al., 2004 ; De Jong et al., 2015 ; Barillé et Harin, 2023 ; Goedefroo et al., 2023 ; Lengronne, 2024

Table des matières

Remerciements	2
Sommaire	3
Table des figures	5
Table des tableaux	6
Liste des abréviations et acronymes utilisés.....	7
1. Introduction	8
1.1. L'extraction de granulats marins en Europe et en France	8
1.2. Une activité génératrice d'impacts environnementaux.....	8
1.3. La capacité de résilience écologique des sites d'extraction reste mal connue	10
1.4. Le site du Pilier : un site majeur en France métropolitaine	12
1.4.1. Localisation et caractéristiques environnementales.....	12
1.4.2. Historique de l'activité d'extraction	13
1.4.3. Objectifs du projet RESISTE	13
2. Matériel & Méthode.....	15
2.1. Stratégies d'échantillonnage.....	15
2.2. Prélèvements <i>in situ</i>	16
2.3. Mesure des caractéristiques du sédiment	16
2.3.1. Protocole pour l'analyse granulométrique :.....	16
2.3.2. Analyse de la teneur en matière organique (MO) :.....	18
2.4. Identification de la macrofaune benthique.....	18
2.5. Analyses des données :.....	19
2.5.1. Caractéristiques sédimentaires	20
2.5.2. Caractérisation de la diversité structurelle de la macrofaune	21
benthique.....	21
2.5.3. Caractérisation de la diversité fonctionnelle de la macrofaune	23
benthique.....	23
2.5.4. Analyses statistiques des variations spatio-temporelles :.....	26
3. Résultats	27
3.1. Évolution spatio-temporelle des caractéristiques sédimentaires.....	27
3.1.1. Granulométrie	27
3.1.2. Matière organique	28
3.2. Évolution spatio-temporelle de la diversité structurelle.....	29
3.2.1. Caractéristiques générales des communautés macrobenthiques	29
3.2.2. Indices univariés de diversité structurelle.....	30

3.2.3. Approche multivariée : trajectoires écologiques de la composition faunistique	33
3.3. Évolution spatio-temporelle de la diversité fonctionnelle	36
3.3.1. Caractéristiques fonctionnelles générales	36
3.3.2. Indices univariés de diversité fonctionnelle	36
3.3.3. Approche multivariée : trajectoires fonctionnelles des communautés benthiques	38
4. Discussion	40
4.1. Évolution spatio-temporelle des caractéristiques sédimentaires	40
4.2. Évolution spatio-temporelle de la diversité structurelle	43
4.3. Évolution spatio-temporelle de la diversité fonctionnelle	45
4.4. Limites de l'étude	47
5. Conclusion.....	49
6. Bibliographie	51
7. Sitographie.....	57
8. Annexes	58
Table des matières	79

CAPACITÉ DE RÉSILIENCE DES COMMUNAUTÉS BENTHIQUES DANS UN ANCIEN SITE D'EXTRACTION DE GRANULATS MARINS

Killian MARCEL, Master 2 Expertise et Gestion de l'Environnement Littoral, 2025

INTRODUCTION

Les granulats marins constituent une ressource stratégique, largement exploitée pour les besoins anthropiques en matériaux de construction. Toutefois, leur extraction génère des perturbations physiques et biologiques (modification de la morphologie, dégradation des habitats et des communautés benthiques...). Il est donc important de déterminer comment le milieu marin se rétablit suite à ces perturbations.

Le site du Pilier, situé au large de l'estuaire de la Loire et exploité pendant 30 ans jusqu'en 2017, offre un cas d'étude pertinent pour analyser la résilience et la trajectoire écologique de communautés benthiques post-extraction.

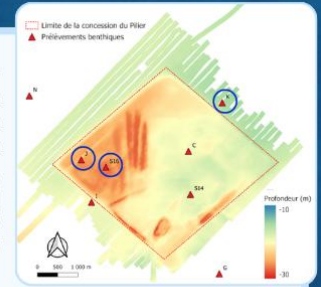
Dans ce contexte, il est possible de se demander **quelle est la dynamique de la résilience physique et biologique sur l'ancien site d'extraction de granulats marins du Pilier ?**



MÉTHODE

Deux stations impactées à l'intérieur de la concession (J et S16) ont été choisies pour être comparées à une station de référence (K). Une campagne a été menée après la fermeture du site en 2017 et cinq autres entre 2020 et 2022 (printemps et automne) pour suivre les premiers stades de la résilience.

La caractérisation des sédiments a été réalisée avec une colonne de 17 tamis, de 63 µm à 2,5 mm, et une tamiseuse à vibration.



Distribution spatiale des stations échantillonnées sur le site du Pilier

L'identification de la macrofaune benthique s'est faite sous loupe binoculaire avec de nombreuses clés d'identification.



RÉSULTATS MACROFAUNE BENTHIQUE

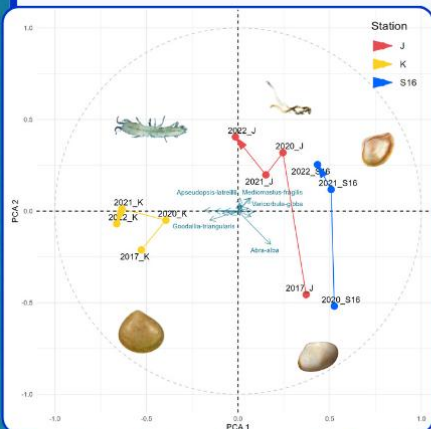
Un total de **9 900 individus** macrobenthiques appartenant à **356 taxa** a été identifié entre 2017 et 2022, avec notamment 48,7 % d'annélides, 25,4 % de crustacés et 17,5 % de mollusques.

L'analyse des trajectoires des communautés^{[1], [2]} (structurelle et fonctionnelle) met en évidence l'évolution contrastée des communautés benthiques des stations J et S16 par rapport à la station de référence K entre 2017 et 2022.



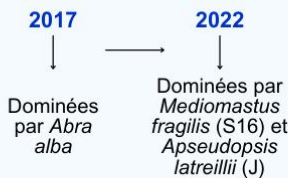
RÉSULTATS SÉDIMENTAIRES

- **Station K** : granulométrie stable → sables grossiers à moyens (> 90 %)
- **Station J** : sables moyens (≈ 40,05 %) + variabilité saisonnière plus marquée
- **Station S16** : sables fins (≈ 38,11 %) et vase (≈ 32,17 %) + forte variabilité saisonnière et interannuelle



- **Station K** : trajectoire stable → composition faunistique dominée par *Goodallia triangularis* et *Pisone remota*

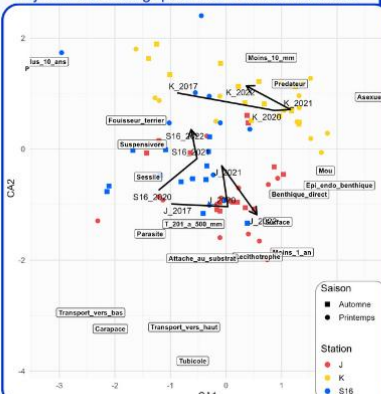
- **Stations J et S16** : trajectoires similaires mais distinctes de K



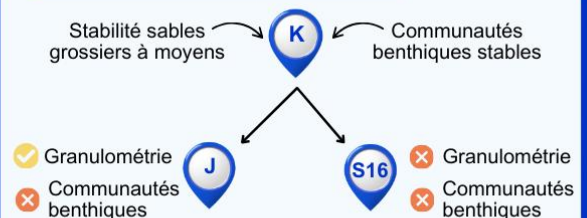
Trajectoires écologiques de la composition faunistique
Flèches colorées = trajectoires de chaque station
Flèches vertes = taxa les plus contributifs

- **Station K** : stabilité fonctionnelle :
 - organismes < 10 mm
 - longévité > 3 ans
 - prédateurs et fouisseurs
- **Station J** : s'éloigne de la station K → nouvel état fonctionnel :
 - organismes > 200 mm
 - longévité < 1 an
 - dépositivores et tubicoles
- **Station S16** : tend à se rapprocher de la station K fonctionnellement

Trajectoires écologiques des traits fonctionnels



DISCUSSION ET CONCLUSION



Le site du Pilier ne montre pas encore de signe de résilience, tant sur les plans morphologique que biologique. Le prochain suivi en 2027 permettra de confirmer l'évolution des tendances observées.

RÉFÉRENCES

- [1] De Cáceres *et al.*, 2019, Trajectory analysis in community ecology. *Ecological Monographs*, 89(2), e01350. <https://doi.org/10.1002/ecm.1350>
- [2] Sturbois *et al.*, 2023, Ecological quality assessment: A framework to report ecosystems quality and their dynamics from reference conditions. *Ecosphere*, 14(12). <https://doi.org/10.1002/ecs2.4726>



Diplôme : Master de Sciences de la Mer et du Littoral

Mention : Expertise et gestion de l'environnement littoral

Année : M1 M2

Enseignant référent : Gauthier Schaal

Auteur(s) : Killian MARCEL

Date de naissance : 20 mai 2002

Nb pages : 81

Annexe(s) : 12

Année de soutenance : 2025

Organisme d'accueil : Laboratoire Environnement
Ressources Bretagne Nord - Ifremer

Adresse : 38 rue du Port Blanc, Dinard

Maître de stage : Alexandre Robert

Titre : Résilience écologique de la macrofaune benthique dans un ancien site d'extraction de granulats marins

Title : Recovery of the macrobenthic fauna in a former marine aggregate extraction site

Résumé (1600 caractères maximum) :

Devant la multiplicité des pressions anthropiques, il devient urgent d'étudier les processus de résilience des écosystèmes perturbés afin de proposer des mesures de gestion adaptées. La présente étude porte sur la résilience d'une ancienne concession d'extraction de granulats marins, intensivement exploitée jusqu'en 2017. Cinq ans après l'arrêt des dragages, les souilles d'extraction (jusqu'à 8 m de profondeur par rapport au niveau moyen du fond marin) sont toujours visibles. Ces dépressions agissent comme des pièges à particules fines qui s'accumulent dans les zones les plus profondes du site. L'habitat, initialement caractérisé par des sables grossiers, est aujourd'hui envasé et ne montre aucun signe de résilience. Les pentes de la souille alternent entre une dominance de sables moyens à grossiers et de graviers, en lien avec des éboulements ponctuels et des phénomènes naturels (tels que le passage de dunes de sable). L'hétérogénéité spatiale des habitats, liée à l'intensité des extractions, se répercute sur la diversité structurelle et fonctionnelle de la macrofaune benthique. Celle-ci diverge spatialement et l'analyse des trajectoires écologiques ne révèle aucun signe de résilience. Le site semble donc avoir atteint un nouvel état écologique et, au regard de l'ampleur des changements d'habitat, il est raisonnable de penser qu'un retour à l'état de référence est désormais impossible. Le suivi prévu en 2027 permettra de confirmer cette hypothèse.

Abstract (maximum 1600 characters):

Faced with the multiple anthropogenic pressures, it has become increasingly urgent to investigate the recovery processes of disturbed marine ecosystems in order to implement appropriate management measures. The present study examines the resilience of a former marine aggregate extraction site that was intensively exploited until 2017. Five years after dredging cessation, extraction pits—up to 8 meters below the average seabed level—remain clearly visible. These depressions act as traps for fine particles, which accumulate in the deepest part of the site. The habitat, originally characterized by coarse sands, is now muddy and shows no signs of recovery. The slopes of the pits alternate between medium to coarse sands and gravels. It experiences episodic avalanche and natural processes such as sand dune migration. The spatial heterogeneity of the habitats, resulting from the intensity of the extraction, affects both the structural and functional diversity of the benthic macrofauna. The latter exhibits spatial divergence, and ecological trajectory analyses reveal no evidence of recovery.

The site may have switch to a new ecological state. Given the extent of habitat alteration, a return to the reference conditions seems unlikely. Monitoring planned for 2027 will help confirm this hypothesis.

Mots-clés : résilience écologique, macrofaune benthique, communautés benthiques, granulats marins, trajectoires écologiques, diversité fonctionnelle

Keywords: ecological recovery, benthic macrofauna, macrofaunal communities, marine aggregates, ecological trajectories, functional diversity