

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**RÔLE DES INSTALLATIONS MYTILICOLES DANS
LA STRUCTURATION SPATIALE DES COMMUNAUTÉS BENTHIQUES;
CAS DES ASSEMBLAGES DE SÉDIMENTS GROSSIERS DE L'EST DE L'ARCHIPEL CHAUSEY (FRANCE)**

Mémoire présenté dans le cadre du
programme de maîtrise en Océanographie
en vue de l'obtention du grade de maître ès Sciences

par

© CINDY GRANT

Août 2010

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

Composition du jury pour l'évaluation du mémoire:

Bruno Myrand (Centre maricole des îles de la Madeleine)	Président du jury
Philippe Archambault (Université du Québec à Rimouski)	Directeur de recherche
Frédéric Olivier (Muséum national d'histoire naturelle de France)	Codirecteur de recherche
Chris McKindsey (Pêches et Océans Canada)	Codirecteur de recherche
Gérard Thouzeau (Université de Bretagne Occidentale)	Examinateur externe

Dépôt initial effectué le 29 avril 2010

Dépôt final effectué le 10 août 2010

REMERCIEMENTS

Je tiens d'abord à remercier mon directeur de recherche, Philippe Archambault. Merci Phil pour ton enthousiasme, ton optimisme, ta bonne humeur, mais surtout ta confiance envers tes étudiants. C'est très motivant et au-delà de la formation scientifique, ces trois dernières années m'ont permis d'acquérir de l'assurance, de prendre conscience de mes forces tout en cernant mieux mes faiblesses et ce, au sein d'une équipe que j'apprécie particulièrement. Merci de m'avoir offert la chance de participer à ce projet et de m'avoir guidée tout au long de sa réalisation.

Je remercie sincèrement mes codirecteurs, Frédéric Olivier et Chris McKinsey. Merci Fred pour ta passion! Tu nous as fait découvrir, à Phil, Chris et moi, un véritable paradis, l'archipel Chausey. Que ce soit sur le terrain ou au laboratoire, ton expertise m'a grandement fait progresser et, malgré la distance géographique, tu as su être présent tout au long de ce projet. Merci Chris de ton soutien, de ta franchise. Tu m'as encouragée à me surpasser, en étant toujours conscient des difficultés à surmonter. En français aussi bien qu'en anglais, tu m'as toujours donné l'heure juste et tes conseils furent grandement appréciés.

Tous les trois, vous avez fait une super équipe de directeurs !

Merci à tous ceux qui sont venus prêter main-forte que se soit sur le terrain ou au labo, en France ou au Québec. Thomas Abiven et Arnaud Guigny, gardes du littoral de Chausey ; Christophe Boinet, Laurent Godet, Julien Guillaudeau et Jézabel Lamoureux qui ont participé aux campagnes de prélèvements ; toute la bande de la station marine de Dinard, maintenant le CRESCO, qui a

coloré mes séjours en territoire français. Merci à Bernard Boucher et Laure de Montety pour leur coup d'œil avisé au bino et leur aide précieuse au labo ; Sylvain Leblanc et Mélanie Simard pour les heures passées à tamiser des sédiments... et toute la bande de l'ISMER avec qui j'ai partagé mon quotidien pendant ces trois années. Je tiens également à remercier Jérôme Fournier et Urs Neumeier pour leur expertise en sédimentologie, de même que tous ceux avec qui j'ai partagé discussions et questionnements de tous genres (quoique scientifiques!) : Gwen, Heike, Annie, Pauline, Mel, Pierre-Marc, Tom... Merci!!

Enfin, un merci tout particulier à tous ceux qui sont présents et partagent ma vie une fois sortit des murs de l'université... mon Amoureux, ma famille, mes amis.

AVANT-PROPOS

Ce projet de maîtrise en océanographie a été réalisé dans le cadre d'un programme de recherche visant à déterminer l'impact des installations mytilicoles sur l'environnement benthique. Plusieurs équipes de recherche ont participé à ce projet dont l'Institut des sciences de la mer de l'Université du Québec à Rimouski, l'Institut Maurice-Lamontagne de Pêches et Océans Canada et la station marine de Dinard du Muséum national d'histoire naturelle de France (équipe 5 de l'UMR 7208 BOREA). De plus, la Section Régionale Conchylicole Normandie-Mer du Nord (France) est étroitement associée au projet et ce, depuis les tous débuts. Ce projet a été rendu possible grâce au soutien financier de nombreuses parties en France :

- l'Agence de l'Eau Seine/Normandie ;
- l'UMR 7208 BOREA (Unité mixte MNHN/CRNS/P6/IRD) ;
- les Fonds Européens de la Pêche, sous le pilotage de la Direction des Pêches Maritimes et de l'Aquaculture (bureau de la Conchyliculture et de l'Environnement Littoral) du Ministère de l'Agriculture et de la Pêche ;
- le Fond National d'Aménagement et de Développement du Territoire ;
- la Direction Régionale de l'Environnement Basse-Normandie.

Merci également au Conservatoire du Littoral ainsi qu'au Syndicat Mixte des espaces littoraux de la Manche pour la mise à disposition des moyens de terrain (gardes du littoral, utilisation de la base nautique et du sémaphore de Chausey).

Je remercie le Réseau Aquaculture Québec pour son soutien financier, lequel m'a permis de réaliser deux stages et de participer à deux congrès internationaux. Les résultats de ces travaux ont ainsi été présentés nationalement et internationalement sous forme d'affiche, de conférences et d'articles scientifiques, mentionnant les partenaires de l'étude.

Affiche

Grant C, Archambault A, McKindsey CW, Olivier F (2008) Does intertidal mussel aquaculture in highly dynamic systems enhance biodiversity? ICES Annual Science Conference, Halifax, Canada, 22-26 septembre.

Présentations orales

Grant C, Archambault A, McKindsey CW, Olivier F (2009) Quand une forêt de moules structure la communauté benthique. Forum québécois en sciences de la mer, Rimouski, Canada, 10-11 novembre. *Prix de la meilleure présentation.*

Grant C, Olivier F, McKindsey CW, Archambault A (2009) Benthic diversity in dynamic systems: what is the influence of mussel aquaculture? European Marine Biology Symposium, Liverpool, Angleterre, 7-11 septembre.

Grant C, Archambault A, McKindsey CW, Olivier F (2008) Rôle des installations mytilicoles sur l'environnement benthique. Réunion annuelle du Réseau Aquaculture Québec, Québec, Canada, 17-18 novembre. *Prix de la meilleure présentation.*

Grant C (2008) Le projet RIMEL. Présentation de l'avancement des travaux au comité de pilotage du projet, Granville, France, 12 juin.

Grant C (2008) Plantons des moules! Colloque de vulgarisation scientifique La biologie dans tous ses états, Rimouski, Canada, 13-14 mars.

Articles

Grant C, Archambault P, Olivier F, McKindsey CW (*en prép.*) Benthic environment in a dynamic intertidal system: what is the influence of mussel aquaculture? Aquaculture and Environment Interactions.

Olivier F, Grant C, San Martin G, Archambault P, McKindsey CW (*en prép.*) Syllidae from the Chausey Archipelago (English Channel, France), with the description of two new species of *Prospshaerosyllis* (Polychaeta : Syllidae : Exogoninae) and several new records. Marine Biodiversity.

Godet L, Le Mao P, Grant C, Olivier F (2010) A commented catalogue of the marine fauna of the Chausey archipelago: historical data from 1828 to 2008. Cahiers de Biologie Marine 51: 147-165.

Ce document est composé de trois chapitres, soient (1) une introduction générale, (2) un chapitre détaillant les résultats obtenus sous forme d'article scientifique rédigé en anglais et enfin, (3) une conclusion générale.

RÉSUMÉ

Les recherches sur les effets environnementaux de la mytiliculture ont à ce jour beaucoup porté sur les processus benthiques liés à une augmentation de la déposition de matière organique. Toutefois, les travaux scientifiques relatifs aux impacts de cet élevage sur les assemblages benthiques restent rares et les résultats présentés souvent contradictoires, car ils sont le reflet de pratiques d'élevage multiples et ce, dans des environnements hydrosédimentaires contrastés. Cette étude a été réalisée dans la zone intertidale de l'archipel Chausey (Golfe Normand-Breton, France), un système très dynamique (marée pouvant atteindre ≈ 14 m) où les installations mytilicoles (bouchots) sont soumises à d'importants courants favorisant la dispersion des biodépôts. L'objectif principal était de déterminer l'influence à petite échelle des installations mytilicoles sur l'environnement benthique (i.e., sédiments et assemblages macrobenthiques). L'hypothèse générale est que la mytiliculture modifie les patrons locaux de biodiversité benthique en modifiant la dynamique hydrosédimentaire.

Au printemps 2007, des échantillons ont été prélevés à six sites, incluant des sites références, afin de déterminer la variabilité spatiale du contenu en matière organique, de la granulométrie des sédiments et des caractéristiques de la communauté benthique. Les échantillons ont été prélevés selon l'orientation par rapport aux courants principaux (amont et aval) et à quatre distances des installations mytilicoles (0, 1, 5 et 12,5 m). L'influence de la mytiliculture sur l'environnement benthique varie selon la localisation de la ferme ainsi qu'à l'intérieur d'une même ferme ; les effets de ces installations sont limités à quelques mètres au pied des bouchots et ce, pour la granulométrie des sédiments et pour la structure des assemblages benthiques. Ces structures physiques semblent modifier le patron naturel d'écoulement du flot dans la ferme mytilicole, engendrant une augmentation de la turbulence à proximité des bouchots. Conséquemment, l'hétérogénéité des assemblages benthiques augmente au pied des installations mytilicoles et des changements de dominance d'espèces sont observés.

À l'échelle régionale de l'archipel, l'impact de la mytiliculture devient non négligeable en termes de surfaces perturbées puisque les résultats montrent clairement des différences entre les sites mytilicoles et les sites références. Ces deux échelles doivent donc être considérées dans une optique de gestion durable de la ressource. Les résultats de cette étude représentent une importante base de données pour les futures activités de conservation aussi bien que pour les activités aquacoles à Chausey, mais aussi plus généralement pour la mytiliculture en zone intertidale dans des systèmes dynamiques.

Mots clés : Mytiliculture, communauté benthique, sédiment grossier, archipel Chausey

ABSTRACT

Research on the environmental effects of mussel culture has mainly focused on benthic processes linked to increases in organic matter deposition. However, these studies differ greatly in their findings, in part because they have been done in contrasting hydrosedimentary environments, with few having considered the extreme end of this spectrum. The present study was conducted in the intertidal zone of the Chausey Archipelago (Normand-Breton Gulf, France), a highly dynamic system (tidal amplitude ≈ 14 m) where mussel aquaculture structures (*bouchots*) are subjected to strong currents favouring the dispersion of biodeposits. The main objective of this study was to determine the small-scale influence of mussel farming on the surrounding benthic environment (i.e., sediments and macrobenthic assemblages). The general hypothesis is that mussel farming modifies the small-scale spatial patterns of biodiversity by modifying hydrosedimentary dynamics.

In spring 2007, sampling was done at six sites, three with mussel farms and three reference sites, to determine the spatial variability of organic matter content, sediment grain size, and benthic infaunal community characteristics. Samples were collected perpendicular to the main current regime (upstream and downstream) and at four distances from the mussel culture structures (0, 1, 5 and 12.5 m). The influence of mussel aquaculture on the benthic environment varied among mussel farm locations and within farm sites; this influence was limited to a few meters around the *bouchots* and were apparent for both sediment grain size distribution and macrobenthic community structure. The physical structure of the *bouchots* in mussel aquaculture installations modifies the natural flow pattern within mussel sites and increases turbulence around *bouchots*. Consequently, the heterogeneity of benthic macrofauna community structure increases close to *bouchots* and modifies species dominances.

At the regional scale of the archipelago, the mussel aquaculture impact is not negligible because results clearly showed difference between mussel sites and reference sites. These two scales should be taken into account for sustainable resource management. Results of this study represent an important baseline for the future marine conservation management activities as well as aquaculture activities for the Chausey Archipelago, but also for intertidal mussel aquaculture in highly dynamic systems in general.

Keywords : Mussel aquaculture, benthic community, coarse sediment, Chausey Archipelago

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	vii
AVANT-PROPOS.....	xi
RÉSUMÉ.....	xvii
ABSTRACT.....	xix
TABLE DES MATIÈRES.....	xxi
LISTE DES TABLEAUX.....	xxv
LISTE DES FIGURES.....	xxix
LISTE DES ANNEXES.....	xxxiii
CHAPITRE 1. INTRODUCTION GÉNÉRALE	
1.1 Le contexte de l'étude.....	1
1.2 Le contexte de gestion de l'étude.....	7
1.3 Le projet RIMEL.....	9
1.4 Site d'étude : l'archipel Chausey.....	11
1.5 Objectifs et hypothèses.....	13
CHAPITRE 2. BENTHIC ENVIRONMENT IN A DYNAMIC INTERTIDAL SYSTEM: WHAT IS THE INFLUENCE OF MUSSEL AQUACULTURE?	
2.1 Introduction.....	15
2.2 Material and Methods.....	19
2.2.1 Study site.....	19
2.2.2 Field sampling and laboratory methods.....	21

2.2.3 Statistical methods.....	25
2.3 Results.....	28
2.3.1 Sediment characterization.....	28
2.3.2 Univariate characterization of the benthic community.....	35
2.3.3 Multivariate characterization of the benthic community.....	45
2.3.4 Sediment grain size and benthic assemblage correlation.....	49
2.4 Discussion.....	54
2.4.1 Sediment properties.....	54
2.4.2 Macrobenthic community.....	57
2.4.3 Ecological indicators.....	58
2.4.4 Sediment and macrofauna relationship.....	60
2.5 Conclusion.....	61
CHAPITRE 3. CONCLUSION GÉNÉRALE	
3.1 Un effet à petite échelle.....	63
3.2 De Chausey au Golfe Normand-Breton.....	65
3.3 Des indices adaptés.....	66
3.4 Des cultures diversifiées.....	68
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	71
RÉFÉRENCES TAXONOMIQUES.....	85
ANNEXES.....	89

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1.	Results of four-way partly-nested ANOVAs testing the effect of <i>Treatment</i> (T), <i>Site</i> (S) nested within <i>Treatment</i> , <i>Orientation</i> (O), <i>Distance</i> (D) and their interactions on sediment organic content, mean grain size, sorting and skewness. Statistically significant values are highlighted in bold.	30
Tableau 2.	Results of permutational multivariate ANOVA testing the effect of <i>Treatment</i> (T), <i>Site</i> (S) nested within <i>Treatment</i> , <i>Orientation</i> (O), <i>Distance</i> (D) and their interactions on the sediment grain size distribution based on the Euclidean distance matrix. The sediment grain size distribution was calculated on untransformed data. Statistically significant values are highlighted in bold.	33
Tableau 3.	Results of four-way partly-nested ANOVAs testing the effect of <i>Treatment</i> (T), <i>Site</i> (S) nested within <i>Treatment</i> , <i>Orientation</i> (O), <i>Distance</i> (D) and their interactions on the abundances of the polychaetes <i>Salvatoria swedmarki</i> , <i>Sphaerosyllis bulbosa</i> , <i>Sphaerosyllis taylori</i> , <i>Syllis gaciai</i> and the bivalve <i>Goodallia triangularis</i> . All data were $\log_{10}(x + 1)$ transformed prior to analysis. Statistically significant values are highlighted in bold. When convenient, pooling procedures were applied according to Underwood (1997).	37
Tableau 4.	Results of four-way partly-nested ANOVAs testing the effect of <i>Treatment</i> (T), <i>Site</i> (S) nested within <i>Treatment</i> , <i>Orientation</i> (O), <i>Distance</i> (D) and their interactions on the abundance (N), number of taxa (S), evenness (J'), diversity (H'), average taxonomic distinctness (Δ^*) and variation in taxonomic distinctness (Λ^*). Statistically significant values are highlighted in bold. When convenient, pooling procedures were applied according to Underwood (1997).	41
Tableau 5.	Marine biotic index (AMBI coefficients, mean \pm SD, n = 24 and the Biotic Index - BI) for mussel and reference sites (S) and distances (D: 0, 1, 5 and 12.5 m). Taxa were classified into ecological groups: I, sensitive to pollution; II, indifferent to pollution; III, tolerant to organic matter; IV, opportunistic of second order; V, opportunistic of first order. NA (%) = percentage of organisms that were not classified to an ecological group.	44

Tableau 6.	Results of permutational multivariate ANOVA testing the effect of <i>Treatment</i> (T), <i>Site</i> (S) nested within <i>Treatment</i> , <i>Orientation</i> (O), <i>Distance</i> (D) and their interactions on the benthic assemblage based on the Bray-Curtis dissimilarity matrix. The species assemblage was calculated on untransformed data and on presence/absence transformed data. Statistically significant values are highlighted in bold.	46
Tableau 7.	Species-specific contribution to total dissimilarity (%), raw abundance data of benthic community among distances in mussel sites.	48
Tableau 8.	Results for canonical correspondence analysis (CCA) including the Monte Carlo permutation test of macrofauna species abundance and corresponding sediment grain size classes. The conditional effect summary is included.	51
Tableau 9.	Correlation between constant taxa (frequency \geq 50%) and significant sediment grain sizes (μm). Strongest correlations are indicated in bold.	53

LISTE DES FIGURES

Figure 1.	Succession de communautés benthiques suivant un gradient d'enrichissement organique, incluant le changement en diversité (—), biomasse (—) et abondance (—). Figure adaptée de Pearson & Rosenberg (1978).	3
Figure 2.	Location of the Chausey Archipelago, France (adapted from Godet 2008).	20
Figure 3.	Location of the mussel farm in the eastern part of the Chausey Archipelago, France. Sampling sites are indicated for mussel farm sites (● M1, M2, M3) and reference sites (○ R1, R2, R3).	23
Figure 4.	Sampling design used at both mussel and reference sites. Black circles represent the mussel aquaculture structures (<i>bouchots</i>). For each sample site (dotted line), samples were taken both along transects (gray lines) at 4 distances (0, 1, 5 and 12.5 m) upstream and downstream and parallel to paired <i>bouchot</i> lines (black circles). At each distance, samples were taken at four randomly chosen positions (red stars, $N_{total} = 192$). At reference sites, PVC stakes were used to represent <i>bouchots</i> . Number of black circles on this figure is lower than in reality.	24
Figure 5.	Frequency grain size distribution (%) for sediments collected in mussel sites (M1, M2, M3) and reference sites (R1, R2, R3), at four distances from the <i>bouchots</i> (0, 1, 5, 12.5 m), upstream and downstream. Gray lines represent 1000 µm particles (coarse sand) as a reference.	31
Figure 6.	Mean grain size (µm), sorting and skewness at four distances (0, 1, 5 and 12.5 m) and two orientations (upstream and downstream) from the mussel (○ M1, ▼ M2, ● M3) and the reference sites (○ R1, ▼ R2, ● R3). Gray dotted lines correspond to the <i>bouchot</i> lines. Classifications of mean (coarse sand, very coarse sand), sorting (moderately sorted, poorly sorted) and skewness (fine skewed, symmetrical, coarse skewed) were made according to Blott & Pye (2001).	32
Figure 7.	Non-metric multidimensional scaling (nMDS) ordination based on the Euclidean distance matrix calculated on untransformed data for sediment grain size assemblages collected in mussel sites and reference sites, at four distances from the mussel aquaculture structures. Gray triangles represent samples from 0 m in the mussel sites, which differed significantly from the 5 and the 12.5 m distance (see Table 2).	34

XXX

- Figure 8.** Abundance (%) and taxa composition (%) from the mussel and reference sites. *Others* includes the groups Anthozoa, Arachnida, Ascidiacea, Asterozoa, Cephalochordata, Foraminifera, Gastropoda, Holothuroidea, Nematoda, Nemertina, Oligochaeta, Platyhelminthes, Polyplacophora and Sipunculidea. 36
- Figure 9.** Abundance ($\text{ind} \cdot \text{m}^{-2}$, mean \pm SE, n = 24) of constant taxa collected in mussel and reference sites, at four distances from the mussel aquaculture structures (white = 0 m, gray = 1 m, dark gray = 5 m and black = 12.5 m). Different letters indicate significant differences for the interaction T \times D (see Table 3). 39
- Figure 10.** Macrofauna characteristics in mussel and reference sites and at four distances from the *bouchot* lines (white = 0 m, gray = 1 m, dark gray = 5 m and black = 12.5 m). Different letters indicate significant differences for the interaction T \times D (see Table 4). 43
- Figure 11.** Non-metric multidimensional scaling (nMDS) ordination based on the Bray-Curtis dissimilarity matrix calculated on untransformed data for benthic samples collected at mussel sites and reference sites, at four distances from the mussel aquaculture structures. Gray triangles represent samples collected at 0 m in the mussel treatment, which differed significantly from the 5 and the 12.5 m distance (see Table 6). 47
- Figure 12.** Canonical correspondence analysis (CCA) biplot of benthic macrofauna at six sampling sites, with corresponding sediment grain size. CCA calculated for untransformed abundance data and matrix of 11 significant ($p < 0.01$ see Table 8) sediment grain sizes tested (arrows, with size in μm).
Sites: Δ M1, \circledast M2, \times M3, ∇ R1, \circ R2, \square R3. 52

LISTE DES ANNEXES

- | | | |
|------------------|---|----|
| Annexe 1. | Liste des taxons identifiés dans le cadre de la campagne de prélèvement 2007, dans l'est de l'archipel Chausey (France) et leur coefficient de fréquence (CF) respectif : - 1 - constants ($\geq 50\%$), - 2 - communs (11 à 49%) et - 3 - rares ($\leq 10\%$). Tous les taxons ont été validés dans Worms (Appeltans et al. 2010), excepté ceux marqués d'une *. | 89 |
| Annexe 2. | Abondance ($\text{ind} \cdot \text{m}^{-2}$, moyenne \pm SE, n = 24) des taxons constants et des taxons communs récoltés dans les sites bouchot et référence et à quatre distances des structures mytilicoles (0, 1, 5 et 12,5 m). | 97 |

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 Contexte de l'étude

Il va sans dire que les stocks de pêche actuels s'épuisent ; malgré cela, la consommation des produits de la mer ne cesse d'augmenter. Pour répondre à la demande, il y a, ces dernières décennies, une expansion rapide des activités aquacoles en régions côtières marines. Les produits de l'aquaculture représentent à ce jour près de 29% de l'industrie agroalimentaire dans le monde, fournissant 50% des poissons consommés par la population humaine (FAO 2007). Ces activités ont depuis suscité un vif intérêt de la communauté scientifique à travers le monde, intérêt qui se traduit par la mise en évidence d'un large éventail d'impacts de l'aquaculture sur le milieu (Black 2001, Wildish et al. 2003, Hargrave 2005). Plusieurs auteurs ont mis l'emphase sur les effets en cascade d'un enrichissement organique sur l'écosystème; ils ont ainsi montré, en autre, que l'augmentation de la déposition de matière organique engendrée par la culture de poissons et/ou de bivalves influence la structure des assemblages d'invertébrés benthiques (Chamberlain et al. 2001, Christensen et al. 2003, Callier et al. 2007).

Contrairement à la culture de poissons, la culture de bivalves (conchyliculture) ne requiert pas l'ajout de nourriture pour la croissance des organismes et semble donc, *a priori*, moins nocive pour l'environnement (Shumway et al. 2003, Newell 2004). De plus, la conchyliculture demande un faible investissement financier, rendant les bénéfices d'autant plus intéressants; cette réalité

économique a contribué à l'accélération rapide de l'expansion de cette industrie (Kaiser et al. 1998). Toutefois, les cultures de bivalves peuvent être extensives, s'étendant sur plusieurs kilomètres carrés. De plus, l'introduction d'importantes densités de bivalves dans un milieu donné peut entraîner des changements significatifs au sein du réseau trophique. Par exemple, par leur activité de filtration, les moules en culture peuvent entraîner, au sein de la colonne d'eau, une déplétion du phytoplancton, du zooplancton de même que du seston (Dame 1996, Lehane & Daverport 2004, 2006). De plus, la production de biodépôts (fèces et de pseudofèces) par les moules et l'introduction de débris de coquilles s'accumulant au fond, peuvent engendrer des modifications des caractéristiques physico-chimiques du sédiment et avoir des conséquences sur la faune benthique (Callier et al. 2007).

Les effets de la conchyliculture sont parfois difficiles à détecter puisqu'ils peuvent être diffus et étendus spatialement (Cranford et al. 2003). L'étude de la structure des assemblages d'invertébrés benthiques est une approche commune permettant d'évaluer les impacts environnementaux (Pearson & Rosenberg 1978, Clarke & Warwick 1994), tels les impacts liés à une production aquacole. En effet, les peuplements benthiques, de par la sédentarité des organismes qui le composent, sont considérés comme de bons indicateurs de l'état d'un milieu (Pearson & Rosenberg 1978, Gray 1979, Hily 1984, Rosenberg et al. 2004). Ils permettent de rendre compte de la qualité de l'eau et du sédiment ambiant et le cycle de vie relativement long des espèces benthiques permet de considérer les effets temporels des perturbations. Enfin, il existe une grande diversité de la sensibilité des espèces benthiques et conséquemment de leur réponse à une perturbation qu'elle soit de nature anthropique ou naturelle (Pearson & Rosenberg 1978, Gray et al. 1988, Dauer 1993).

Pearson & Rosenberg (1978) ont ainsi montré qu'une succession de communautés benthiques est généralement observée le long d'un gradient d'enrichissement organique : en conditions dites normales (stade 3), la communauté est typiquement diversifiée, de biomasse importante et d'abondance modérée (Figure 1).

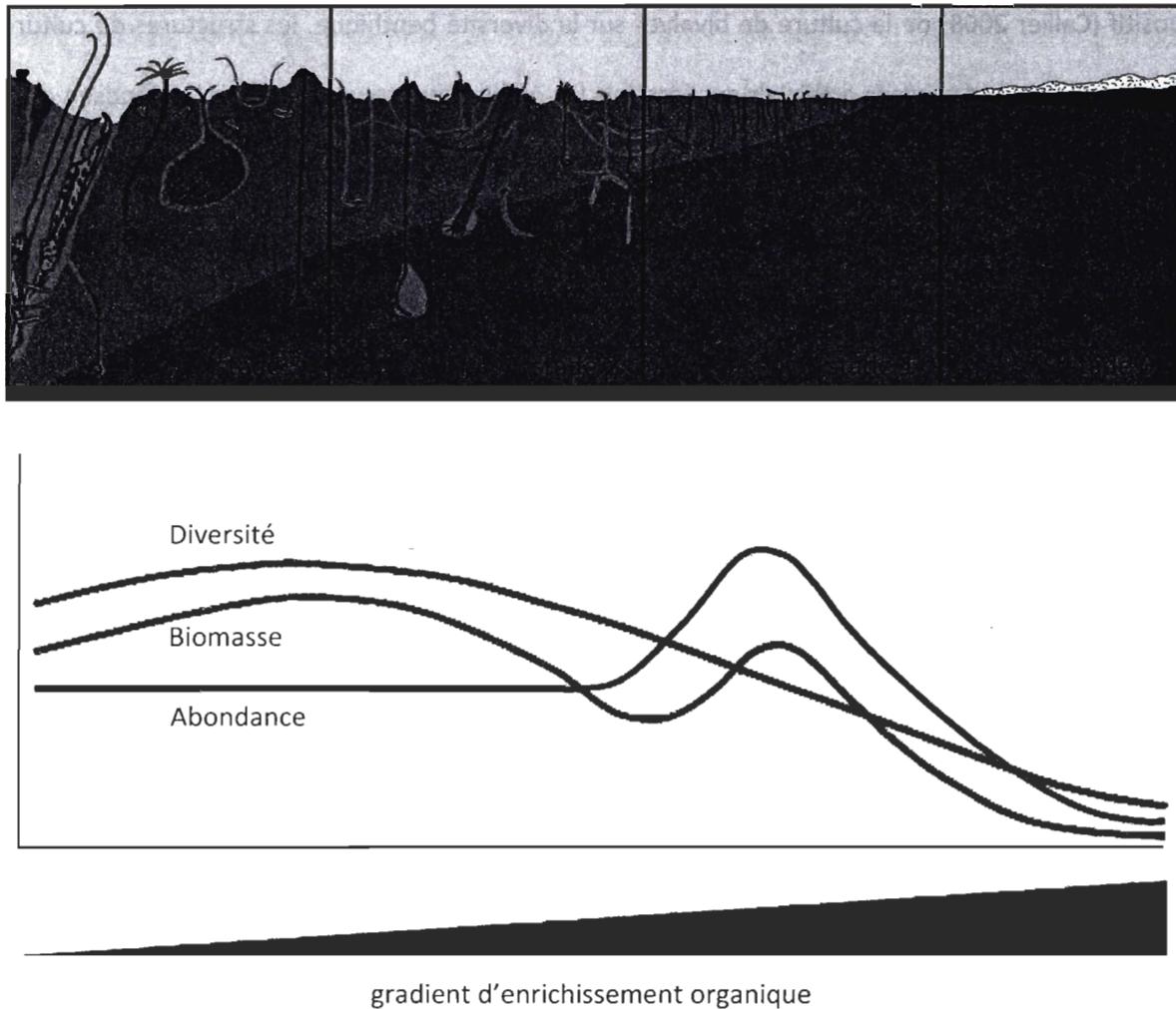


Figure 1. Succession de communautés benthiques suivant un gradient d'enrichissement organique, incluant le changement en diversité (—), biomasse (—) et abondance (—). Figure adaptée de Pearson & Rosenberg (1978).

Selon ce modèle, une augmentation de la concentration en matière organique est suivie d'une diminution de la diversité et de la biomasse, en faveur de fortes abondances d'espèces dites opportunistes, comme certaines familles de polychètes (Capitellidae). Plusieurs études ont confirmé ce modèle, rapportant une diminution de la diversité d'organismes benthiques en réponse à un enrichissement organique (Chamberlain et al. 2001, Callier et al. 2007). À l'inverse, d'autres études ont montré un effet neutre (Crawford et al. 2003, Danovaro et al. 2004) ou encore positif (Callier 2008) de la culture de bivalves sur la diversité benthique, les structures de culture agissant comme des récifs artificiels sur lesquels les épibiontes peuvent se fixer (McKindsey et al 2006). Bien que proposant des conclusions différentes, les nombreuses études faites sur des habitats de sédiments fins démontrent clairement une modification des assemblages benthiques lorsqu'ils sont soumis à une augmentation de la déposition liée aux activités aquacoles.

Le modèle de Pearson & Rosenberg (1978) semble donc valable pour un environnement de sédiments fins, relativement riche en matière organique et soumis à un faible hydrodynamisme. Qu'en est-il des zones naturellement pauvres en matière organique comme, par exemple, les milieux côtiers soumis à un fort hydrodynamisme? Dans un tel cas, il faudrait aborder différemment le précédent modèle puisque le milieu, appauvri en matière organique, pourrait gagner en diversité suite à un enrichissement organique, atteignant alors la condition normale du modèle de Pearson & Rosenberg (1978). Ainsi, sous certaines conditions, les biodépôts produits par une ferme conchylicole pourraient être une source de matière organique favorable au développement de la biodiversité benthique qui implique un piégeage, temporaire ou permanent, des biodépôts dans le sédiment, plutôt qu'un lessivage par les courants.

La structure des communautés benthiques de sédiments meubles et l'environnement sédimentaire sont fortement associés et cette relation est relativement bien connue (Gray 1974). Selon Grebmeier et al. (1988, 1989), la taille des particules sédimentaires est le principal facteur structurant la biodiversité, incluant la dominance des espèces alors que le carbone organique disponible dans le milieu, source de nourriture, oriente plutôt la biomasse. En général, les habitats de sédiments grossiers de la zone intertidale sont colonisés principalement par des espèces tolérantes à la mobilité du substrat (Gray & Elliott 2009). Ces sédiments grossiers possèdent une capacité de drainage élevée (forte circulation d'eau interstitielle) et retiennent peu d'eau et de matière organique, contrairement aux sédiments fins, telles les vases. Alors que les sédiments fins riches en matière organique sont dominés par des organismes fouisseurs dépositaires, les assemblages benthiques associés aux sédiments grossiers sont composés d'organismes plus mobiles et suspensivores (Martin et al. 2005). En ce sens, la granulométrie des sédiments peut être un indicateur indirect de transport sédimentaire ou de zones de sédimentation, tous deux influençant les communautés benthiques en place (Grebmeier et al. 2006). La plupart des parcs mytilicoles sont installés au sein de zones caractérisées par un hydrodynamisme peu intense (baies abritées, lagunes) où les sédiments fins plus ou moins envasés prédominent. Les études portant sur les impacts de la mytiliculture sur la macrofaune benthique des sédiments grossiers sont beaucoup plus rares.

De plus, la présence même d'une structure physique dans le l'environnement marin, telles les bouchots nécessaires à la culture des moules, engendre l'érosion des sédiments à la base de cette structure. Ce phénomène, résultant de l'action combinée des vagues et des courants tidaux, porte le nom d'affouillement (Whitehouse 1998). Plus spécifiquement, lorsqu'un écoulement à

l'interface eau-sédiment approché d'une structure cylindrique verticale, il y a formation d'un gradient de pression en amont de la structure et la différence de pression dans la colonne d'eau crée alors un courant descendant sur la face amont de cette structure. Ces modifications du patron d'écoulement naturel de l'eau résulteront, selon Sumer et al. (2001), en différents phénomènes: il y aura d'abord contraction du flot puis formation d'un vortex devant la structure et de remous derrière celle-ci, le tout générant de la turbulence. Il y aura également réflexion et diffraction des vagues et la création de rapides conditions de liquéfaction des sédiments pouvant conduire à l'exportation de matériel sédimentaire par les courants. Ces changements causent habituellement une augmentation de la capacité locale de transport des sédiments et, éventuellement, l'affouillement.

Les effets de la mytiliculture sur l'environnement benthique sont donc sous la double dépendance des caractéristiques environnementales du site (hydrodynamisme, topographie, adsorption des sédiments, etc., Sarà et al. 2006) et des structures et méthodes de culture (densité, type d'installation, pratiques, etc., Miron et al. 2005). L'hydrodynamisme est considéré comme étant un facteur important déterminant la distribution spatiale des types de sédiments et, conséquemment les organismes benthiques associés (Nowell 1983, Jumars & Nowell 1984, Miller & Sternberg 1988). En effet, l'enrichissement organique sera d'autant plus important si le site est naturellement une zone de sédimentation fine et si l'hydrodynamisme local est faible, limitant la dispersion des biodépôts (Chamberlain et al. 2001, Hartstein & Rowden 2004). À l'inverse, dans un site doté d'un fort potentiel de dispersion, tels les systèmes intertidaux de la Manche Occidentale en France, la distribution spatiale des communautés benthiques est largement déterminée par la durée d'émergence et la dynamique hydrosédimentaire (Trigui 2009). Ainsi, les biodépôts produits

par les bivalves d'un site aquacole soumis à de forts courants et exposé aux houles dominantes auront tendance à être dispersés de sorte que l'influence sur les communautés benthiques devrait diminuer en raison de leur faible piégeage local.

1.2 Contexte de gestion de l'étude

Depuis toujours, les hommes ont exploité et modelé les paysages littoraux notamment par leurs activités de pêche et d'élevage. Toutefois, cette pression toujours croissante sur les communautés naturelles induit désormais des problèmes de conservation et de gestion des habitats littoraux dont certains présentent des intérêts patrimoniaux directs et indirects (Godet 2008). Il convient donc d'estimer, dans une optique de développement durable, les parts relatives des contraintes environnementales et anthropiques sur la structuration des habitats intertidaux. C'est dans ce contexte qu'en 2000, la Directive Cadre sur l'eau (DCE) a vu le jour en Europe, obligeant les états membres, telle la France, à atteindre des objectifs communs en termes de préservation et de restauration de l'état des eaux douces continentales et des eaux côtières (Andersen & Conley 2009). Conséquemment, de nombreux programmes de recherche tentent désormais d'évaluer l'impact anthropique d'activités socio-économiques liées aux habitats côtiers afin de procurer les connaissances indispensables à la mise en place de mesures de gestion durable (par exemple, le programme PNEC 'Baie du Mont Saint-Michel' 2002-2006, en France).

Plusieurs indicateurs biologiques ont ainsi été développés afin de répondre aux attentes de la DCE. Ces indices permettent d'établir le statut de qualité écologique des environnements marins et d'évaluer la condition des communautés et la réponse de celles-ci à d'éventuelles

perturbations. Certains indices univariés analysent la qualité écologique en comparant, suivant la logique du modèle de Pearson & Rosenberg (1978) la proportion d'espèces dites tolérantes aux espèces dites représentatives d'un milieu non pollué. Notons parmi ces indices univariés le Benthic Index (BI, Grall & Glémarec 1997, le AZTI Marine Biotic Index (AMBI, Borja et al. 2000), le BENTIX (Simboura & Zenetos 2002), le Benthic Quality Index (BIQ, Rosenberg et al. 2004) et le Benthic Opportunistic Polychaetes Amphipods Index (BOPA, Dauvin & Ruellet 2007). Des indices biologiques multivariés ont également été proposés tels le Ecological Quality Ratio (EQR, Quintino et al. 2006) et le AMBI multivarié (M-AMBI, Muxika et al. 2007). Ces indices multimétriques intègrent aux classifications de sensibilité des espèces d'autres paramètres structurant la communauté tels que l'abondance, la richesse spécifique ou des indices de diversité.

Cependant, malgré une rapide prolifération de ce type d'indices, leur validité demeure parfois discutable et ce, particulièrement dans certains environnements (Dauvin 2007). D'une part, la majorité des indices proposés pour l'évaluation des communautés benthiques a été développé en domaine subtidal (Simboura & Zenetos 2002, Rosenberg et al. 2004), laissant de côté le domaine intertidal, où de nombreuses contraintes naturelles structurent les communautés benthiques. D'autre part, très peu d'indices ont été spécifiquement développés pour les systèmes soumis à des activités de nature anthropique (Dauvin & Ruellet 2009). Certains indices ne parviennent ainsi pas à discriminer ces perturbations anthropiques dans des zones de transition. L'utilisation combinée de plusieurs indices semble être une approche judicieuse pour la caractérisation des assemblages benthiques. Il importe toutefois de tenir compte des limitations de ces indices lors de l'interprétation des résultats, spécialement dans un milieu intertidal où se déroulent des activités conchyliologiques.

1.3 Le projet RIMEL

Outre le tourisme et la pêche à pied, l'une des principales contraintes anthropiques qui s'exercent sur les espaces littoraux est la culture de bivalves, tels que les huîtres (ostréiculture), les palourdes japonaises (vénériculture) et/ou les moules (mytiliculture). En France, l'essentiel de la mytiliculture se concentre dans le Golfe Normand-Breton, en baie du Mont Saint-Michel (13 000 tonnes) et sur l'archipel Chausey (2000 tonnes) (Godet 2008). Bien qu'elle soit bien implantée sur le littoral français et que des extensions ou transferts de concessions se développent, les travaux scientifiques relatifs aux impacts de cet élevage sur les assemblages benthiques et l'environnement restent rares. De plus, les résultats présentés sont souvent contradictoires, car ils sont le reflet de pratiques d'élevage multiples sur sol (Dankers & Zuidema 1995, Beadman et al. 2004), filières (Grant et al. 1995, Callier et al. 2008) ou bouchots (Nikodic 1981, Sornin 1981) et ce, dans des environnements hydrosédimentaires contrastés (Hartstein & Rowden 2004).

Les résultats issus de la thèse de Trigui (2009) ont permis d'estimer à l'échelle de la Baie du Mont Saint-Michel l'impact relatif des facteurs environnementaux et anthropiques sur la structure d'assemblages benthiques correspondant à des sédiments envasés, des sables fins envasés et des sables propres mobiles. Toutefois, la stratégie d'échantillonnage employée ne permet pas de juger des effets locaux découlant des modifications de l'environnement hydrosédimentaire induits par la présence de bouchots en couche limite de fond (Sornin 1981, SEAMER 2000). Le projet RIMEL a ainsi été mis sur pied afin de mettre en lumière le Rôle des Installations Mytilicoles sur l'Environnement Littoral.

La présente étude constitue une collaboration franco-qubécoise et s'insère dans le projet RIMEL. L'objectif général est de juger des effets locaux découlant des modifications de l'environnement hydrosédimentaire induites par la présence d'installations mytilicoles à l'interface eau-sédiment, au sein de la couche limite benthique, sur un habitat original et prépondérant d'un site à haute valeur patrimoniale, soit l'archipel des îles Chausey (région Basse-Normandie, France). Spécifiquement, le projet RIMEL vise à déterminer l'influence à petite échelle des installations mytilicoles sur l'environnement benthique d'un habitat intertidal de sédiments grossiers soumis à un fort hydrodynamisme et ce, pour répondre aux trois questions suivantes :

- (1) Les gradients granulométriques et de matière organique ainsi que la dynamique sédimentaire sont-ils modifiés par la présence des bouchots ?
- (2) La biodiversité et les assemblages benthiques diffèrent-ils selon l'éloignement des bouchots et sont-ils fonction de leur orientation par rapport aux courants et houles principaux ?
- (3) Les sources d'alimentation des espèces benthiques dominantes changent-elles dans les concessions mytilicoles comparativement à des zones références ?

Un tel projet permettra d'estimer l'influence des activités mytilicoles sur l'écosystème benthique de l'est de l'archipel Chausey et à terme, de proposer des éléments de gestion à l'échelle du site. De plus, les travaux de Trigui (2009) ayant récemment confirmé une relative homogénéité de la composition faunistique des peuplements benthiques de sédiments grossiers dans le golfe Normand-Breton, le protocole d'évaluation des impacts de l'activité mytilicole qui sera mis au point à Chausey devrait, après publication, pouvoir être transposé sur les habitats

intertidaux de sédiments grossiers de l'ensemble du littoral normand, voire de la façade maritime Manche/Mer du Nord.

1.4 Site d'étude : l'archipel Chausey

Le site d'étude du projet RIMEL est l'archipel des îles Chausey. Depuis bientôt deux siècles, Chausey est le siège de nombreuses études naturalistes. À cet égard, nous avons récemment contribué à l'inventaire des invertébrés marins de l'archipel (Godet et al. 2010). Cet inventaire a été fait à partir de données historiques allant de 1828 à 2008, dont les données issues de ce mémoire.

Plus largement, le Golfe Normand-Breton, situé en Manche Occidentale (France), est caractérisé par de faibles profondeurs (60 m maximum) où le rôle des courants de marée est prépondérant. En effet, l'onde de marée provenant de l'océan Atlantique se propage de l'ouest vers l'est et s'amplifie graduellement lors de sa progression sur le plateau continental. À cette augmentation progressive de l'amplitude de marée s'ajoute la force de Coriolis, laquelle renforce l'onde sur les côtes françaises (Cabioch 1968). Au fond de ce golfe, l'archipel Chausey et la baie du Mont Saint-Michel sont soumis à un régime mégatidal dont l'amplitude de marée peut atteindre respectivement 14 et 15,5 m en période de vives-eaux printanières. Seuls quelques sites sur la planète possèdent des marnages supérieurs, dont la baie de Fundy (16 m) et la baie d'Ungava (16 m) au Canada (Thurston 1990).

Composé d'environ 50 à 350 îles et îlots granitiques (marée haute vs marée basse), les îles Chausey, d'une superficie de 5100 ha, constituent le plus vaste archipel d'Europe. Sa complexité combinée au fort hydrodynamisme du golfe génère une mosaïque particulièrement fragmentée d'habitats benthiques. Le domaine intertidal de Chausey s'étend sur 1995 ha, incluant 1388 ha de substrat meuble ; il s'agit du seul archipel de la planète situé en régime de marée mégatidal possédant un aussi vaste domaine intertidal (Godet 2008). Cette prépondérance des substrats meubles est propice à la culture de bivalves tels les moules (*Mytilus edulis*), les huîtres creuses (*Crassostrea gigas*) et les palourdes japonaises (*Ruditapes philippinarum*). L'archipel est donc une mosaïque riche et complexe d'habitats naturels, mais il constitue également un carrefour d'activités humaines.

Avec quelque 2000 tonnes de moules produites annuellement (en 2002), la mytiliculture est la plus productive des entreprises aquacoles à Chausey. Les installations mytilicoles (bouchots à moules) sont essentiellement concentrées dans la portion est de l'archipel, où l'habitat de sédiments grossiers à *Glycymeris glycymeris* domine. Cet habitat, décrit par Godet (2008), couvre près du quart du domaine intertidal de substrat meuble de Chausey soit près de 350 ha. Ces estrans meubles sont caractérisés par une grande hétérogénéité sédimentaire et ils se situent à des niveaux bathymétriques généralement bas, soit principalement sous les basses mers de vive-eau moyenne. Les parcs mytilicoles se développent à Chausey depuis 1965, s'étendant aujourd'hui sur une superficie de 70 ha (Godet 2008).

Chausey possède une valeur patrimoniale importante et est protégé par des mesures de conservation. En 2004, l'archipel est officiellement devenu un site d'importance communautaire

au titre de la directive habitats. Aussi, l'archipel Chausey est une aire marine protégée puisqu'il s'agit d'un site du réseau Natura 2000, réseau européen dont le principal objectif est de préserver la diversité biologique tout en valorisant le patrimoine naturel (www.natura2000.fr). Cette aire marine protégée est également intégrée au projet de parc marin naturel du Golfe Normand-Breton. Enfin, Chausey est un site pilote du Conservatoire du Littoral pour la gestion du Domaine Public Maritime en France. Toutes ces mesures de conservation ainsi que la concentration d'activités humaines (telles les différentes activités conchyliologiques) font de Chausey un modèle d'étude intéressant pouvant être transposé à de nombreux autres habitats des côtes de la Manche.

1.5 Objectifs et hypothèses

La présente étude développe les axes 1 et 2 du projet RIMEL. Le premier objectif est de déterminer le rôle, à petite échelle, des bouchots sur les patrons de distribution des sédiments superficiels. Cet objectif vise à évaluer le degré d'hétérogénéité sédimentaire en termes de granulométrie et d'enrichissement organique et ce, pour des sites avec et sans bouchot, selon l'orientation des courants dominants et en fonction de la distance par rapport aux bouchots. Une approche univariée utilisant des indices sédimentaires tels que la taille moyenne des particules, le classement (*sorting*) et la dissymétrie (*skewness*) sera complétée par une approche multivariée traitant la distribution de tailles des particules. L'hypothèse est que la présence des bouchots entraîne une diminution générale de la vitesse du courant dans les parcs mytilicoles, augmentant les taux de sédimentation ce qui se traduit par un affinement des sédiments suivant un gradient selon la distance par rapport aux bouchots et une augmentation de la concentration en matière

organique dans les sédiments. Cependant, à plus fine échelle, la présence des bouchots devrait entraîner une augmentation locale de la vitesse d'écoulement du flot (plus de turbulence) et conséquemment, les sédiments au pied des structures de culture devraient être plus grossiers (SEAMER 2000).

Le second objectif vise à déterminer le rôle, à petite échelle, des bouchots dans la structuration spatiale des communautés benthiques. La structure des assemblages benthiques sera détaillée à l'aide d'indices écologiques univariées soient l'abondance, le nombre d'espèces, l'indice d'équitabilité de Pielou (J'), l'indice de diversité de Shannon-Wiener (H'), l'indice de la distinction taxonomique moyenne (Δ^+), la variation de la distinction taxonomique (Λ^+) ainsi que l'indice AMBI (AZTI Marine Biotic Index, Borja et al. 2000) et ce, pour des peuplements benthiques soumis ou non à l'influence spatiale des bouchots (orientation par rapport aux courants principaux et distance des bouchots). La structure des assemblages benthiques sera également analysée à l'aide d'analyses multivariées. Il est prévu qu'un milieu de nature hétérogène sera favorable à la biodiversité benthique. En ce sens, la complexification engendrée par la présence des bouchots entraînera, à petite échelle, une interaction positive entre le traitement (bouchot *versus* référence) et la distance par rapport aux bouchots; dans les sites avec bouchots, il y aura un gradient croissant des indices univariés à proximité des bouchots et ce, indépendamment de l'orientation par rapport aux courants principaux. L'approche multivariée devrait également révéler l'effet à petite échelle des bouchots sur la structure de l'assemblage benthique.

CHAPITRE 2

A BENTHIC ENVIRONMENT IN A DYNAMIC INTERTIDAL SYSTEM: WHAT IS THE INFLUENCE OF MUSSEL AQUACULTURE?

2.1 Introduction

Increasing anthropogenic pressure on coastal zones is of concern for the conservation and management of certain habitats. Numerous coastal landscapes have been modified by a variety of human activities, including fishing and aquaculture. Many studies have highlighted the influence of aquaculture activities on coastal environments, especially the effect of fish and shellfish farming (Black 2001, Wildish et al. 2003, Hargrave 2005). The long-term sustainability of these activities depends on the health of the natural ecosystem and it is thus advisable to estimate the relative contributions of environmental and anthropogenic effects on coastal habitat structure.

In contrast to finfish aquaculture, shellfish farming does not require the addition of supplementary food for crop growth and consequently may be less harmful to the environment (Shumway et al. 2003, Newell 2004). However, culture areas can be extensive, covering many square kilometres, and the introduction of large densities of bivalves in a specific area may bring about important changes to the coastal ecosystem. Indeed, the great filtration capacity of bivalves may lead to depletion of phytoplankton, zooplankton and seston in the water column (Dame 1996, Lehane & Daverport 2004, 2006). Furthermore, biodeposition from farmed bivalves increases sedimentation rates and may result in organic enrichment of the sea bottom (Haven & Morales-Alamo 1966, Callier et al. 2006). Impacts from bivalve aquaculture activities may be difficult to

detect because they may be diffuse and occur over large spatial and temporal scales (Cranford et al. 2003). A common approach to evaluate environmental impacts, such as those from aquaculture, is the analysis of benthic community structure (Pearson & Rosenberg 1978, Clarke & Warwick 1994). Benthic macrofauna are sessile or relatively sedentary, their biological cycles are long and they can tolerate environmental constraints. The study of benthic community structures can also indicate organic enrichment before chemical measures detect an effect, particularly in soft sediment habitats (Edgar et al. 2005, Callier et al. 2009).

Research on the environmental effects of bivalve aquaculture over the past few decades, especially with respect to mussel aquaculture, has focused mainly on benthic modifications linked to increased organic matter deposition in soft-bottom low energy systems such as bays and lagoons (Grenz et al. 1990, Gilbert et al. 1997, Cranford et al. 2003, Hargrave 2005, Richard et al. 2007a, 2007b). Most often, increased sedimentation has been linked to biodeposition from the bivalves being cultured (Dankers & Zuidema 1995, Grant et al. 1995, Callier et al. 2008). However, the physical structure of aquaculture installations, such as mussel posts or mussel ropes, also favor the deposition of fine sediment particles by reducing current flow at various spatial scales (Nicodic 1981, Sornin 1981). Soft-bottom benthic assemblages can be significantly affected by this environmental disturbance, as outlined by the empirical succession model developed by Pearson & Rosenberg (1978). Under this model, increased organic loading is followed by a decrease in species richness and a corresponding increase in the abundance of opportunistic species. Many field studies have shown support for this eutrophication-response model and report lower diversity of infaunal species at higher organic matter concentrations (Chamberlain et al. 2001, Hartstein & Rowden 2004). Decreases in diversity have often resulted from an increased

abundance and dominance of opportunistic species such as certain families of polychaetes (Chamberlain et al. 2001, Callier et al. 2007). Conversely, other studies have shown either neutral (Crawford et al. 2003) or positive effects of shellfish aquaculture on infaunal diversity (Callier et al. 2009) and on macrobenthic mobile species (D'Amours et al. 2008, Clynick et al. 2008). Despite this variation among studies, most clearly demonstrate that benthic assemblages are affected by increased deposition of organic matter related to aquaculture. However, little is known about the influence of bivalve aquaculture installations on benthic infaunal communities in systems that are naturally poor in organic content and composed of coarse sediments.

The importance of the sedimentary environment in structuring benthic marine soft-bottom communities is well known (Gray 1974). According to Grebmeier et al. (1988, 1989), sediment grain size is the major factor responsible for determining biodiversity and which benthic taxa are dominant whereas organic carbon, as food, rather influences biomass. In general, coarse intertidal sediments constitute an inhospitable habitat and are inhabited principally by taxa that have adapted to such mobile sediments (Gray & Elliott 2009). These sediments drain quickly and retain little water or organic matter, in sharp contrast to very fine sediments such as mud. While fine, organically rich sediments tend to contain more burrowing deposit feeders, coarser sediments usually harbor mobile organisms and suspension feeders (Martin et al. 2005). Thus, sediment grain size can be an indicator of current transport and sedimentation, both of which influence the type of benthic fauna that inhabits an area (Grebmeier et al. 2006). Most mussel aquaculture installations are located in systems with a low hydrodynamism, like bays and lagoons, with fine sediments which are favorable to organic enrichment.

Variation among studies on mussel aquaculture effects on the benthic environment may also be explained in part by variations among culture sites in terms of hydrodynamics, topography, enrichment background, grain size, etc. (Sarà et al. 2006). Differences among culture methods, such as density of production, species cultured, and type of installations may also influence benthic effects (Miron et al. 2005). Hydrodynamic processes are considered to be the most important factor determining the spatial distribution of sediment types and the associated benthic organisms (Nowell 1983, Jumars & Nowell 1984, Miller & Sternberg 1988). Chamberlain et al. (2001) suggested that variations in local current velocity accounted for the differences in the spatial distribution of biodeposition between two study sites, which were reflected by the macrofaunal assemblages. Generally, organic enrichment due to mussel aquaculture will be greater in sites that are naturally depositional and where hydrodynamic processes are weak (Chamberlain et al. 2000, Hartsetin & Rowden 2004). Conversely, studies have shown that farms established in more off-shore locations that are dominated by strong hydrodynamic regimes have less of an impact on the bottom because biodeposits are better dispersed, thus reducing local organic enrichment (Hartstein & Rowden 2004, Fabi et al. 2009). Given this, it is predicted that biodeposition-related impacts of bivalve culture will be small in areas dominated by strong hydrodynamic regimes. Thus benthic impacts due to biodeposition in highly dynamic intertidal systems should be limited. The present work presents a study of the influence of mussel culture on benthic communities in such a system.

This study was done as part of the project RIMEL (*Rôle des Installations Mytilicoles sur l'Environnement Littoral*), a France-Quebec collaboration to evaluate the local influence of intertidal mussel aquaculture on the benthic environment of the Chausey Archipelago (France).

This is a very dynamic mega-tidal area and one of great natural heritage value. Mussel culture in this area is done using *bouchots*, a system where mussels are grown on wooden stakes driven into the bottom low in the intertidal zone. The present observational study examined the small-scale influence of *bouchot* culture on (1) the sedimentary environment, and (2) benthic infaunal characteristics and assemblages. The general hypothesis was that mussel aquaculture structures influence small-scale sediment dynamics and induce a trend for spatial variation for increased abundance and diversity of benthic infauna in the immediate vicinity of the mussel aquaculture structures. To better evaluate the generality of observed patterns in the study area, this work was replicated in six study sites, including reference sites, in the eastern part of the Chausey Archipelago.

2.2 Material and Methods

2.2.1 Study site

The study was done in the Chausey Archipelago (ca. $\approx 11 \times 5$ km; 5100 ha) located in the Normand-Breton Gulf, France (Figure 2). This archipelago is composed of 50 to 300 islands (high *versus* low tide) and is influenced by a mega-tidal regime (tidal range up to 14 m during the largest spring tides) which produces large intertidal areas (1995 ha), including 1388 ha of tidal flats (Godet 2008). The Chausey Archipelago is an area of high natural heritage value and is protected by conservatory measures including the ‘Natura 2000 site’ in 2005 from the European Network (www.natura2000.fr).

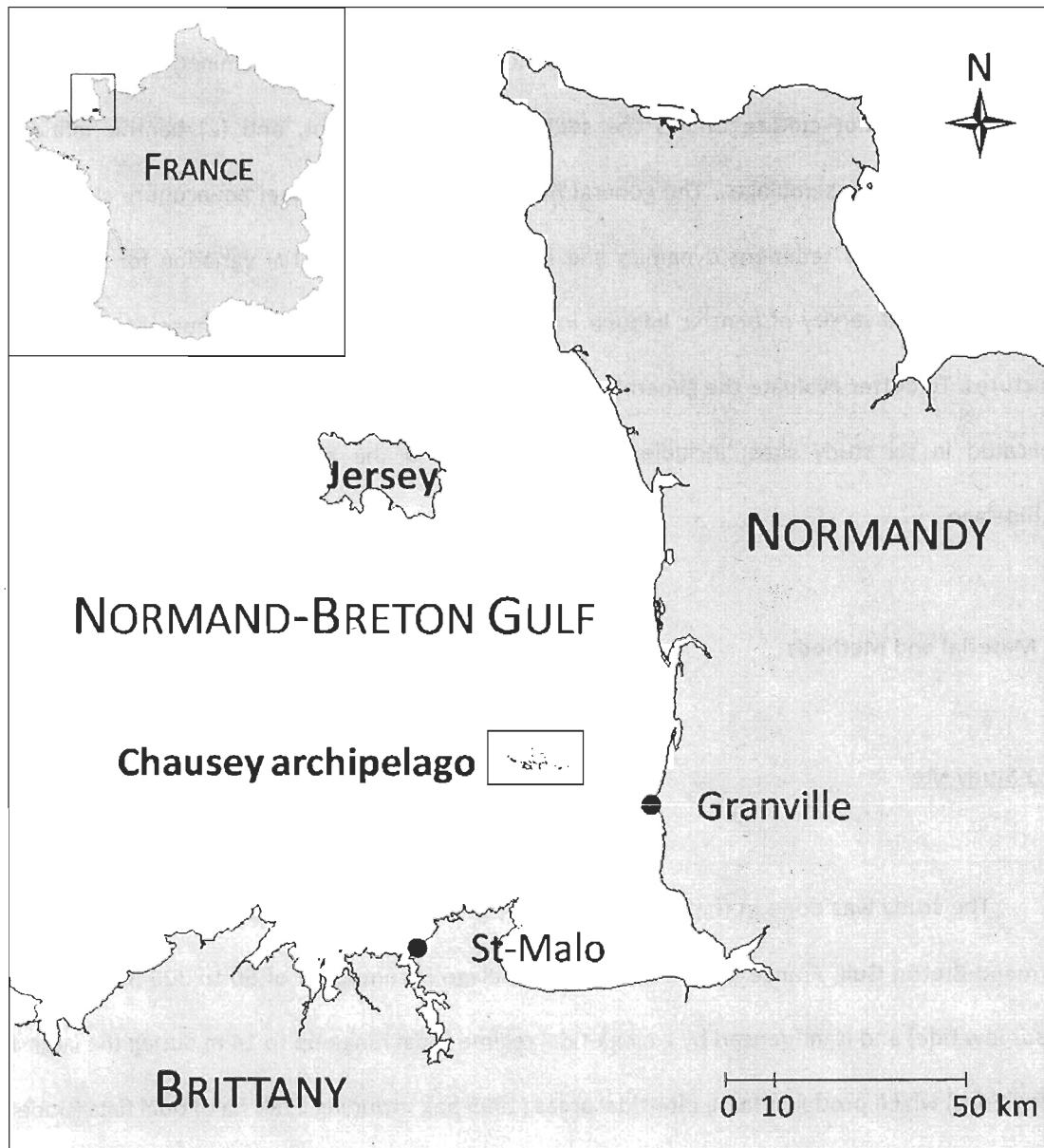


Figure 2. Location of the Chausey Archipelago, France (adapted from Godet 2008).

Mussels (*Mytilus edulis*) in Chausey are mostly in the eastern part of the archipelago (Figure 3) where coarse sediments habitats dominated by the bivalve *Glycymeris glycymeris* are predominant, as they are in the whole Normand-Breton Gulf subtidal seabed (Retière 1979). Mussel aquaculture structures are wooden stakes which are driven into the ground in low extended areas and arranged in 100 m lines with about 1 m separating *bouchots* (Figure 4). Paired lines of *bouchots*, separated by 2 m, are separated from other paired lines by 25 m. Such installations cover a total surface area of 70 ha and have been in operation for about 40 years, producing approximately 2000 tons of mussels annually (Godet 2008).

2.2.2 Field sampling and laboratory methods

Sampling was done at six intertidal sites, including three mussel farm sites and three reference sites, from May 14 to 19, 2007 (Figure 3). These sites are at about the same level in the intertidal zone and are located in the *G. glycymeris* dominated coarse sediment habitat (Godet 2008) and, apart from the lack of aquaculture-related infrastructure, appeared to be similar to farm sites in every way. In order to reduce edge effects, as shown by Sornin (1981), sampling within farm sites was done only within the 80 m in the centre of the paired mussel lines (Figure 4). Main currents and swells defined the upstream and downstream orientation of samples with upstream and downstream positions being located North and South of paired lines (Sornin 1981). For each site within the farmed area (M1, M2, M3), transects were established both upstream and downstream of a centrally-located pair of lines at four distances parallel to those lines: directly along them (0 m) and at 1, 5 and 12.5 m from the lines (Figure 4). Samples were taken at four random locations along each transect ($N_{total} = 192$). The same sampling design was used at

randomly selected reference sites (R1, R2, R3) to allow comparisons of small-scale spatial patterns.

At reference sites, samples were taken in the same manner as in the farm sites but around imaginary *bouchot* lines established in random locations while respecting the orientation of main currents.

For sediment analysis, two sub-surface sediment samples were collected with a syringe (3 cm diameter, 5 cm depth) to characterize sediment texture and organic content at each sample location. Sediment samples were dried at 70°C for 24 hours and grain size (0.25 phi precision) determined using a dry sieve; results are expressed as percentages of the total sample weight ($N_{total} = 192$). The percent organic content of the sediments was calculated as the dry material weight loss after combustion at 550°C until a constant weight was obtained (about 2 hours). Organic content was determined for four sites (M1, M2, R1, R3; $N_{total} = 128$).

Samples for infauna were collected using a corer (16 cm diameter, 15 cm depth, $N_{total} = 192$). Benthic samples were sieved (2 mm circular mesh because it was coarse sediments, F. Olivier, *pers. comm.*) within 8 hours of collection, and the retained material preserved in 5% buffered formalin. Macrofauna was identified to the lowest taxonomic level possible and total abundance per taxa recorded. Colonial organisms (hydrozoans and bryozoans) were excluded from analyses because they could not be enumerated. Taxonomic names were checked and updated using the World Register of Marine Species online database (Appeltans et al. 2010, www.marinespecies.org).

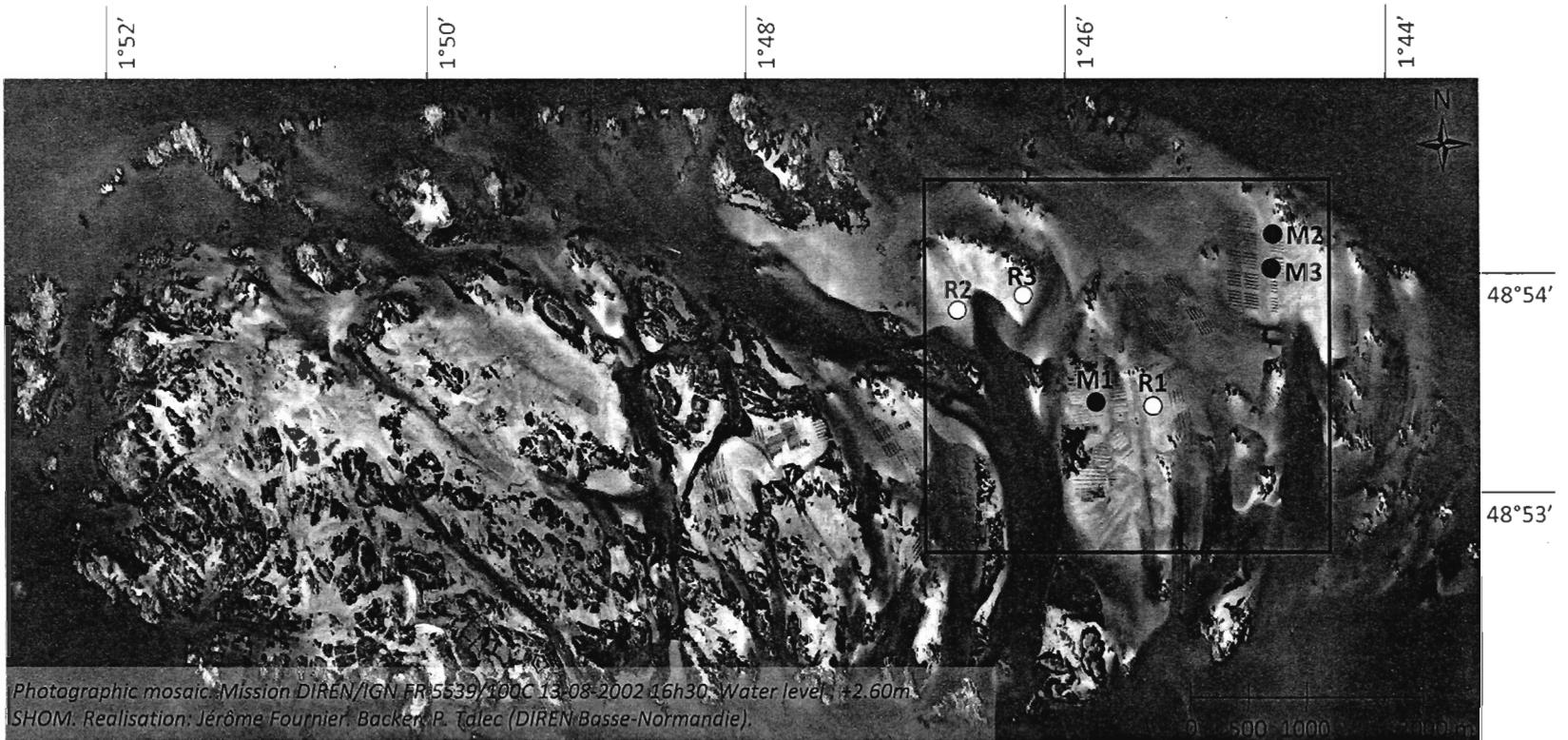


Figure 3. Location of the mussel farm in the eastern part of the Chausey Archipelago, France. Sampling sites are indicated for mussel farm sites (● M1, M2, M3) and reference sites (○ R1, R2, R3).

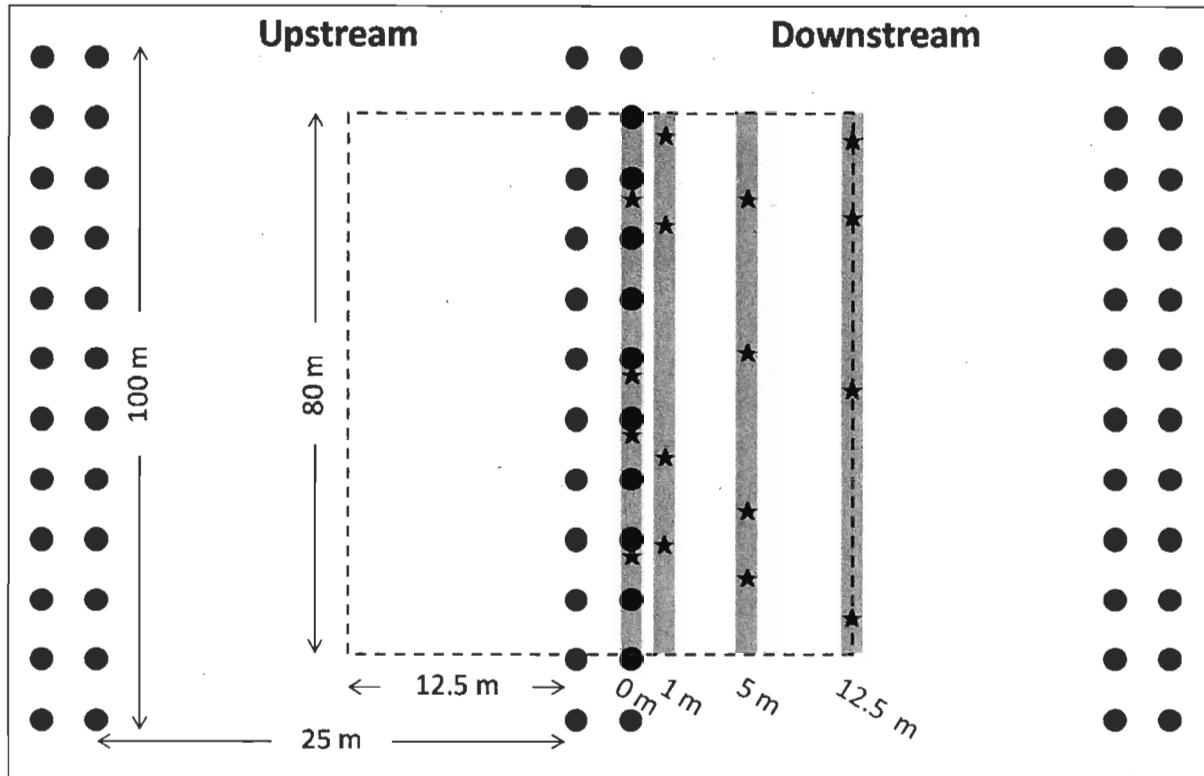


Figure 4. Sampling design used at both mussel and reference sites. Black circles represent the mussel aquaculture structures (*bouchots*). For each sample site (dotted line), samples were taken both along transects (gray lines) at 4 distances (0, 1, 5 and 12.5 m) upstream and downstream and parallel to paired *bouchot* lines (black circles). At each distance, samples were taken at four randomly chosen positions (red stars, $N_{\text{total}} = 192$). At reference sites, PVC stakes were used to represent *bouchots*. Number of black circles on this figure is lower than in reality.

2.2.3 Statistical methods

Data were analyzed using univariate and multivariate approaches. Sediment parameters of mean grain size, sorting (standard deviation) and skewness (symmetry or preferential spread to one side of the average) were calculated to uncover any trends in sediment grain size. These parameters were obtained by the geometric method of moments using Gradistats v4.1 (Blott & Pye 2001, modified by Fournier 2004). Benthic taxa were first classified according to a frequency coefficient to distinguish constant taxa (frequency coefficient $\geq 50\%$), common taxa (11 to 49%) and rare taxa ($\leq 10\%$; Guille 1970). Univariate indices calculated include: total abundance (N , $\text{ind} \cdot \text{m}^{-2}$), number of taxa (S), Pielou's evenness index (J'), Shannon-Wiener' diversity index (H'), average taxonomic distinctness (Δ^+) and variation in taxonomic distinctness (Λ^+). These two last measures, which estimate the average distance between two randomly chosen organisms through Linnean taxonomy, were determined using presence/absence data. All these univariate ecological indicators were calculated using the Primer v6 statistical package (Clarke & Warwick 2001, Clarke & Gorley 2006). The AZTI Marine Biotic Index (AMBI) was used to establish the ecological quality of the soft-bottom benthic community (Borja et al. 2000). This index is based upon the sensitivity/tolerance of benthic fauna to stress gradients and classifies taxa into five ecological groups: (I) sensitive to pollution, (II) indifferent to pollution, (III) tolerant to organic matter, (IV) opportunistic of second order, and (V) opportunistic of first order (Borja et al. 2000, 2003). This index provides a semi-quantitative measurement of the degree of impact on soft-bottom macrofauna, which is reflected by changes in qualitative and quantitative community composition (Borja et al. 2000). This index was calculated using AMBI 4.0 (available at www.azti.es) and

following the guidelines by Borja & Muxika (2005). When a taxon was not assigned to an ecological group, it was attributed the tolerance of their genera or the closest taxonomic group.

Univariate variables (sediment organic content, mean grain size, sorting, skewness, N, S, J', H', Δ⁺, Λ⁺ and AMBI values) were compared using four-way partly-nested analyses of variance (ANOVAs). Factors in the model were: *treatment* (fixed with two levels, mussel and reference), *site* (random with three levels, three mussel sites – M1, M2, M3 – and three reference sites – R1, R2, R3 – and nested in *treatment*), *orientation* (fixed with two levels, upstream and downstream), *distance* (fixed with four levels, 0, 1, 5 and 12.5 m) and their interactions, with n = 4 observations per combination of factor levels. Assumptions of homoscedasticity and normality were verified visually by the spread of residuals as suggested by Quinn & Keough (2002), and data transformed when necessary. When transformations could not normalize data or remove heteroscedasticity, analyses were done on untransformed data as ANOVA is robust to departures from such assumptions, particularly with balanced designs and when there are many independent estimates of sample variance (Underwood 1997). *A posteriori* comparisons were made using Tukey's test. Univariate analyses were done using JMP v7 (SAS Institute 2007).

Multivariate analysis of sediment grain size and benthic assemblage structure was done using the same statistical design using PERMANOVA (using 9999 permutations), a distance-based permutational multivariate analysis of variance. This is a permutation method for testing the simultaneous response of one or more variables to one or more factors in an ANOVA design on the basis of any distance measure (Anderson 2001, McArdle & Anderson 2001, Anderson et al. 2008). *A posteriori* pair-wise comparisons were also done using PERMANOVA (9999 permutations).

Benthic assemblage analyses were performed using both untransformed and presence/absence-transformed data. These two extreme transformations were done to provide a wide view of community structure with the first being most influenced by the most abundant species and the second by all species observed. Taxa with a single occurrence were excluded from the data set prior analysis to reduce the noise in the data set (Clarke & Warwick 1994). Variation in sediment grain size and benthic assemblage structure were visualized using non-metric multidimensional scaling (nMDS) ordination based on Euclidean distances (environmental variables) and Bray-Curtis dissimilarities (taxonomic variables) respectively, using PRIMER (Clarke 1993, Clarke & Gorley 2006). PERMANOVAs were based on matrices calculated using these same distance measures. The percentage similarity and identification of taxa that most discriminate between groups were calculated using the SIMPER procedure (Clarke 1993, Clarke & Warwick 1994).

Multivariate ordination techniques (CANOCO v4.5, ter Braak & Smilaeur 2002) were used to reveal possible correlations between benthic assemblages and sediment grain sizes. Detrended correspondence analysis (DCA), with detrending by segments, was first used to estimate the gradient length in standard deviation units. According to ter Braak & Smilaeur (2002), a length greater than four indicates a strong unimodal response and it is appropriate to use direct gradient analysis with a unimodal response model. Canonical correlation analysis (CCA) combined with numerical analyses were used to reveal the sediment grain size affinity of species colonizing the study habitat. The relationship between species and sediment grain size classes was calculated using CCA with Monte Carlo permutation (9999 permutations) and the forward-selection option (ter Braak 1989). Inter-sample and Hill's scaling were chosen because Hill's scaling is more

appropriate for unimodal responses for long gradients. Plot results were made using CanoDraw v4.12. A significance threshold of $\alpha = 0.05$ was adopted for all statistical tests.

2.3 Results

2.3.1 Sediment characterization

Sediment organic content was low, varying between 1 and 3%, and did not differ significantly by treatment or site (Table 1). However, sites were almost significantly different (Table 1); M1 and M2 mussel farm sites had similar sediment organic content ($2.16 \pm 0.09\%$ and $1.92 \pm 0.06\%$, respectively), whereas the R1 reference site had higher ($2.44 \pm 0.06\%$) and R3 reference site lower ($1.82 \pm 0.08\%$) organic contents.

Chausey Archipelago samples were characterized as clean coarse sediment with a high content of bioclastic material (i.e., sediment composed of fragments of organic skeletal materials). In general, reference sites were characterized by coarser sediments than were mussel sites (Figure 5); mussel sites were characterized by medium (250-500 μm) to very coarse sand (1000-2000 μm), and reference sites by coarse sand (500-1000 μm) to gravel ($> 2000 \mu\text{m}$). Both mussel and reference sites contained less than 1% fine sediments ($< 125 \mu\text{m}$ – mud and very fine sand).

Small-scale patterns of size sorting of sediments differed between mussel and reference sites as indicated by the significant interaction between treatment and distance (Table 1). In short, there was no structure apparent in reference locations but sediments in mussel sites showed

spatial structure with samples from close to *bouchots* (0 m) being more coarse than those further from the structures. This trend was particularly clear for the M1 mussel site (Figure 6). Similarly, skewness also showed small-scale effects due to mussel farm structures with sediments close to *bouchots* being more fine-skewed than those further away whereas such trends were not apparent in reference areas (Table 1, Figure 6). Although there is a trend for spatial variation for increased sorting in one mussel site (M1) relative to the other mussel sites and reference sites (Figure 6), this trend is not significant ($F_{3,12} = 0.51, p = 0.68$).

Although sites studied within treatments (i.e., mussel *versus* reference) were visually similar in the field, analysis of sediments showed significant variation among sites in terms of mean grain size, sorting, and skewness (Table 1). For all these univariate sediment parameters, R1 and R2 reference sites were most similar, although R2 was characterized by slightly finer sediments (Figure 6). These two reference sites were poorly sorted and symmetrical, whereas the R3 reference site was finely skewed (Figure 6). M2 and M3 mussel sites were composed of finer sediment than the M1 mussel site; both were moderately to poorly sorted, and M1 showed an inverse sorting trend. Skewness was almost symmetrical for the three mussel sites (Figure 6).

Multivariate analysis also showed that sediment grain size distribution differed in the immediate vicinity of the mussel aquaculture structures, resulting in coarser sediment close to the *bouchots* (0 m) than further away (5 and 12.5 m distances, Table 2). In contrast, no spatial pattern was observed in the reference sites. This relationship is illustrated by a non-metric multidimensional scaling (nMDS) plot, which clearly shows the significant interaction between treatment and distance (Figure 7).

Table 1. Results of four-way partly-nested ANOVAs testing the effect of *Treatment* (T), *Site* (S) nested within *Treatment*, *Orientation* (O), *Distance* (D) and their interactions on sediment organic content, mean grain size, sorting and skewness. Statistically significant values are highlighted in bold.

Sources of variation	Organic content				Mean grain size ($\log_{10} x + 1$)			
	df	MS	F ratio	p	df	MS	F ratio	p
T	1	0.258	0.074	0.8106	1	1.720	5.728	0.0749
S(T)	2	3.462	13.307	0.0559	4	0.300	14.394	0.0001
O	1	0.171	0.768	0.4732	1	0.014	1.832	0.2473
D	3	0.117	0.825	0.5263	3	0.096	6.090	0.0092
T × O	1	0.089	0.399	0.5922	1	0.003	0.368	0.5767
T × D	3	0.181	1.279	0.3636	3	0.104	6.617	0.0069
O × D	3	0.314	3.023	0.1155	3	0.003	1.398	0.2913
T × O × D	3	0.411	3.960	0.0715	3	0.003	1.110	0.3835
S(T) × O	2	0.222	2.142	0.1986	4	0.008	3.153	0.0547
S(T) × D	6	0.142	1.364	0.3580	12	0.016	6.547	0.0014
S(T) × O × D	6	0.104	0.610	0.7217	12	0.002	0.379	0.9691
Residual	96	0.401			144	0.006		

Sources of variation	Sorting ($\log_{10} x + 1$)				Skewness			
	df	MS	F ratio	p	df	MS	F ratio	p
T	1	0.102	1.255	0.3254	1	2.632	0.702	0.4492
S(T)	4	0.081	53.956	0.0088	4	3.749	29.853	0.0006
O	1	0.001	1.882	0.2420	1	0.350	5.483	0.0792
D	3	3.0e-5	0.011	0.9983	3	0.911	7.030	0.0055
T × O	1	6.7e-8	2.0e-4	0.9902	1	0.117	1.835	0.2470
T × D	3	0.001	0.511	0.6823	3	0.809	6.240	0.0085
O × D	3	0.003	1.729	0.2141	3	0.045	0.662	0.5911
T × O × D	3	0.001	0.767	0.5341	3	0.035	0.519	0.6770
S(T) × O	4	3.9e-4	0.234	0.9138	4	0.064	0.940	0.4738
S(T) × D	12	0.003	1.666	0.1945	12	0.130	1.910	0.1381
S(T) × O × D	12	0.002	2.637	0.0032	12	0.068	1.140	0.3330
Residual	144	0.001			144	0.060		

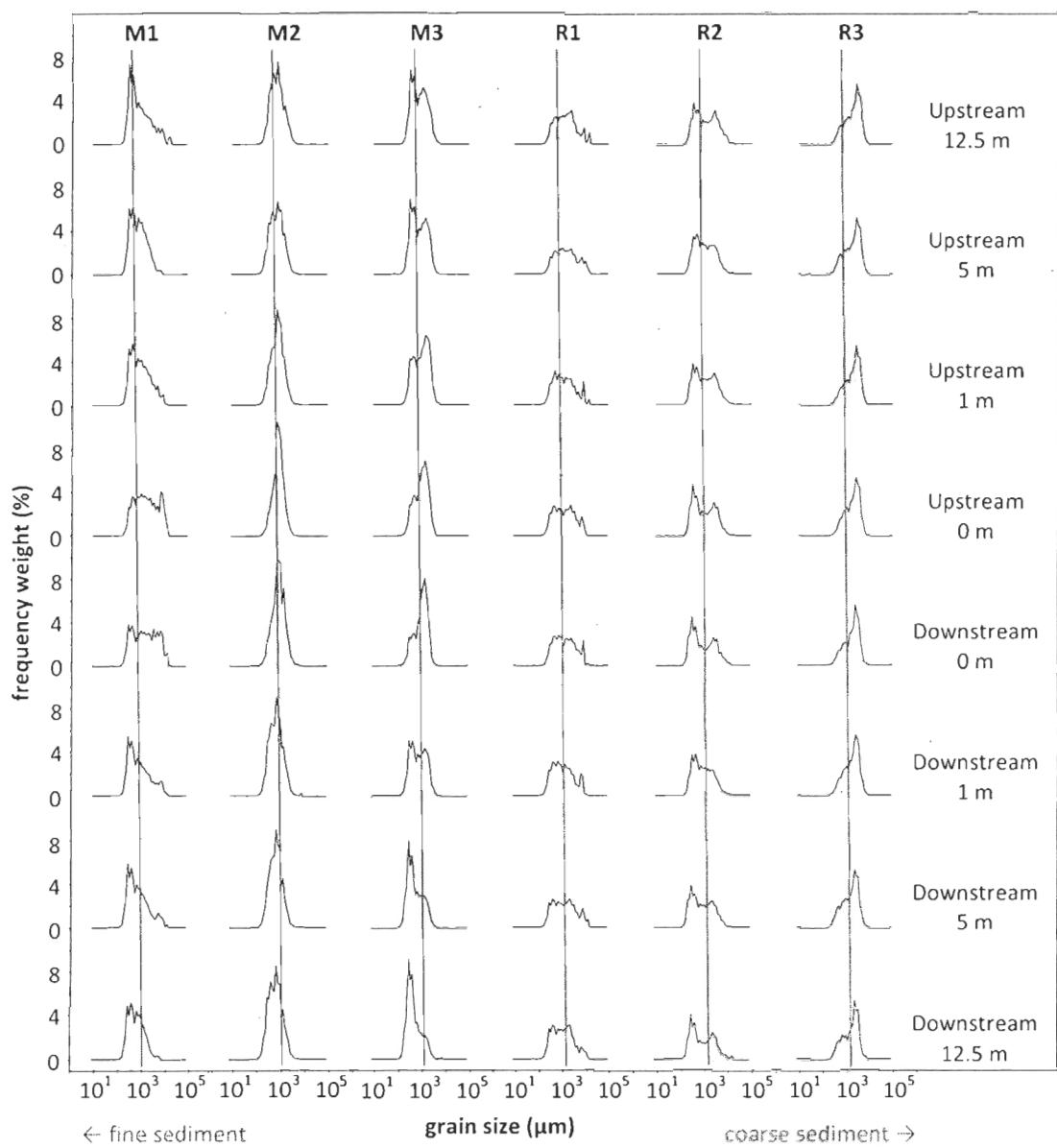


Figure 5. Frequency grain size distribution (%) for sediments collected in mussel sites (M1, M2, M3) and reference sites (R1, R2, R3), at four distances from the *bouchots* (0, 1, 5, 12.5 m), upstream and downstream. Gray lines represent 1000 μm particles (coarse sand) as a reference.

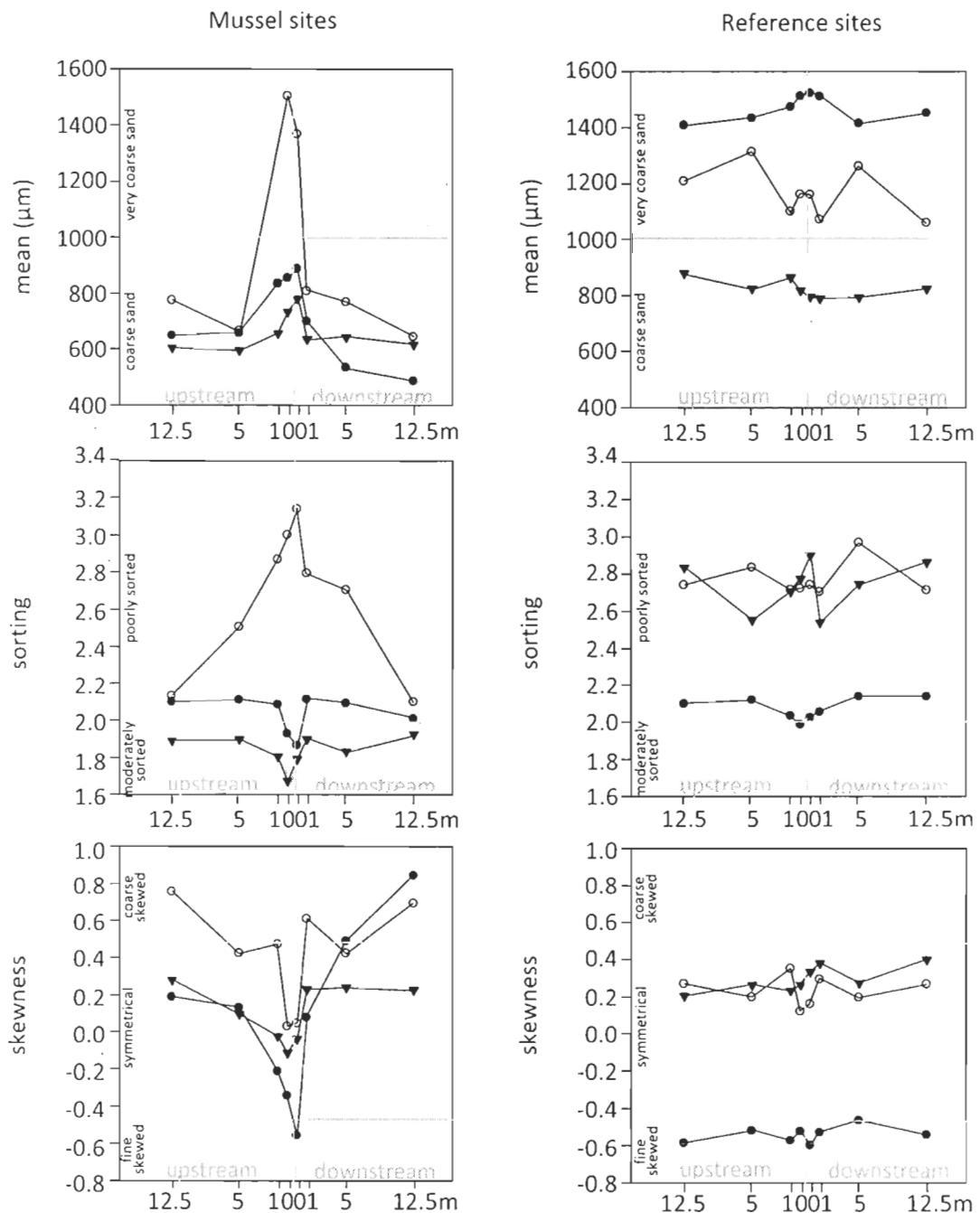


Figure 6. Mean grain size (μm), sorting and skewness at four distances (0, 1, 5 and 12.5 m) and two orientations (upstream and downstream) from the mussel (\circ M1, \blacktriangledown M2, \bullet M3) and the reference sites (\circ R1, \blacktriangledown R2, \bullet R3). Gray dotted lines correspond to the *bouchot* lines. Classifications of mean (coarse sand, very coarse sand), sorting (poorly sorted) and skewness (fine skewed, symmetrical) were made according to Blott & Pye (2001).

Table 2. Results of permutational multivariate ANOVA testing the effect of *Treatment* (T), *Site* (S) nested within *Treatment*, *Orientation* (O), *Distance* (D) and their interactions on the sediment grain size distribution based on the Euclidean distance matrix. The sediment grain size distribution was calculated on untransformed data. Statistically significant values are highlighted in bold.

Sources of variation	df	MS	pseudo-F	p (perm)
T	1	3853.80	5.321	0.0153
S(T)	4	724.33	54.760	0.0001
O	1	34.02	0.766	0.5049
D	3	145.09	3.528	0.0096
T × O	1	11.16	0.251	0.8272
T × D	3	152.49	3.708	0.0081
O × D	3	10.69	0.686	0.6818
T × O × D	3	14.62	0.938	0.4824
S(T) × O	4	44.42	3.358	0.0007
S(T) × D	12	41.13	3.110	0.0001
S(T) × O × D	12	15.59	1.179	0.2349
Residual	144	13.23		

Pair-wise test for the interaction "T × D" (untransformed data) for pair levels of factor distance

		t	p (perm)	Reference sites	t	p (perm)
		Mussel sites	0 m – 1 m	2.053	0.0764	0.4985
	0 m – 5 m	1.977	0.0315	0 m – 5 m	0.845	0.5346
	0 m – 12.5 m	2.265	0.0184	0 m – 12.5 m	0.733	0.5609
	1 m – 5 m	1.264	0.4350	1 m – 5 m	0.910	0.5257
	1 m – 12.5 m	1.643	0.1787	1 m – 12.5 m	0.971	0.5134
	5 m – 12.5 m	1.352	0.4123	5 m – 12.5 m	0.661	0.5372

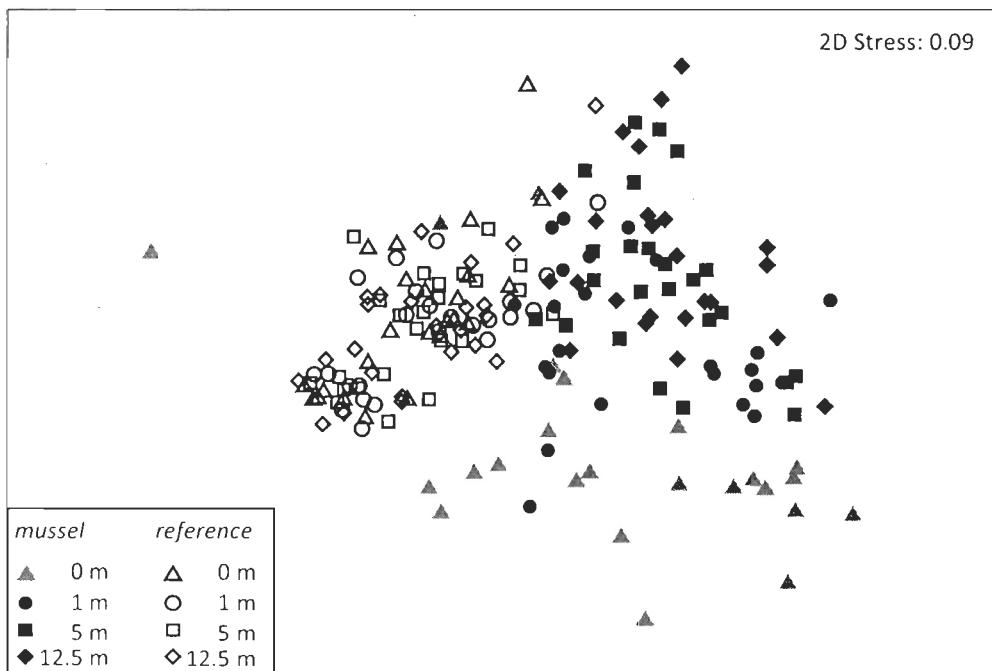


Figure 7. Non-metric multidimensional scaling (nMDS) ordination based on the Euclidean distance matrix calculated on untransformed data for sediment grain size assemblages collected in mussel sites and reference sites, at four distances from the mussel aquaculture structures. Gray triangles represent samples from 0 m in the mussel sites, which differed significantly from the 5 and the 12.5 m distance (see Table 2).

2.3.2 Univariate characterization of the benthic community

A total of 201 taxa were identified in this study (see Appendix 1 for a complete list of taxa identified and their corresponding frequency coefficients). A general taxonomic classification showed that polychaetes and bivalves were the two dominant groups at both mussel and reference sites (Figure 8). These taxonomic groups were respectively composed of 21 species of polychaetes in the family Syllidae (73% of total abundance of polychaetes) and by the bivalve *Goodallia triangularis* (98% of total abundance of bivalves). Mussel and reference sites were similar in terms of relative number of taxa per taxonomic group, but relative individual abundance of per taxonomic group differed (Figure 8).

Analysis of the frequency of different taxa, as defined by Guille (1970), showed that infaunal assemblages were dominated by rare species (168 taxa); only 9 taxa are considered to be constant and 27 as common (Appendix 1 and 2). Among the constant taxa, four species of syllid polychaetes (*Salvatoria swedmarki*, *Sphaerosyllis bulbosa*, *Sphaerosyllis taylori* and *Syllis garciai*) were present both in mussel and reference sites (Figure 9). *Salvatoria swedmarki* was clearly associated with reference sites whereas *S. bulbosa* and *S. taylori* were both more abundant close to the *bouchots*. *Goodallia triangularis*, the only constant bivalve, was observed almost exclusively in mussel sites and was significantly more abundant closest to the *bouchots* than at other distances from them (Table 3, Figure 9). Similarly, densities of *S. bulbosa* and *S. taylori* were significantly more abundant near the mussel structures than at other distances from them and more abundant than in reference sites (*S. bulbosa*) or not different from them (*S. taylori*) (Table 3, Figure 9).

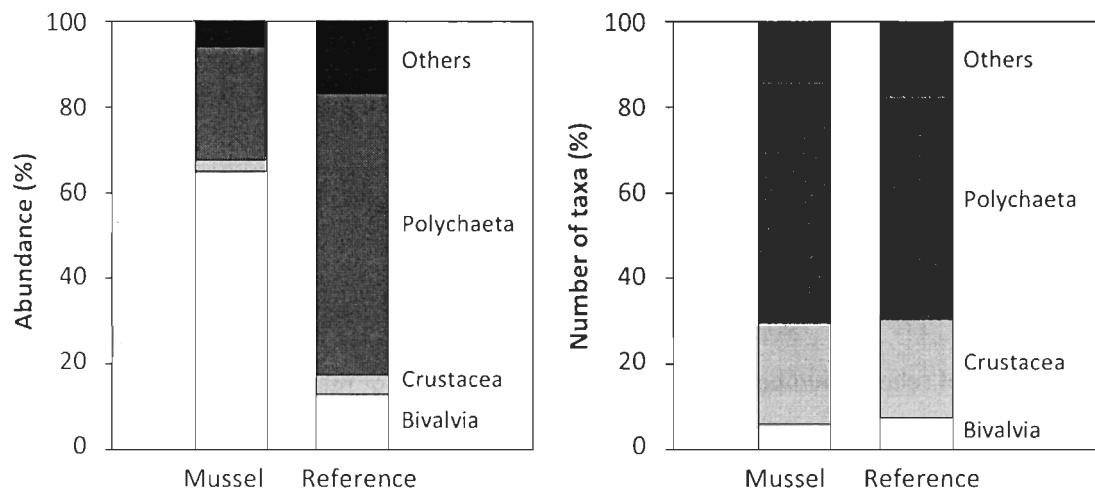


Figure 8. Abundance (%) and taxa composition (%) from the mussel and reference sites. *Others* includes the groups Anthozoa, Arachnida, Ascidiacea, Asterozoa, Cephalochordata, Foraminifera, Gastropoda, Holothuroidea, Nematoda, Nemertina, Oligochaeta, Platyhelminthes, Polyplacophora and Sipunculidea.

Table 3. Results of four-way partly-nested ANOVAs testing the effect of *Treatment* (T), *Site* (S) nested within *Treatment*, *Orientation* (O), *Distance* (D) and their interactions on the abundances of the polychaetes *Salvatoria swedmarki*, *Sphaerosyllis bulbosa*, *Sphaerosyllis taylori*, *Syllis gaciai* and the bivalve *Goodallia triangularis*. All data were $\log_{10}(x + 1)$ transformed prior to analysis. Statistically significant values are highlighted in bold. When convenient, pooling procedures were applied according to Underwood (1997).

Sources of variation	<i>Salvatoria swedmarki</i>				<i>Sphaerosyllis bulbosa</i>			
	df	MS	F ratio	p	df	MS	F ratio	p
T	1	6.188	1.900	0.2401	1	0.146	0.021	0.8921
S(T)	4	3.257	28.012	0.0007	4	7.001	36.499	0.0004
O	1	0.021	0.252	0.6420	1	3.0e-4	0.002	0.9662
D	3	0.211	2.611	0.0995	3	0.134	1.063	0.4011
T × O	1	2.5e-6	1.0e-4	0.9958	1	0.006	0.040	0.8517
T × D	3	0.105	1.298	0.3201	3	0.594	4.699	0.0216
O × D	3	0.046	0.984	0.4330	3	0.055	0.761	0.5373
T × O × D	3	0.003	0.068	0.9761	3	0.022	0.300	0.8245
S(T) × O	4	0.082	1.762	0.2013	4	0.139	1.899	0.1755
S(T) × D	12	0.081	1.741	0.1750	12	0.126	1.736	0.1763
S(T) × O × D	12	0.047	0.939	0.5104	12	0.073	0.627	0.8167
Residual	144	0.050			144	0.116		

Sources of variation	<i>Sphaerosyllis taylori</i>				<i>Syllis gaciai</i>			
	df	MS	F ratio	p	df	MS	F ratio	p
T	1	2.142	0.271	0.6302	1	0.456	0.177	0.6960
S(T)	4	7.904	29.735	<0.0001	4	2.583	13.024	0.0139
O	1	0.002	0.016	0.9060	1	0.020	0.109	0.7577
D	3	0.233	1.231	0.3411	3	0.131	1.348	0.3053
T × O	1	0.090	0.786	0.4253	1	0.431	2.359	0.1994
T × D	3	0.182	0.959	0.4435	3	0.012	0.118	0.9481
O × D	3	0.105	2.766	0.0877	3	0.087	1.050	0.4022
T × O × D	3	0.006	0.164	0.9183	3	0.263	3.216	0.0615
S(T) × O	4	0.114	3.014	0.0617	4	0.183	2.234	0.1263
S(T) × D	12	0.190	5.002	0.0046	12	0.098	1.193	0.3825
S(T) × O × D	12	0.038	0.387	0.9663	12	0.082	1.138	0.3347
Residual	144	0.098			144	0.072		

Table 3 (continued). Results of four-way partly-nested ANOVAs testing the effect of *Treatment* (T), *Site* (S) nested within *Treatment*, *Orientation* (O), *Distance* (D) and their interactions on the abundances of the polychaetes *Salvatoria swedmarki*, *Sphaerosyllis bulbosa*, *Sphaerosyllis taylori*, *Syllis garciai* and the bivalve *Goodallia triangularis*. All data were $\log_{10}(x + 1)$ transformed prior to analysis. Statistically significant values are highlighted in bold. When convenient, pooling procedures were applied according to Underwood (1997).

Sources of variation	<i>Goodallia triangularis</i>			
	df	MS	F ratio	p
T	1	47.460	5.830	0.0732
S(T)	4	8.141	30.417	0.0005
O	1	1.0e-5	1.00 e-4	0.9929
D	3	0.567	1.703	0.2194
T × O	1	0.009	0.084	0.7861
T × D	3	0.387	1.163	0.3642
O × D	3	0.448*	2.593	0.0547
T × O × D	3	0.028*	0.164	0.9205
S(T) × O	4	0.108	0.622	0.6473
S(T) × D	12	0.333	1.927	0.0349
S(T) × O × D	-	-	-	-
Residual	156	0.173		

* tested on residual after pooling

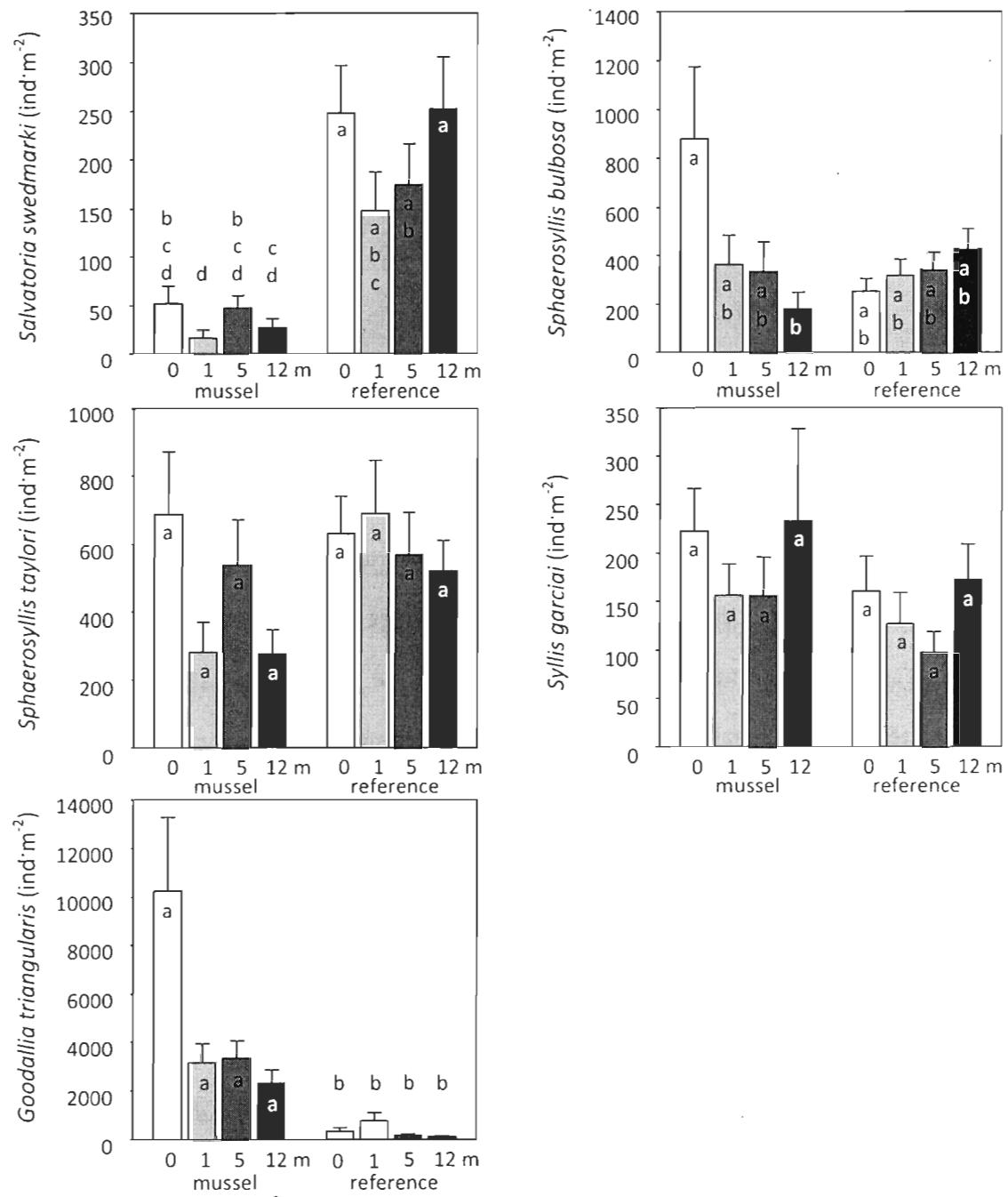


Figure 9. Abundance (ind·m⁻², mean \pm SE, n = 24) of constant taxa collected in mussel and reference sites, at four distances from the mussel aquaculture structures (white = 0 m, gray = 1 m, dark gray = 5 m and black = 12.5 m). Different letters indicate significant differences for the interaction T \times D (see Table 3).

Abundance (N) and variation in taxonomic distinctness (Λ^*) varied as a function of the interaction between treatment and distance (Table 4) such that each variable did not differ among distances in reference sites but did so in mussel sites. Abundance and variation in taxonomic distinctness in mussel sites were greater at the 0 m distance but there were fewer taxa close to the mussel structures relative to other distances (Figure 10).

All univariate community characteristics differed significantly among sites studied within treatments (Table 4) although replicate reference sites did not differ except with respect to the number of taxa (lower at R3 reference site), the evenness index and the average taxonomic distinctness (higher at R3). Mussel sites, which were characterized by a moderate abundance of organisms and a lower diversity than reference sites, were characterized by a greater number of taxa (Figure 10). The M1 mussel site differed from the other mussel sites such that it was characterized by a greater abundance, evenness, diversity index, and variation in taxonomic distinctness relative to the other mussel sites within this treatment. In contrast, the number of taxa observed at this site was lower. The infaunal sediment community from the Chausey Archipelago was classified as slightly disturbed, based on AMBI coefficient (Table 5). Moreover, there were no significant differences among distances ($F_{3,12} = 1.89, p = 0.18$). Most identified taxa were classified into the ecological group II and are considered to be indifferent to pollution, including five of the nine constant taxa: *G. triangularis*, *S. swedmarki*, *S. bulbosa*, *S. taylori* and *S. gaciai*. The Molgulidae are classified as taxa that are very sensitive to organic enrichment (group I), while Nematoda, Nemertina and the polychaete *Notomastus latericeus* are considered to be tolerant to excessive organic matter enrichment (group III).

Table 4. Results of four-way partly-nested ANOVAs testing the effect of *Treatment* (T), *Site* (S) nested within *Treatment*, *Orientation* (O), *Distance* (D) and their interactions on the abundance (N), number of taxa (S), evenness (J'), diversity (H'), average taxonomic distinctness (Δ') and variation in taxonomic distinctness (Λ'). Statistically significant values are highlighted in bold. When convenient, pooling procedures were applied according to Underwood (1997).

Sources of variation	Abundance				Number of taxa ($\log_{10} x + 1$)				
	df	MS	F ratio	p	df	MS	F ratio	p	
T	1	7.130	0.013	0.9159	1	5.241	2.121	0.2190	
S(T)	4	564.198	13.561	0.0135	4	2.470	27.801	0.0029	
O	1	15.755	0.379	0.5716	1	0.013	0.273	0.6287	
D	3	59.352	*	3.646	0.0139	3	0.326	3.022	0.0715
T × O	1	20.672	0.497	0.5198	1	0.056	1.187	0.3372	
T × D	3	44.464	*	2.731	0.0455	3	0.366	3.392	0.0538
O × D	3	6.477	*	0.398	0.7547	3	0.065	0.992	0.4296
T × O × D	3	17.505	*	1.075	0.3611	3	0.036	0.552	0.6566
S(T) × O	4	41.604	2.556	0.0407	4	0.047	0.711	0.6001	
S(T) × D	-	-	-	-	12	0.108	1.640	0.2020	
S(T) × O × D	-	-	-	-	12	0.066	1.134	0.3378	
Residual	168	16.280			144	0.058			

Sources of variation	Evenness index				Diversity index			
	df	MS	F ratio	p	df	MS	F ratio	p
T	1	2.875	3.644	0.1289	1	17.535	2.275	0.2060
S(T)	4	0.789	15.095	0.0056	4	7.707	9.725	0.0096
O	1	0.009	0.212	0.6692	1	2.0e-4	3.0e-4	0.9870
D	3	0.010	0.446	0.7248	3	0.018	0.072	0.9737
T × O	1	0.021	0.470	0.5305	1	0.012	0.019	0.8970
T × D	3	0.014	0.643	0.6020	3	0.039	0.154	0.9249
O × D	3	0.022	1.473	0.2713	3	0.245	2.486	0.1104
T × O × D	3	0.002	0.135	0.9373	3	0.064	0.648	0.5990
S(T) × O	4	0.044	3.044	0.0601	4	0.642	6.514	0.0050
S(T) × D	12	0.022	1.538	0.2333	12	0.250	2.532	0.0606
S(T) × O × D	12	0.015	1.530	0.1198	12	0.099	0.837	0.6119
Residual	144	0.010			144	0.118		

* tested on residual after pooling

Table 4 (continued). Results of four-way partly-nested ANOVAs testing the effect of *Treatment* (T), Site (S) nested within *Treatment*, *Orientation* (O), *Distance* (D) and their interactions on the abundance (N), number of taxa (S), evenness (J'), diversity (H'), average taxonomic distinctness (Δ^+) and variation in taxonomic distinctness (Λ^+). Statistically significant values are highlighted in bold. When convenient, pooling procedures were applied according to Underwood (1997).

Sources of variation	Average taxonomic distinctness				Variation in taxonomic distinctness			
	df	MS	F ratio	p	df	MS	F ratio	p
T	1	0.17	2.0e-4	0.9908	1	118	1.0e-4	0.9945
S(T)	4	1133.81	41.548	0.0301	4	2187504	18.329	0.0435
O	1	1.32	0.059	0.8201	1	67294	0.462	0.5339
D	3	56.51	1.303	0.3187	3	364723	5.014	0.0176
T × O	1	3.17	0.142	0.7257	1	121871	0.837	0.4120
T × D	3	30.84	0.711	0.5639	3	284785	3.915	0.0367
O × D	3	25.64	0.667	0.5885	3	46425	0.469	0.7094
T × O × D	3	26.47	0.688	0.5765	3	123173	1.245	0.3369
S(T) × O	4	22.38	0.582	0.6817	4	145571	1.471	0.2715
S(T) × D	12	43.37	1.128	0.4193	12	72749	0.735	0.6989
S(T) × O × D	12	38.46	1.450	0.1501	12	98972	1.135	0.3367
Residual	144	26.53			144	87208		

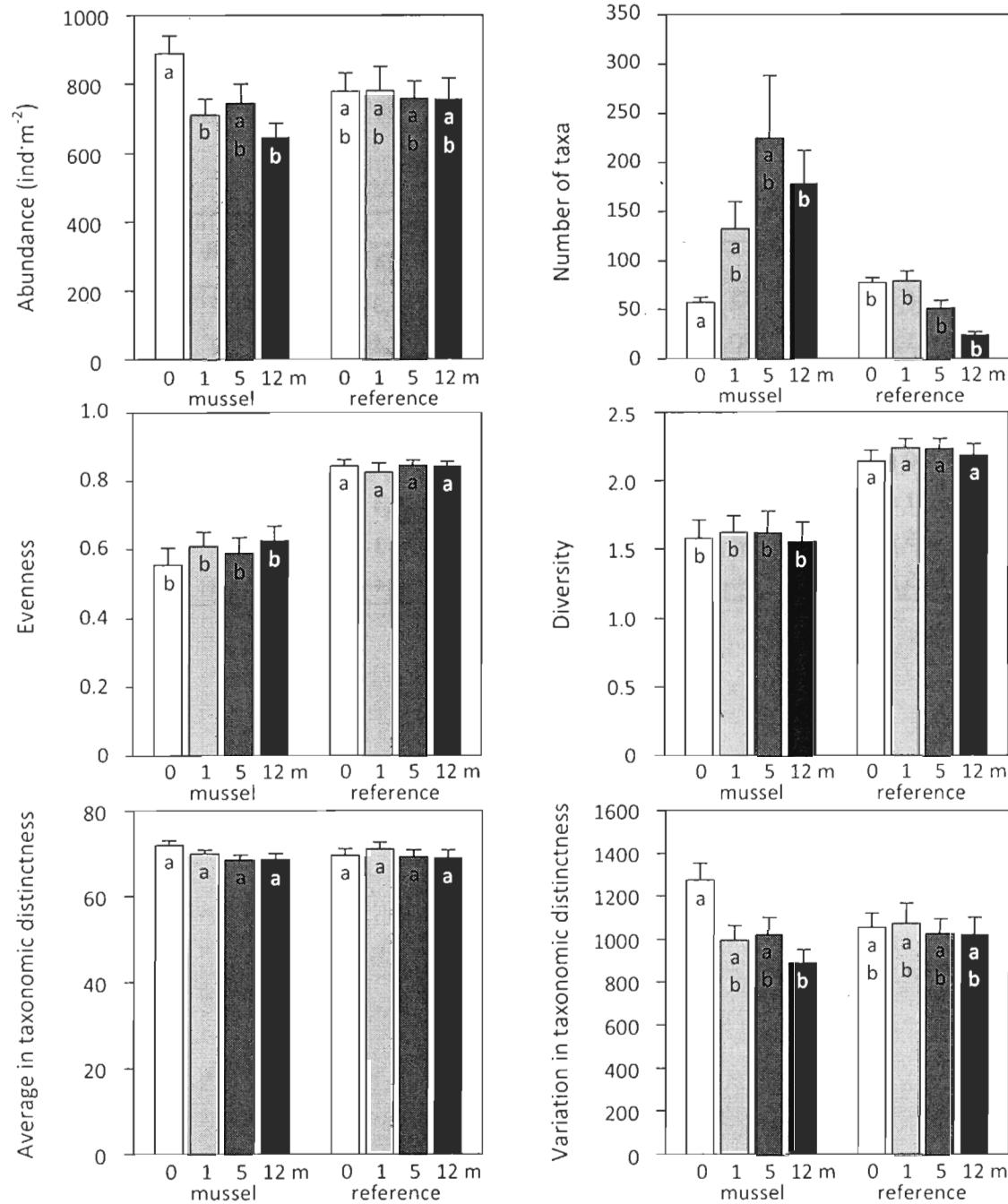


Figure 10. Macrofauna characteristics in mussel and reference sites and at four distances from the *bouchot* lines (white = 0 m, gray = 1 m, dark gray = 5 m and black = 12.5 m). Different letters indicate significant differences for the interaction T × D (see Table 4).

Table 5. Marine biotic index (AMBI coefficients, mean \pm SD, n = 24 and the Biotic Index - BI) for mussel and reference sites (S) and distances (D: 0, 1, 5 and 12.5 m). Taxa were classified into ecological groups: I, sensitive to pollution; II, indifferent to pollution; III, tolerant to organic matter; IV, opportunistic of second order; V, opportunistic of first order. NA (%) = percentage of organisms that were not classified to an ecological group.

S	D	Ecological groups (%)						AMBI	BI	Disturbance classification
		I	II	III	IV	V	NA			
Mussel	0 m	6.5	72.2	14.1	4.5	2.4	0.3	1.8 \pm 0.5	2	Slightly disturbed
	1 m	6.8	70.1	14.6	7.0	1.1	0.4	1.9 \pm 0.6	2	Slightly disturbed
	5 m	4.2	75.1	11.8	7.4	1.0	0.4	1.9 \pm 0.5	2	Slightly disturbed
	12.5 m	4.6	75.1	10.4	9.1	0.7	0.1	1.9 \pm 0.5	2	Slightly disturbed
Reference	0 m	15.7	68.6	13.9	1.2	0.2	0.4	1.5 \pm 0.2	2	Slightly disturbed
	1 m	16.6	65.8	15.4	2.0	0.1	0.3	1.6 \pm 0.2	2	Slightly disturbed
	5 m	18.5	64.3	14.5	2.5	0.1	0.1	1.5 \pm 0.2	2	Slightly disturbed
	12.5 m	14.1	66.1	16.3	2.7	0.4	0.4	1.7 \pm 0.2	2	Slightly disturbed

2.3.3 Multivariate characterization of the benthic community

Benthic communities (untransformed data) varied as a function of the interaction between treatment and distance (Table 6) such that assemblages differed between mussel and reference sites and among distances in mussel sites but not between distances in reference sites. Within mussel sites, assemblages at 0 m differed from those at 5 and 12.5 m (Table 6) as shown in Figure 11. SIMPER analysis showed that differences between the 0 m and the others distances were mostly related to a greater abundance of three species: the bivalve *G. triangularis* and the polychaetes *S. bulbosa* and *S. taylori* (Table 7), which were found close to mussel structures (Figure 9). SIMPER analysis also showed that the polychaete *Cirriformia tentaculata* was more abundant further from *bouchots* (Appendix 2) and contributed to the dissimilarity among distances (Table 7). Sites within treatments (i.e., mussel *versus* reference) were also shown to be an important source of variation in the analysis (Table 6).

Analysis of community structure based on presence/absence transformed data found that sites within treatments differed but no other significant effect or interaction (Table 6).

Table 6. Results of permutational multivariate ANOVA testing the effect of *Treatment* (T), *Site* (S) nested within *Treatment*, *Orientation* (O), *Distance* (D) and their interactions on the benthic assemblage based on the Bray-Curtis dissimilarity matrix. The species assemblage was calculated on untransformed data and on presence/absence transformed data. Statistically significant values are highlighted in bold.

Sources of variation	df	Untransformed data			Presence/Absence		
		MS	pseudo-F	p (perm)	MS	pseudo-F	p (perm)
T	1	85398	1.806	0.1155	36293	1.330	0.2453
S(T)	4	47297	30.871	0.0001	27289	20.404	0.0001
O	1	1313	0.719	0.6139	2416	1.873	0.1521
D	3	3201	1.672	0.0342	2425	1.482	0.0590
T × O	1	2577	1.410	0.2807	2873	2.228	0.1068
T × D	3	3394	1.773	0.0176	2157	1.319	0.1393
O × D	3	1625	1.014	0.4511	1209	0.895	0.6036
T × O × D	3	1322	0.825	0.7293	721	0.534	0.9452
S(T) × O	4	1828	1.193	0.1344	1290	0.964	0.5550
S(T) × D	12	1915	1.250	0.0160	1636	1.223	0.0416
S(T) × O × D	12	1602	1.046	0.3280	1350	1.010	0.4597
Residual	144	1532			1337		

Pair-wise test for the interaction "T × D" (untransformed data) for pair levels of factor distance

Mussel sites		t	p (perm)	Reference sites	t	p (perm)
	0 m – 1 m	1.442	0.0588	0 m – 1 m	0.842	0.6500
	0 m – 5 m	1.513	0.0432	0 m – 5 m	0.789	0.7600
	0 m – 12.5 m	1.890	0.0066	0 m – 12.5 m	0.840	0.6243
	1 m – 5 m	0.793	0.6911	1 m – 5 m	0.813	0.7464
	1 m – 12.5 m	0.985	0.3953	1 m – 12.5 m	1.153	0.1982
	5 m – 12.5 m	0.909	0.4953	5 m – 12.5 m	0.873	0.5935

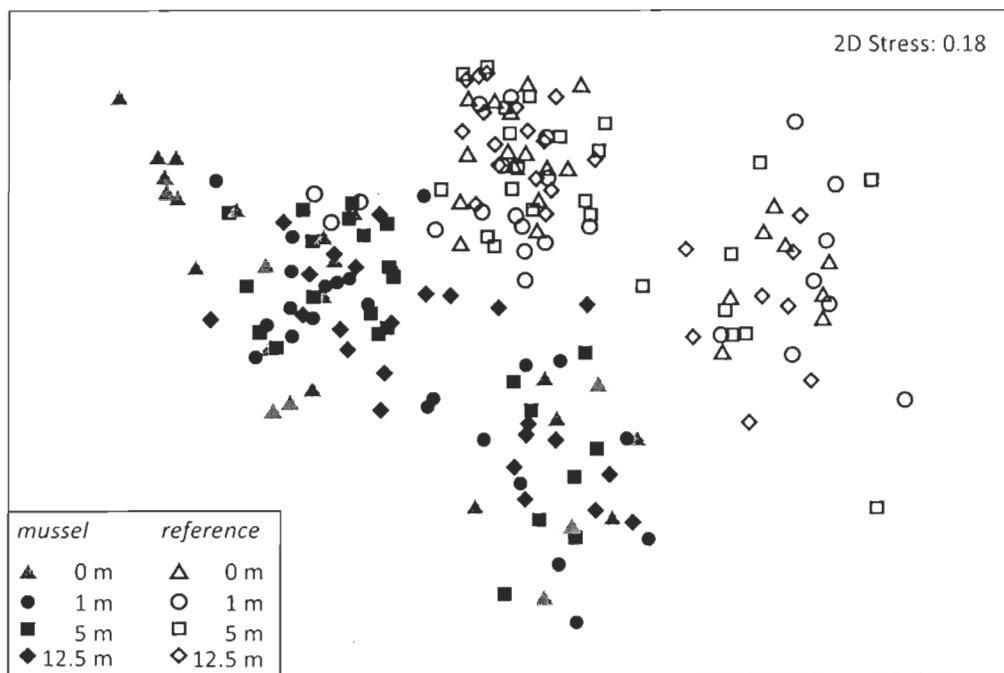


Figure 11. Non-metric multidimensional scaling (nMDS) ordination based on the Bray-Curtis dissimilarity matrix calculated on untransformed data for benthic samples collected at mussel sites and reference sites, at four distances from the mussel aquaculture structures. Gray triangles represent samples collected at 0 m in the mussel treatment, which differed significantly from the 5 and the 12.5 m distance (see Table 6).

Table 7. Species-specific contribution to total dissimilarity (%, raw abundance data) of benthic community among distances in mussel sites.

1m	total: 72.75% <i>Goodallia triangularis</i> 50.7 <i>Sphaerosyllis bulbosa</i> 5.9 <i>Sphaerosyllis taylori</i> 4.5		
5m	total : 72.51% <i>Goodallia triangularis</i> 51.5 <i>Sphaerosyllis taylori</i> 6.1 <i>Sphaerosyllis bulbosa</i> 5.8	total : 65.80% <i>Goodallia triangularis</i> 44.7 <i>Sphaerosyllis taylori</i> 7.7 <i>Sphaerosyllis bulbosa</i> 6.2	
12.5m	total : 74.32% <i>Goodallia triangularis</i> 51.1 <i>Sphaerosyllis bulbosa</i> 5.5 <i>Sphaerosyllis taylori</i> 4.7	total : 66.24% <i>Goodallia triangularis</i> 43.9 <i>Cirriformia tentaculata</i> 6.6 <i>Sphaerosyllis bulbosa</i> 5.9	total : 65.05% <i>Goodallia triangularis</i> 46.1 <i>Sphaerosyllis taylori</i> 8.3 <i>Cirriformia tentaculata</i> 6.7
	0m	1m	5m

2.3.4 Sediment grain size and benthic assemblage correlation

Gradient lengths were first explored using canonical correspondence analysis to estimate standard deviation. Detrended canonical analysis (DCA), detrending by segments, provides values between 2.6 to 3.7 SD. Values in the range between 3 and 4 indicate that both linear and unimodal methods can be used (Leps & Smilauer 2003); unimodal ordination was used for subsequent analyses. This method is also appropriate to address the peculiarities of the database (Leps & Smilauer 2003).

Canonical correspondence analysis revealed a significant relationship between benthic assemblage structure and 14 sediment grain sizes (Table 8). Together, the first and second principal CCA axes accounted for 45.0% of the relationship between assemblage structure and sediment grain size (27.1 and 17.9%, respectively). Sediments of 2360 to 5600 µm (very fine to fine gravel) were important factors describing the first axis, with high correlations values (0.6336 to 0.7656). On the second axis, 2000 to 2800 µm sediments (very coarse sand to very fine gravel) were the most positively correlated factors (0.3041 to 0.4180). For both axes, numerous sediment grain sizes were negatively correlated (Table 8).

To simplify Figure 12 and Table 9, only the sediment classes with a significant threshold of $\alpha = 0.01$ from Table 8 were used to evaluate correlations. The spatial arrangement of samples relative to sediment grain sizes showed three distinct patterns (Figure 12). Samples in the upper-right section of the ordination graph were strongly correlated to coarse sediments (gravel); these were collected from the reference sites (R1, R2, R3). Samples grouped in the left portion of the

graph were collected at the M1 and M2 mussel sites and were associated with finer sediments (sand). The third group is in the lower right portion of the figure and is composed of samples from the M1 mussel site. These samples were best correlated to both coarse (fine gravel) and fine sediments (silt).

Table 9 shows the correlation between the nine constant taxa and the significant sediment grain sizes (Table 8, with $\alpha = 0.01$). The species *S. bulbosa* was strongly associated with very fine sediments (silt) whereas *G. triangularis*, *S. swedmarki*, *S. taylori*, and *S. garciai* were correlated with coarse sand (Table 9).

Table 8. Results for canonical correspondence analysis (CCA) including the Monte Carlo permutation test of macrofauna species abundance and corresponding sediment grain size classes. The conditional effect summary is included.

			Axis 1	Axis 2	
	Descriptive terminology ¹ and sediment grain size (μm)	Inter-set correlations	Conditional effects		
		Axis 1	Axis 2	p	F-ratio
↑ coarser sediment	Medium gravel	13200	0.089	-0.071	0.494
	Medium gravel	11200	0.281	-0.110	0.096
	Medium gravel	9500	0.373	-0.249	0.078
	Fine gravel	8000	0.429	-0.240	0.066
	Fine gravel	6700	0.531	-0.241	0.306
	Fine gravel	5600	0.634	-0.310	0.006
	Fine gravel	4750	0.720	-0.276	0.002
	Very fine gravel	4000	0.755	-0.070	0.002
	Very fine gravel	3350	0.766	0.149	0.312
	Very fine gravel	2800	0.753	0.304	0.002
	Very fine gravel	2360	0.654	0.418	0.196
	Very coarse sand	2000	0.380	0.368	0.016
	Very coarse sand	1700	-0.227	0.123	0.008
	Very coarse sand	1400	-0.524	-0.010	0.172
	Very coarse sand	1180	-0.651	-0.087	0.018
	Coarse sand	1000	-0.666	-0.188	0.002
	Coarse sand	850	-0.624	-0.175	0.982
	Coarse sand	710	-0.535	-0.184	0.004
	Coarse sand	600	-0.479	-0.200	0.986
↓ finer sediment	Medium sand	500	-0.453	-0.233	0.178
	Medium sand	425	-0.378	-0.365	0.980
	Medium sand	355	-0.230	-0.371	0.002
	Medium sand	300	-0.224	-0.353	0.838
	Fine sand	250	-0.112	-0.349	0.066
	Fine sand	212	-0.026	-0.293	0.004
	Fine sand	180	-0.025	-0.133	0.168
	Fine sand	150	-0.148	-0.042	0.002
	Very fine sand	125	-0.157	-0.096	0.728
	Very fine sand	106	-0.077	-0.216	0.848
	Very fine sand	90	0.178	-0.360	0.350
	Very fine sand	75	0.209	-0.344	0.308
	Silt	63	0.355	-0.459	0.002
	Silt	< 63	0.499	-0.408	0.044
					1.53

¹ according to Blott & Pye (2001)

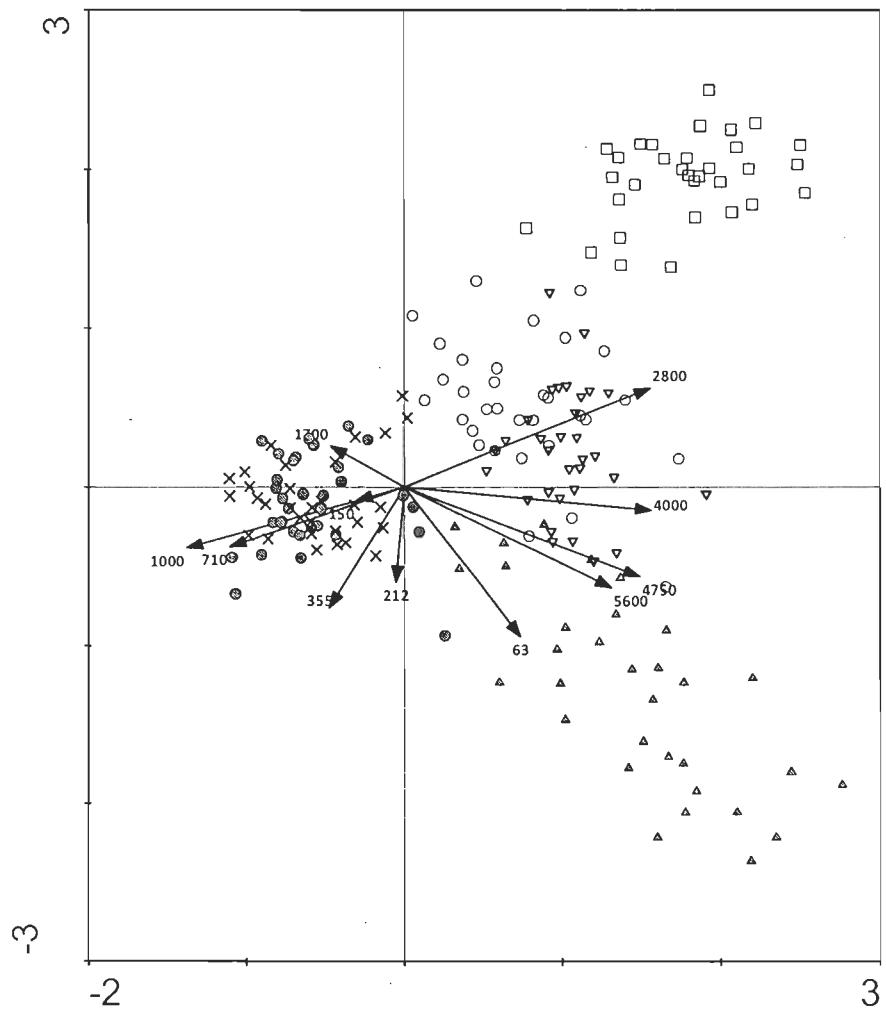


Figure 12. Canonical correspondence analysis (CCA) biplot of benthic macrofauna at six sampling stations, with corresponding sediment grain size. CCA calculated for untransformed abundance data and matrix of 11 significant ($p < 0.01$, see Table 8) sediment grain sizes tested (arrows, with size in μm). Stations: ▲ M1, ● M2, × M3, ▽ R1, ○ R2, □ R3.

Table 9. Correlation between constant taxa (frequency $\geq 50\%$) and significant sediment grain sizes (μm). Strongest correlations are indicated in bold.

Constant taxa ¹	← coarser sediment							finer sediment →			
	5600	4750	4000	2800	1700	1000	710	355	212	150	63
<i>Goodallia triangularis</i>	-0.151	-0.231	-0.157	-0.151	0.0003	0.171	0.233	0.125	-0.031	-0.045	-0.153
Molgulidae	-0.063	0.066	0.173	0.092	0.031	0.171	0.150	0.010	-0.057	-0.037	-0.229
Nematoda	-0.009	-0.151	-0.075	-0.041	0.103	-0.053	-0.080	-0.003	-0.071	-0.110	0.101
Nemertina	0.247	0.288	0.304	0.271	0.213	0.091	-0.079	-0.340	-0.272	-0.237	0.217
<i>Notomastus latericeus</i>	-0.085	0.061	-0.102	-0.109	-0.272	-0.207	-0.151	0.142	0.240	0.255	0.217
<i>Salvatoria swedmarki</i>	-0.343	0.206	-0.405	-0.286	0.308	0.453	0.606	-0.002	-0.184	-0.022	0.163
<i>Sphaerosyllis bulbosa</i>	0.210	0.130	0.052	0.075	0.078	0.042	0.030	-0.165	-0.034	0.056	0.496
<i>Sphaerosyllis taylori</i>	-0.223	-0.247	-0.179	-0.347	0.108	0.459	0.327	-0.327	-0.318	-0.245	0.019
<i>Syllis garciai</i>	-0.203	-0.105	-0.157	-0.116	0.226	0.360	0.327	-0.151	-0.230	-0.083	0.160

¹ according to Guille (1970)

2.4 Discussion

This study provides an important baseline in the understanding of the impacts of mussel aquaculture on macrobenthic assemblages of coarse sediment in a dynamic high energy intertidal system, a relatively unknown habitat in comparison to subtidal muddy ones. Moreover, even though the potential impacts of shellfish farming on low energy soft bottom benthic environments are fairly well known (Chamberlain et al. 2001, Crawford et al. 2003, Callier et al. 2007), the influence of mussel culture in high energy intertidal systems remains undocumented. In order to enhance our knowledge on these subjects, this study was conducted in the highly dynamic intertidal system of the Chausey Archipelago, France, specifically in coarse sediments habitat dominated by *Glycymeris glycymeris*. Results support our initial hypothesis that mussel aquaculture structures (*bouchots*) have a limited and small-scale influence on both sediment properties and on benthic assemblage structure.

2.4.1 Sediment properties

This study revealed that farming mussels on *bouchots* was not correlated to sediment organic enrichment in the vicinity of the structures. This is in contrast to the majority of studies that have examined suspended farm systems and found benthic impacts linked to organic loading related to biodeposition from cultured bivalves. Moreover, the response of benthic assemblages to mussel farming activities in the studied *bouchot* system rather seems to be linked to modifications of the hydrodynamic regime brought about by the physical structure of the *bouchots*. Hartstein & Rowden (2004) found that within the three mussel culture sites they

studied, the one with the strongest current regime was not organically enriched by mussel farming. High-energy systems with strong currents limit organic enrichment by enhancing the dispersal of mussel biodeposits. Because the mussel aquaculture structures in Chausey Archipelago are emergent from the water at low spring tides, the sampling design used could not have detected a temporally variable organic loading, as may occur if biodeposits accumulated around *bouchots* during high tides. However, as the more labile portion of biodeposits is released within hours of deposition (Fabiano et al. 1994), the impact due to organic loading may occur over short time scales, when the tide is high and infauna are most active. This may be undetectable by our sampling for organic matter in the permeable sediments of the Chausey aquaculture sites at low tide.

A complementary study done within RIMEL has shown that mussel farming has a significant effect on total lipid content in sub-surface sediments (Suroy 2009). In that study, the total lipid content within sub-surface sediments at three sites within the Chausey Archipelago, including mussel farm and reference sites was analyzed. Particulate organic matter in sediments was shown to originate mainly from diatoms and brown algae in both mussel and reference sites. However, fatty acid biomarker analysis revealed fatty acid profiles that differed significantly between mussel and reference sites, showing a modification of the nature of the organic matter present. Although these complementary studies provide different results of organic matter enrichment, the results are not entirely inconsistent. Rather, they revealed the need for sensitive analyses to detect the effects of mussel aquaculture in highly dynamic systems, and maybe especially in coarse and permeable sediments.

Although this study showed that mussel structures did not induce sediment organic enrichment in the Chausey Archipelago, a significant trend of progressive sediment coarsening and a significant decrease in skewness in the direction of *bouchots* was observed. These results suggest the importance of local hydrodynamic regimes on sediment properties in this part of the English Channel, mainly dominated by coarse sediment habitat (Retière 1979). In the reference sites, coarse sediment habitats reveal a strong hydrodynamism that limits deposition of finer particles but patterns are more distinct in mussel sites. Even if sediments are finer overall in mussel sites, reflecting decreased current speed and heightened deposition, there was also fine-scale variation within mussel sites such that sediments are coarser close to the *bouchots*. This may result from increased local current speeds or turbulence close to *bouchots* which does not allow the deposition of finer particles close to *bouchots*, as suggested by SEAMER (2000).

The presence of structures placed in a marine environment, such as mussel posts, inevitably leads to modifications of the localized flow pattern (SEAMER 2000). These modifications consist of an increase both in speed of flow and in turbulence intensity (Whitehorse 1998). Numerous phenomena result from these changes including the contraction of flow, the occurrence of reflection and diffraction of waves, and the pressure differentials in the soil that may produce quick conditions of liquefaction allowing material to be carried off by currents (Sumer et al. 2001). These different phenomena usually cause an increase in the local sediment transport capacity and thus lead to scour (Whitehorse 1998). In the Chausey Archipelago, this was visually observed in the field at a local scale (around a single *bouchot*) and at a global scale resulting both in a depression in the sediment upstream of the *bouchot* lines and in an accumulation of sediment downstream of the *bouchot* lines, as suggested by Sornin (1981). Thus,

results from this study have clearly demonstrated that the *bouchots* set in a highly dynamic environment generate scour and consequently influence the spatial distribution of sediment grain size.

2.4.2 Macrobenthic community

This project showed that mussel aquaculture had a small-scale influence on macrobenthic assemblage structure in the highly dynamic system of the Chausey Archipelago. The pattern of sediments being more coarse closer to mussel culture structures suggests that current speeds are increased locally by their presence thus increasing the heterogeneity of benthic macrofauna assemblage structure in the vicinity of the mussel structures. The high variability in the abundance of various taxa among samples from a specific distance, coupled with a small-scale heterogeneity of the sediments may explain these differences in benthic structure. Moreover, although taxa composition was almost similar in both mussel and reference sites, the dominance by some species, such as *Goodallia triangularis*, vary significantly among samples, explaining the high level of variance. The biology and ecology of this bivalve species, commonly found in coarse sediment habitats, are relatively unknown but its high abundance in mussel sites, especially in the vicinity of *bouchots*, suggests a preference for coarse sediments and probably to local organic enrichment, as suggest by Suroy (2009). Indeed, some surface deposit-feeder species, such as the polychaete *Cirriformia tentaculata*, were also abundant in the vicinity of *bouchots*. These differences observed using multivariate analysis were not detected using either AMBI or univariate indicators. As observed by many authors, multivariate analyses can have greater sensitivity and can be more informative than univariate methods because they integrate the effects of the abundance of many

taxa or other variables into a single entity (Keough & Quinn 1991, Warwick & Clarke 1991, Downes et al. 2002, Drouin et al. 2009).

This study also revealed the importance of syllid polychaetes in terms of abundance and species richness in the *G. glycymmeris* coarse sediment habitat of the Chausey Archipelago. Contrary to *G. triangularis*, some syllid species, such as *Salvatoria swedmarki* and *Syllis campoyi*, were almost exclusively present at reference sites. In contrast, *Sphaerosyllis bulbosa* was more abundant in the vicinity of the mussel structures. According to these examples, each syllid species showed specific responses to the presence of mussel farming activities. These observations suggest that syllid polychaetes are very sensitive to changes in the grain size distribution and modifications of the rate and nature of organic matter induced by mussel farming. They could therefore be very useful as species indicators to detect anthropogenic effects of shellfish farming especially in the studied habitat.

2.4.3 Ecological indicators

Callier et al. (2008) have emphasized the importance of appropriate ecological indicators to determine the influence of shellfish farming on the benthic environment, because the *a priori* choice of ecological indicators may influence the interpretation of results. In this project, evidence of the effects of the *bouchots* depends on the indicator used. Except for total abundance, number of taxa and variation in taxonomic distinctness, all other univariate biological indices examined in this study, including AMBI, failed to detect significant mussel culture-related effects on the benthic habitat. Diversity indices, such as the Shannon-Wiener index, are widely used because of the easy

interpretation, but such indices are not necessarily representative of the ecological importance of a community or a change in community structure (Downes et al. 2002). In the case of the sedimentary characterization, both univariate indicators mean grain size and skewness and the multivariate indicator detected small-scale effect of the aquaculture structures whereas the sediment sorting index did not. A combined approach using both univariate and multivariate indicators allows a more detailed view and leads to conclusions that rather reflect the reality.

AMBI did not detect impacts due to mussel culture structures. However, the method is based on the sensitivity/tolerance of species, a high AMBI coefficient indicating a poor ecological status. Based on this index, the study sites were classified as being slightly disturbed. Most identified taxa were classified into ecological group II (indifferent to pollution), including five of the nine constant taxa. According to Borja et al. (2000), a dominance of ecological group II is a characteristic of estuarine communities in sites with organic matter inputs. However, as the Chausey Archipelago is a marine system, results from these methods should be cautiously interpreted.

The difficulty of classifying taxa into ecological groups may represent a lack of knowledge about certain groups. For example, all the species of the family Syllidae were classified into the same group. For many years, scientists thought that all syllids were carnivores but Giangrande et al. (2000) suggested that they were much more variable in their diet than previously assumed and that several species are not carnivorous. This example highlights the fact that the baselines in the elaboration of models were not always right and, consequently, results from those models should be interpreted carefully.

2.4.4 Sediment and macrofauna relationship

Although Gray (1974, 2002) outlined the strong relationship between the structure of marine benthic soft-sediment communities and the texture of the sediment they inhabit, information on coarser soft-bottom sediments is scarce and thus results from this study provide important new data. In the Chausey Archipelago, benthic assemblages in mussel sites were mostly related to finer sediment than those in reference sites. However, the low correlation between grain size and benthic community structure suggests that more detailed studies need to be done. Sediment grain size is not the only factor influencing benthic community, and the analysis of local hydrodynamic regimes combined with sensitive organic matter analysis and ecological relationships among species are factors of interest that should be considered further to better understand mussel farming impacts.

In the Chausey Archipelago, considering that the presence of mussel farm installations seem to decrease of sedimentary particle size but not increase organic enrichment, the spatial extension of the already present mussel farms may shift benthic assemblage structure toward being characterized by species strongly associated with very fine sediments, such as some syllid species.

2.5 Conclusion

If mussel farming can generally be considered as a source of anthropogenic disturbance, this study shows that this activity, as done in the highly dynamic intertidal system of the Chausey Archipelago was causes only minor modifications of the benthic environment. Specifically, this influence occurred at a small-scale, close to the *bouchots* (1 meter) suggesting that hydrodynamics are the predominant mechanism of influence. Currents disperse mussel biodeposits and limit the deposition of fine sediments and organic matter enrichment. Chausey is a highly fragmented archipelago (i.e., nine different habitats *sensu* Godet 2008) with mussel farms located on *G. glycymeris* coarse sediment habitat. Consequently, the small-scaled patterns on the benthic environment highlighted by this study are only representative of this habitat. It would be interesting to further evaluate how mussel farms using *bouchots* influences benthic processes in other types of habitat, such as muddy ones. Most mussel farming using *bouchots* in France is done in high energy muddy habitat (i.e., Mont Saint-Michel Bay). Using the experimental design from the present study could be a first step in the elaboration of a reference protocol to evaluate the generality of mussel aquaculture effects on the benthic environment of the French Cotentin coastal zone.

An interesting outcome of this project was that several species of syllid polychaetes were observed. Even though this family of polychaetes was dominant in the coarse sediment habitat studied, our results do not allow generalization about the influence of aquaculture to this polychaete family as a whole as the various species within the family responded differently to the presence of mussel installations. Thus, although the taxonomy of the Syllidae has been clarified,

mainly by San Martin (2003) within the last few years, the ecology, tolerance to disturbances, and specific roles within the trophic web of the family remain poorly known. Giangrande et al. (2000) have recently highlighted that the diet of syllids is not homogenous. It could thus be interesting to develop a new index that takes into account the heterogeneity of this family because of its apparent sensitivity to sedimentary characteristics of intertidal coarse sediment habitats. Thus, syllids could serve as biological indicators to measure mussel farming influences on ecosystem (species relationships, hierarchy and trophic web complexity). Also, it would be necessary to determine the diets of dominating syllids by the organic matter analysis (isotopes and lipid content), especially for the most sensitive species.

This project examined the small-scale effect of mussel aquaculture installations but oysters and clams are also cultivated in the Chausey Archipelago. The influence of these other culture types should also be investigated at the archipelago scale, both at the single and the synergetic level. These species are cultivated using different methods; manila clams (*Ruditapes philippinarum*), an infaunal species, are grown in soft sediment using highly mechanized practices and their culture has profoundly altered the structure of the benthic assemblage (Toupoint et al. 2008). Cupped oysters (*Crassostrea gigas*) are cultivated on tables within bags. According to Kervella et al. (2010), these bivalves produce comparatively much more biodeposits and tables have a large influence on local hydrodynamics. Consequently, organic enrichment should, *a priori*, be greater, and may lead to a substantial modification of the structure of benthic assemblages. Given this, global studies including all shellfish farming activities (mussels, oysters, and clams) should be useful for sustainable management in a growing multi-culture practices context.

CHAPITRE 3

CONCLUSION GÉNÉRALE

La présente étude avait pour but d'estimer le rôle des installations mytilicoles sur l'environnement benthique de sédiments grossiers d'un système intertidal soumis à un hydrodynamisme intense et ce, dans un contexte général de gestion et de conservation des écosystèmes d'un site à haute valeur patrimoniale, l'archipel des îles Chausey. Les résultats de cette étude ont ainsi permis de confirmer l'hypothèse initiale à savoir que les structures mises en place pour les activités mytilicoles (bouchots) influencent les caractéristiques sédimentaires de même que la structure de la communauté benthique, mais uniquement à petite échelle. Ces données permettront à l'industrie conchylicole de disposer d'outils de suivis pertinents permettant d'attester, notamment au regard des instances européennes, la prise en compte de la notion de patrimoine naturel à Chausey et, le cas échéant, d'orienter les modes d'activités.

3.1 Un effet à petite échelle

L'étude de l'environnement benthique de l'habitat de sédiments grossiers à *Glycymeris glycymeris* nous a permis de révéler une influence localisée des installations mytilicoles se traduisant par (1) une augmentation, à petite échelle, de la taille des particules sédimentaires, (2) une augmentation de l'hétérogénéité, toujours à petite échelle, des assemblages faunistiques et (3) aucune différence du contenu en matière organique des sédiments. Dans ce système intertidal fortement dynamique, la présence des installations mytilicoles induit un impact mineur

sur le substrat et s'étend sur moins de 1 mètre au pied des installations de culture, ce qui porte à croire que l'intensité de l'hydrodynamisme auquel le site est soumis est une pression environnementale naturelle prédominante sur l'environnement benthique et qu'elle tamponne les effets induits par la mytiliculture. Les courants semblent fortement disperser les biodépôts produits par les moules cultivées, tout en limitant la déposition de particules sédimentaires fines et l'enrichissement organique des sédiments (Harstein & Rowden 2004).

En ce sens, nos résultats ont montré l'influence localisée des installations mytilicoles sur la granulométrie des sédiments, ceux-ci étant plus grossiers au pied des bouchots, traduisant une augmentation localisée de la vitesse d'écoulement naturel du flot. Parallèlement aux modifications de granulométrie du sédiment, la structure de la communauté d'invertébrés benthiques change près des bouchots. Bien que les indices écologiques classiques d'équitabilité (J') et de diversité (H') ne montrent aucun effet des installations mytilicoles, l'abondance d'organismes est significativement plus élevée au pied des installations. Les installations aquacoles elles-mêmes influencent peut-être la structure de la communauté benthique, en créant un récif artificiel dans le milieu et en constituant une source de nourriture et un habitat pour certaines espèces (McKindsey et al. 2006). De plus, le sédiment étant plus grossier au pied des bouchots, il y a plus d'espace libre dans le substrat et donc, un potentiel d'habitat pour plus d'espèces interstitielles.

La présence d'installations mytilicoles dans un système intertidal peut être considérée comme une perturbation sur l'environnement benthique, mais il importe de préciser qu'une perturbation n'a pas nécessairement une valeur négative. À la lumière des résultats de ce projet, la zone intertidale de l'archipel Chausey semble être, en termes de développement durable, un

lieu approprié pour l'établissement de parcs mytilicoles puisque l'impact de ces activités sur le fond est limité à quelques mètres et ce, au pied des installations. Cependant, à l'échelle de l'archipel, il semble que les installations mytilicoles modifient la structure des assemblages benthiques puisque les sédiments et les assemblages benthiques diffèrent clairement entre les sites mytilicoles et les sites références. Il y aurait donc d'une part un effet très localisé des bouchots et d'autre part, un effet étendu à l'échelle des sites, rendant les quelques mètres impactés par la mytiliculture non négligeable en termes de surface perturbée. Ces deux échelles spatiales devraient donc être considérées en parallèle dans une optique de gestion durable.

3.2 De Chausey au Golfe Normand-Breton

Chausey est un archipel particulièrement fragmenté en termes d'habitats. Il est constitué de neuf habitats et parmi ceux-ci, les parcs mytilicoles sont situés dans l'habitat de sédiments grossiers à *Glycymeris glycymeris* (Godet 2008). Les patrons observés à petite échelle dans le cadre de cette étude sont limités à ce type d'habitat. Cependant, tel que montré par Retière (1978) et Trigui (2009), il y a peu de variation spatiale des assemblages benthiques dans les habitats de sédiments grossiers à *G. glycymeris* dans le Golfe Normand-Breton. De plus, les assemblages benthiques de la Manche Orientale diffèrent peu de ceux de la Manche Occidental, bien que la diversité augmente graduellement de l'est vers l'ouest (Retière 1978). Ainsi, les patrons observés dans les installations mytilicoles de Chausey ne sont pas nécessairement limités à cet archipel mais peuvent être transposés à l'ensemble des habitats de sédiments grossiers du Golfe Normand-Breton, voire même de la Manche Occidentale.

Il serait de plus intéressant d'évaluer l'influence des installations mytilicoles sur les processus benthiques d'autres types d'habitats constituant le littoral Normand-Breton, tels les habitats plus envasés ou encore ceux soumis à une dynamique hydrosédimentaire de moindre intensité qu'à Chausey. Pour ce faire, l'utilisation du plan d'échantillonnage proposé dans cette étude pourrait être une première étape vers l'élaboration d'un protocole unique et simplifié permettant de détecter les effets des activités mytilicoles, protocole qui pourrait être applicable à tous les types d'habitats. D'abord, ce protocole peut déjà être transposé sur les habitats intertidaux de sédiments grossiers de l'ensemble du littoral normand, voire de la façade maritime Manche/Mer du Nord (France). Il demeure toutefois primordial de tenir compte des caractéristiques propres à chaque milieu et de ne pas appliquer aveuglément d'un site à l'autre un plan d'échantillonnage. Plusieurs études ont d'ailleurs déjà largement souligné l'importance de la structure du plan d'échantillonnage (Underwood 1993, 1994, 2000a, 2000b, Underwood & Chapman 2003, Bishop 2002). En tenant compte des particularités de chaque site, l'approche proposée dans cette étude pourrait donc, à terme, être généralisée et permettre l'évaluation des impacts liés à la mytiliculture sur l'environnement benthique de l'ensemble de la Manche Occidentale et ce, en tenant compte du type d'habitat sur lequel s'étendent les parcs mytilicoles.

3.3 Des indices adaptés

Un fait particulièrement intéressant qui ressort de cette étude est l'observation de plusieurs espèces de polychètes appartenant à la famille des Syllidae, incluant l'identification de deux nouvelles espèces, *Prophaerosyllis chauseyensis* et *Prophaerosyllis laubieri* (Olivier et al. en prép.). Bien que les Syllidae soient dominants dans l'habitat de sédiments grossiers étudiés, nos

résultats ne permettent pas de tirer des conclusions générales quant à l'influence des pratiques mytilicoles sur cette famille, car les différentes espèces trouvées ont montré des réponses différentes vis-à-vis de la présence des bouchots. La taxonomie de ces polychètes de petite taille a grandement été précisée ces dernières années et ce, principalement grâce aux travaux de San Martin (2003). Néanmoins, leur écologie de même que leur tolérance face aux perturbations et leur rôle spécifique dans l'écosystème demeurent peu connus. À ce propos, Giangrande et al. (2000) ont récemment souligné le fait que la diète des Syllidae est hétérogène, contrairement à ce qu'il était jusque-là admis dans la littérature. De fait, les connaissances limitées sur l'écologie de cette famille ne nous permettent pas de juger, pour l'instant, d'un éventuel effet des bouchots sur la fonctionnalité de l'écosystème.

Plusieurs indices écologiques, tels AZTI Marine Biotic Index (AMBI) ou World Infaunal Trophic Index (ITI), s'appuient sur les connaissances existantes pour classifier les espèces, connaissances souvent limitées quoique de plus en plus de données soient disponibles à ce jour. Patrício et al. (2009) ont récemment montré que la robustesse de différents indices écologiques varie spatialement et temporellement, ce qui souligne l'importance de bien comprendre leur comportement, d'autant plus qu'ils occupent actuellement une place de choix dans les programmes de gestion et de protection des zones côtières marines. Aussi, ces indices ne sont pas toujours sensibles aux types d'habitats étudiés. En ce sens, il pourrait être intéressant de développer un nouvel indice adapté à un habitat de sédiment grossier de zone intertidale et basé sur des espèces dominantes dans ce milieu. Les Syllidae pourraient servir d'espèces indicatrices potentielles de l'habitat de sédiments grossiers à *G. glycymeris* ainsi que de marqueurs pour l'influence de la mytiliculture sur le fonctionnement de l'écosystème benthique. En effet, ce projet

a d'une part montré leur dominance au sein de l'habitat à sédiments grossiers et a d'autre part souligné que ces espèces réagissent clairement à ses caractéristiques sédimentaires.

3.4 Des cultures diversifiées

Ce projet a étudié l'effet à petite échelle des bouchots à moules sur l'environnement benthique, mais la palourde japonaise (*Ruditapes philippinarum*) et l'huître creuse (*Crassostrea gigas*) sont aussi cultivées à Chausey. Les techniques de culture diffèrent pour ces espèces; la palourde japonaise est un bivalve qui s'enfouit dans le sédiment. Les pratiques sont dans ce cas largement mécanisées et altèrent profondément la structure des assemblages benthiques (Toupoint et al. 2008). Pour sa part, l'huître creuse est cultivée en poches, sur des tables. Les huîtres produisent, comparativement à d'autres espèces cultivées, une quantité importante de biodépôts et les tables ont une influence notable sur l'hydrodynamisme local (Kervella et al. 2010). L'enrichissement organique devrait *a priori* être plus grand ce qui peut mener à de substantielles modifications de la structure des assemblages benthiques. Par conséquent, les impacts de ces trois types de cultures pouvant être différents, ils devraient d'une part être évalués indépendamment pour chaque type de culture, mais également en termes de synergie potentielle entre les différentes cultures.

Pour conclure, bien que la présente étude n'ait pas révélé d'influence particulièrement néfaste de la mytiliculture sur l'environnement benthique, cette influence demeure néanmoins présente et ce, à deux échelles distinctes. D'une part, elle est très claire au pied des installations de culture. D'autre part, ce projet montre clairement un effet de la mytiliculture à l'échelle des

sites. Il importe donc de considérer ces deux échelles de même que l'action combinée de l'ensemble des pratiques conchylioles à l'échelle de l'écosystème. Dans une optique de gestion durable, cela permettra d'assurer la pérennité des ressources de cet archipel à haute valeur patrimoniale. De plus, de par son hétérogénéité d'habitats naturels et la concentration d'activités conchylioles, Chausey est un site d'étude permettant de généraliser les patrons observés à de nombreux autres sites des côtes de la Manche ainsi qu'à la côte de l'Atlantique européen. Cette étude est donc un apport considérable d'informations pour l'avancement des connaissances sur les interactions aquaculture-environnement, en sur les systèmes de culture sur bouchots dans un milieu particulièrement dynamique.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Andersen JH, Conley DJ (2009) Eutrophication in coastal marine ecosystems: towards better understanding and management strategies. *Hydrobiologia* 629: 1-4.
- Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26: 32-46.
- Anderson MJ, Gorley RN, Clarke KR (2008) PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods. PRIMER-E, Plymouth, UK, 214 pp.
- Beadman HA, Kaiser MJ, Galanidi M, Shucksmith R, Willows RI (2004) Changes in species richness with stocking density of marine bivalves. *Journal of Applied Ecology* 41: 464-475.
- Bishop MJ, Underwood AJ, Archambault P (2002) Sewage and environmental impacts on rocky shores: necessity of identifying relative spatial scales. *Marine Ecology Progress Series* 236: 121-128.
- Black KD (2001) Environmental impacts of aquaculture. Sheffield Academic Press, Sheffield, 214 pp.
- Blott S, Pye K (2001) Gradistat: Grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediment. *Earth Surf Process Landforms* 26: 1237-1248.
- Borja A, Franco J, Perez V (2000) A Marine Biotic Index to establish the ecological quality of soft-bottom benthos within European estuarine and coastal environments. *Marine Pollution Bulletin* 40: 1100-1114.

Borja A, Muxika I (2005) Guidelines for the use of AMBI (AZTI's Marine Biotic Index) in the assessment of the benthic ecological quality. *Marine Pollution Bulletin* 50: 787-789.

Borja A, Muxika I, Franco J (2003) The application of a Marine Biotic Index to different impact sources affecting soft-bottom benthic communities along European coasts. *Marine Pollution Bulletin* 46: 835-845.

Cabioch L (1968) Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. *Cahiers de Biologie Marine* 9(5) : 493-720.

Callier MD (2008) Influence de la mytiliculture (*Mytilus edulis* L.) sur les caractéristiques physico-chimiques du sédiment et sur les communautés macrobenthiques. Thèse de doctorat de l'Université du Québec à Rimouski, Canada, 278 pp.

Callier MD, McKinsey CW, Desrosiers G (2007) Multi-scale spatial variations in benthic characteristics at a mussel farm, Great-Entry Lagoon. *Marine Ecology Progress Series*, 348: 103-115.

Callier MD, McKinsey CW, Desrosiers G (2008) Evaluation of indicators used to detect mussel farm influence on the benthos: two case studies in the Magdalen Islands, Eastern Canada. *Aquaculture* 278: 77-88.

Callier MD, Richard M, McKinsey CW, Archambault A, Desrosiers G (2009) Responses of benthic macrofauna and biogeochemical fluxes to various levels of mussel biodeposition: An *in situ* "benthocosm" experiment. *Marine Pollution Bulletin* 58: 1544-1553.

Callier MD, Weise AM, McKinsey CW, Desrosiers G (2006) Sedimentation rates in a suspended mussel farm (Great-Entry Lagoon, Canada): biodeposit production and dispersion. *Marine Ecology Progress Series*, 322: 129-141.

Chamberlain J, Fernandes TF, Read P, Nickell TD, Davies IM (2001) Impacts of biodeposits from suspended mussel (*Mytilus edulis* L.) culture on the surrounding surficial sediments. ICES Journal of Marine Science 58: 411-416.

Christensen PB, Glud RN, Dalsgaard T, Gillespie P (2003) Impacts of longline mussel farming on oxygen and nitrogen dynamics and biological communities of coastal sediments. Aquaculture 218: 567-588.

Clarke KR (1993) Non-parametric analyses of changes in community structure. Australian Journal of Ecology 18: 117-143.

Clarke KR, Gorley RN (2006) PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth, UK, 190 pp.

Clarke KR, Warwick RM (1994) Changes in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Plymouth Marine Laboratory. Plymouth, UK, 141 pp.

Clarke KR, Warwick RM (2001) Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 2nd edition. PRIMER-E, Plymouth, UK.

Clynnick BG, McKindsey CW, Archambault P (2008) Distribution and productivity of fish and macroinvertebrates in mussel aquaculture sites in the Magdalen Islands (Quebec, Canada). Aquaculture 283: 203-210

Cranford P, Dowd M, Grant J, Hargrave BT, McGladdery S (2003) Ecosystem level effects of marine bivalve aquaculture. In: A scientific review of the potential environmental effects of aquaculture in aquatic ecosystems. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences 2450: 51-95.

Crawford CM, Macleod CKA, Mitchell IM (2003) Effects of shellfish farming on the benthic environment. Aquaculture 224: 117-140.

D'Amours O, Archambault P, McKindsey CW, Johnson LE (2008) Local enhancement of epibenthic macrofauna by aquaculture activities. *Marine Ecology Progress Series* 371: 73-84.

Dame RF (1996) *Ecology of marine bivalves. An ecosystem approach.* CRC Press, Boca Raton, 254 pp.

Dankers N, Zuidema DR (1995). The role of the mussel (*Mytilus edulis* L.) and mussel culture in the Dutch Wadden Sea. *Estuaries* 18: 71-80.

Danovaro R, Gambi C, Luna GM, Mirto S (2004) Sustainable impact of mussel farming in the Adriatic Sea (Mediterranean Sea): evidence from biochemical, microbial and meiofaunal indicators. *Marine Pollution Bulletin* 49: 325-333.

Dauer DM (1993) Biological criteria, environmental-health and estuarine macrobenthic community structure. *Marine Pollution Bulletin* 26: 249-257.

Dauvin JC (2007) Paradox of estuarine quality: Benthic indicators and indices, consensus or debate for the future. *Marine Pollution Bulletin* 55: 271-281.

Dauvin JC, Ruellet T (2007) Polychaete/amphipod ratio revisited. *Marine Pollution Bulletin* 55 : 215-224.

Dauvin JC, Ruellet T (2009) The estuarine quality paradox: Is it possible to define an ecological quality status for specific modified and naturally stressed estuarine ecosystems? *Marine Pollution Bulletin* 59: 38-47.

Downes BJ, Barmuta LA, Fairweather PG, Faith DP, Keough MJ, Lake PS, Mapstone BD, Quinn GP (2002) *Monitoring ecological impacts: concepts and practices in flowing waters.* Cambridge University Press, Cambridge, 434 pp.

Drouin A, Sirois P, Archambault A (2009) Discriminating zooplankton communities in lakes with brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and in fishless lakes. *Ecoscience* 16: 271-281.

Edgar GJ, Macleod C, Mawbey RB, Shields D (2005) Broad-scale effects of marine salmonid aquaculture on macrobenthos and the sediment environment in southeastern Tasmania. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 327: 70-90.

Fabi G, Manoukian S, Spagnolo A (2009) Impact of an open-sea suspended mussel culture on macrobenthic community (Western Adriatic Sea). *Aquaculture* 289: 54-63.

Fabiano M, Danovaro R, Olivari E, Misic C (1994) Decomposition of faecal matter and somatic tissue of *Mytilus galloprovincialis*: changes in organic matter composition and microbial succession. *Marine Biology* 119: 375-384.

FAO (2007) The state of world fisheries and aquaculture. FAO Fisheries and Aquaculture Department; Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, 180 pp.

Giangrande A, Licciano M, Pagliara P (2000) The diversity of diets in Syllidae (Annelida: Polychaeta). *Cahiers de Biologie Marine* 41: 55-65.

Gilbert F, Souchu P, Bianchi M, Bonin P (1997) Influence of shellfish farming activities on nitrification, nitrate reduction to ammonium and denitrification at the water-sediment interface of the Thau Lagoon, France. *Marine Ecology Progress Series* 151: 143-153.

Godet L (2008) L'évaluation des besoins de conservation d'un patrimoine naturel littoral marin; L'exemple des estrans meubles de l'archipel de Chausey. Thèse de doctorat du Muséum National d'Histoire Naturelle, France, 470 pp.

Godet L, Le Mao P, Grant C, Olivier F (2010) A commented catalogue of the marine fauna of the Chausey archipelago: historical data from 1828 to 2008. Cahiers de Biologie Marine. 51: 147-165.

Grall J, Glémarec M (1997) Using biotic indices to estimate macrobenthic community perturbation in the Bay of Brest. Estuarine, Coastal and Shelf Science 44: 43-53.

Grant J, Hatcher A, Scott DB, Pocklington P, Schafer CF, Winters GV (1995) A multidisciplinary approach to evaluating impacts of shellfish aquaculture on benthic communities. Estuaries 18: 124-144.

Gray JS (1974) Animal-sediment relationships. Oceanography and Marine Biology. An Annual Review 12: 223-261.

Gray JS (1979) Pollution-induced changes in populations. Philosophical transaction on the Royal Society of London Series B 286: 545-561.

Gray JS (2002) Species richness of marine soft sediments. Marine Ecology Progress Series 244: 285-297.

Gray JS, Aschan M, Carr MR, Clarke KR (1988) Analysis of community attributes of the benthic macrofauna of Frierfjord/Langesundsfjord and in a mesocosm experiment. Marine Ecology Progress Series 46: 151-165.

Gray JS, Elliott M (2009) Ecology of marine sediments; from science to management, 2e edition, Oxford University Press, New York, 225 pp.

Grebmeier JM, Cooper LW, Feder HM, Sirenko BI (2006) Ecosystem dynamics of the Pacific-influenced Northern Bering and Chukchi Seas in the Amerasian Arctic. Progress in Oceanography 71: 331-361.

Grebmeier JM, Feder HM, McRoy CP (1989) Pelagic-benthic coupling on the shelf of the northern Bering and Chukchi Seas. II. Benthic community structure. Marine Ecology Progress Series 51: 253-268.

Grebmeier JM, McRoy CP, Feder HM (1988) Pelagic-benthic coupling on the shelf of the northern Bering and Chukchi Seas. I. Food supply source and benthic biomass. Marine Ecology Progress Series 48: 57-67.

Grenz C, Hermin MN, Baudinet D, Daumus R (1990) *In situ* biochemical and bacterial variation of sediments enriched with mussel biodeposits. Hydrobiologia 207: 153-160.

Guille A (1970) Bionomie benthique du plateau continental de la côte Catalane Française. Les communautés de la macrofaune. Vie et Milieu tome 21(1B) : 149-280.

Hargrave BT (2005) Environmental effects of marine finfish aquaculture. The handbook of environmental chemistry, Vol.5 Water pollution, Part M., Springer-Verlag, Berlin, 468 pp.

Hartstein ND, Rowden AA (2004) Effect of biodeposits from mussel culture on macroinvertebrate assemblages at sites of different hydrodynamic regime. Marine Environmental Research 57: 339-357.

Haven DS, Morales-Alamo R (1966). Aspects of biodeposition by oysters and other invertebrate filter feeders. Limnology and Oceanography 11: 487-498.

Hily C (1984) Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hypertrophiques de la Rade de Brest. Thèse de Doctorat, Bretagne Occidentale, Brest.

Jumars PA, Nowell ARM (1984) Effects of benthos on sediment transport: difficulties with functional grouping. Continental Shelf Research 3: 115-130.

Kaiser MJ, Laing I, Utting SD, Burnell GM (1998) Environmental impacts of bivalve mariculture. Journal of Shellfish Research 17: 59-66.

Keough MJ, Quinn GP (1991) Causality and the choice of measurements for detecting human impacts in marine environments. Australian Journal of Marine and Freshwater Research 42: 539-554.

Kervella Y, Germain G, Gaurier B, Facq JV, Cayocca F, Lesueur P (2010) Experimental study of the near-field impact of an oyster table on the flow. European Journal of Mechanics - B/Fluids 29: 32-42.

Lehane C, Daverport J (2004) Ingestion of bivalve larvae by *Mytilus edulis*: experimental and field demonstrations of larviphagy in farmed blue mussels. Marine Biology 145: 101-107.

Lehane C, Daverport J (2006) A 15-month study of zooplankton ingestion by farmed mussels (*Mytilus edulis*) in Bantry Bay, Southwest Ireland. Estuarine, Coastal and Shelf Science 67: 645-652.

Leps J, Smilauer P (2003) Multivariate analysis of ecological data using CANOCO. Cambridge University Press, Cambridge, 269 pp.

Martin DM, Bertasi F, Colangelo MA, de Vries M, Frost M, Hawkins SJ, Macpherson E, Moschella PS, Satta MP, Thompson RC, Ceccherelli VU (2005) Ecological impact of coastal defense structures on sediment and mobile fauna: Evaluating and forecasting consequences of unavoidable modifications of native habitats. Coastal Engineering 52: 1027-1051.

McArdle BH, Anderson MJ (2001) Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based redundancy analysis. Ecology 82: 290-297.

McKindsey CW, Anderson MR, Barnes P, Courtenay S, Landry T et Skinner M (2006) Effects of shellfish aquaculture on fish habitat. Fisheries and Oceans Canada, Canadian Science Advisory Secretariat Research Document 2006/011, 84 pp.

Miller DC, Sternberg RW (1988) Field measurements of the fluid and sediment-dynamic environment of a benthic deposit feeder. *Journal of Marine Research* 46: 771-796.

Miron G, Landry T, Archambault P, Frenette B (2005) Effects of mussel culture husbandry practices on various benthic characteristics. *Aquaculture* 250: 138-154.

Muxika I, Borja A, Bald J (2007) Using historical data, expert judgement and multivariate analysis in assessing reference conditions and benthic ecological status, according to the European water framework directive. *Marine Pollution Bulletin* 55: 16-29.

Newell RIE (2004) Ecosystem influences of natural and cultivated populations of suspension-feeding bivalve molluscs: a review. *Journal of Shellfish Research* 23: 51-61.

Nikodic J (1981) Dynamique sédimentaire de la baie du Mont Saint-Michel: influence des installations conchycoles. Thèse de doctorat de l'Université de Nantes, France, 180 pp.

Nowell ARM (1983) The benthic boundary layer and sediment transport. *Reviews of Geophysics & Space Physics* 21: 1181-1192.

Olivier F, Grant C, San Martin G, Archambault P, McKindsey CW (*en prép.*) Syllidae from the Chausey Archipelago (English Channel, France), with the description of two new species of *Prospshaerosyllis* (Polychaeta : Syllidae : Exogoninae) and several new records. *Marine Biodiversity*.

Patrício J, Neto JM, Teixeira H, Salas F, Marques JC (2009) The robustness of ecological indicators to detect long-term changes in the macrobenthos of estuarine systems. *Marine Environmental Research* 68: 25-36.

Pearson TH, Rosenberg R (1978) Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanography and Marine Biology. An Annual Review* 16: 229-311.

Quinn GP, Keough MJ (2002) Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, Cambridge, 560 pp.

Quintino V, Elliott M, Rodrigues AM (2006) The derivation, performance and role of univariate and multivariate indicators of benthic change: case studies at differing spatial scales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 330: 368-382.

Retière C (1979) Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du Golfe Normanno-Breton. Thèse de doctorat de l'Université de Rennes, France, 431 pp.

Richard M, Archambault P, Thouzeau G, Desrosiers G (2007a) Summer influence of 1 and 2 yr-old mussel cultures on benthic fluxes in Grande-Entrée lagoon, Îles-de-la-Madeleine (Québec, Canada). *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 338: 131-143.

Richard M, Archambault P, Thouzeau G, McKinsey CW, Desrosiers G (2007b) Influence of suspended scallop cages and mussel lines on pelagic and benthic biogeochemical fluxes in Havre-aux-Maisons lagoon, Îles-de-la-Madeleine (Quebec, Canada). *Can. J. Fish. Aquat. Sc.* 64: 1491-1505.

Rosenberg R, Blomqvist M, Nilsson HC, Cederwall H, Dimming A (2004) Marine quality assessment by use of benthic species-abundance distributions: a proposed new protocol within the European Union water framework directive. *Marine Pollution Bulletin* 49: 728-739.

San Martín G (2003) Annelida polychaeta II: Syllidae. Fauna Iberica, No 21, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid, 554 pp.

Sarà G, Scilipoti D, Milazzoli M, Modica A (2006) Use of stable isotopes to investigate dispersal of waste from fish farms as a function of hydrodynamics. *Marine Ecology Progress Series* 313: 261-270.

SEAMER (2000) Étude d'impact de la restructuration conchylicole en baie du Mont Saint-Michel. Étude courantologique et sédimentologique. Rapport d'étude de J.C. Salomon pour la Section Régionale Conchylicole Bretagne Nord, 41 pp.

Shumway SE, Davis C, Downey R, Karney R, Kraeuter J, Parsons J, Rheault T, Wikfors G (2003) Shellfish aquaculture – In praise of sustainable economies and environments. *World Aquaculture*, décembre 2003: 15-18.

Simboura N, Zenetos A (2002) Benthic indicators to use in ecological quality classification of Mediterranean soft bottom marine ecosystems, including a new biotic index. *Mediterranean Marine Science* 3(2): 77-111.

Sornin JM (1981) Processus sédimentaires et biodéposition liés à différents modes de conchyiculture – Baie de Cancale, Anse de l'Aiguillon et Bassin de Marennes-Oléron. Thèse de doctorat de l'Université de Nantes, France, 188 pp.

Sumer BM, Whitehorse RJS, Tørum A (2001) Scour around coastal structures: a summary of recent research. *Coastal Engineering* 44: 153-190.

Suroy M (2009) Impact de la mytiliculture sur la qualité et l'utilisation de la matière organique disponible : cas de l'habitat des sédiments grossiers à *Glycymeris glycymeris*. Mémoire de master du Muséum National d'Histoire Naturelle, France, 40 pp.

ter Braak CJF (1989) CANOCO – an extension of DECORANA to analyze species-environment relationships, *Hydrobiologia* 184: 169-170.

ter Braak CJF, Smilaeur P (2002) CANOCO reference manual and CanoDraw for windows User's guide: software for canonical community ordination (version 4.5). Microcomputer Power, Ithaca, New York, 500 pp.

Thurston H (1990) Tidal life, a natural history of the Bay of Fundy. Camden House Publishing, Camden East, 167 pp.

Toupoint N, Godet L, Fournier J, Retière C, Olivier F (2008) Does Manila clam cultivation affect habitats of the engineer species *Lanice conchilega* (Pallas, 1766)? *Marine Pollution Bulletin* 56: 1429-1438.

Trigui RJ (2009) Influence des facteurs environnementaux et anthropiques sur la structure et le fonctionnement des peuplements benthiques du Golfe Normano-Breton. Thèse de doctorat du Muséum National d'Histoire Naturelle, France, 532 pp.

Underwood AJ (1993) The mechanics of spatially replicated sampling programs to detect environmental impacts in a variable world. *Australian Journal of Ecology* 18: 99-116.

Underwood AJ (1994) Things environmental scientists (and statisticians) need to know to receive (and give) better statistical advice. In: Fletcher DJ, Manly BFJ (eds) *Statistics in ecology and environmental monitoring*. University of Otago Press, Dunedin, pp. 33-61.

Underwood AJ (1997) *Experiments in ecology; their logical design and interpretation using analysis of variance*, Cambridge University Press, Cambridge, 504 pp.

Underwood AJ (2000a) Importance of experimental design in detecting and measuring stresses in marine populations. *Journal of Aquatic Ecosystem Stress and Recovery* 6:181-187.

Underwood AJ (2000b) Trying to detect impacts in marine habitats: comparisons with suitable reference areas. In: Sparks T (ed) Statistics in Ecotoxicology. John Wiley & Sons, LTD, Toronto, p 279-308.

Underwood AJ, Chapman MG (2003) Power, precaution, Type II error and sampling design in assessment of environmental impacts. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 296: 49-70.

Warwick RM, Clarke KR (1991) A comparison of some methods for analyzing changes in benthic community structure. *Journal of Marine Biological Association of United Kingdom* 71: 225-244.

Whitehorse R (1998) Scour at marine structures. Thomas Telford, London, 216 pp.

Wildish DJ, Hargrave BT, MacLeod C, Crawford C (2003) Detection of organic enrichment near finfish net-pens by sediment profile imaging at SCUBA-accessible depths. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 285-286: 403-413.

Sites web

Appeltans W, Bouchet P, Boxshall GA, Fauchald K, Gordon DP, Hoeksema BW, Poore GCB, van Soest RWM, Stöhr S, Walter TC, Costello MJ (2010) The World Register of Marine Species. disponible en ligne : <http://www.marinespecies.org>

Le portail du réseau Natura 2000. disponible en ligne : www.natura2000.fr

AMBI AZTI Marine Biotic Index. disponible en ligne : www.azti.es

RÉFÉRENCES TAXONOMIQUES

- Abbott RT (1974) American seashells: the marine mollusca of the Atlantic and Pacific coasts of North America. Van Nostrand Reinhold, New York, 663 pp.
- Böggemann M (2001) Revision of the Glyceridae Grube 1850. Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft No 555, Frankfurt, 249 pp.
- Bousfield EL (1973) Shallow-water gammaridean Amphipoda of New England. Handbook of natural history, Ithaca, New York, 312 pp.
- Bouvier EL (1940) Décapodes marcheurs. Faune de France No 37. Paul Lechevalier et Fils, Paris, 404 pp.
- Chambers SJ et Muir AI (1997) Polychaetes: British Chrysopetaloidea, Pisionoidea and Aphroditoidae. Synopses of the British Fauna (New Series) No 54, 202 pp.
- Chevreux E et Fage L (1925) Amphipodes. Faune de France No 9. Paul Lechevalier, Paris, 488 pp.
- Dauvin JC (1999) Mise à jour de la liste des espèces d'Amphipodes (Crustacea : Peracarida) présents en Manche. Cahiers de Biologie Marine 40: 165-183.
- Dauvin JC, Dewarumez JM et Gentil F (2003) Liste actualisée des espèces d'Annélides Polychètes présentes en Manche. Cahiers de Biologie Marine 44: 67-95.
- Fauvel P (1923) Polychètes errantes. Faune de France No 5. Librairie de la Faculté des sciences, Paris, 488 pp.

Fauvel P (1927) Polychètes sédentaires : addenda aux errantes, archiannelides, myzostomaires.

Faune de France No 16. Lechevalier, Paris, 494 pp.

Garwood PR (2007) Family Maldanidae, A guide to species in waters around the British Isles.

disponible en ligne: www.nmbaqcs.org

George JD et Hartmann-Schröder G (1985) Polychaetes: British Amphinomida, Spintherida and

Eunicida. Synopses of the British Fauna (New Series) No 32, 221 pp.

Giribet G et Peñas A (1999) Revision of the genus *Goodallia* (Bivalvia: Astartidae) with the

description of two new species. Journal of Molluscan Studies 65: 251-265.

Glémarec M (1968) Distinction de deux Mactridae des côtes atlantiques européennes: *Spisula*

solida (Linné) et *Spisula ovalis* (Sowerby). Cahiers de Biologie Marine 9: 167-174.

Gosner KL (1978) A field guide to the Atlantic seashore: from the Bay of Fundy to Cape Hatteras.

The Peterson field guide series, No 24, Houghton Mifflin, Boston, 329 pp.

Hayward PJ et Ryland JS (1995) Handbook of the marine fauna of the North-West Europe. Oxford

University Press, New York, 800 pp.

Holthe T (1986) Polychaeta terebellomorpha. Norwegian University Press, Oslo, 194 pp.

Jones NS (1976) British cumaceans: Arthropoda: Crustacea: keys and notes for the identification of

the species. Synopses of the British Fauna (New Series) No 7, 66 pp.

Laubitz DR (1972) The Caprellidae (Crustacea, Amphipoda) of Atlantic and Arctic Canada.

Publications in biological oceanography No 4, 82 pp.

Lincoln RJ (1979) British Marine Amphipoda: Gammaridea. British Museum, London, 658 pp.

Manuel RL (1988) British Anthozoa (Coelenterata : Octocorallia et Hexacorallia). *Synopses of the Bristish Fauna (New Series)* No 18, 241 pp.

McCain JC (1968) The Caprellidae (Crustacea: Amphipoda) of the western North Atlantic. *Bulletin of the Unites States National Museum* No 278, Smithsonian Institution Press, Washington, 147 pp.

Mortensen T (1927) Handbook of the echinoderms of the British Isles. Humphrey Milford, Oxford University Press, London, 471 pp.

Naylor E (1972) British marine isopods: keys and notes for the identification of the species. *Synopses of the Bristish Fauna (New Series)* No 3, 90 pp.

Pettibone MH (1963) Marine polychaete worms of the New England region. Smithsonian Institution Press, Washington, 356 pp.

Pleijel F et Dales RP (1991) Polychaetes : British Phyllodocoideans, Typhloscolecoides and Tomopteroideans. *Synopses of the British Fauna (New Series)* No 45, 202 pp.

Pocklington P (1989) Polychaetes of Eastern Canada: an illustrated key to polychaetes of Eastern Canada including the Eastern Arctic. Pêches et Océans Canada, Mont-Joli, 274 pp.

Pollock LW (1998) A practical guide to the marine animals of the northeastern North America. Rutgers University Press, New Brunswick, 367 pp.

Richardson H (1905) A monograph on the isopods of North America. *Bulletin of the Unites States National Museum* No 54, Government Printing Office, Washington, 727 pp.

San Martín G (2003) Annelida polychaeta II: Syllidae. *Fauna Iberica*, No 21, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid, 554 pp.

Southward AJ et Campbell AC (2006) Echinoderms: keys and notes for the identification of British species. *Synopses of the British Fauna (New Series)* No 56, 272 pp.

Southward AJ (2008) Barnacles: keys notes for the identification of British species. *Synopses of the British Fauna (New Series)* No 57, 140 pp.

Stebbing TRR (1913) Cumacea (Sympoda). Verlag von R. Friedlander und Sohn, Berlin, 210 pp.

Smith DL (1977) A guide to marine coastal plankton and marine invertebrate larvae. Kendall/Hunt Publishing Co, Dubuque, Iowa, 161 pp.

Tebble N (1976) British bivalve seashells: a handbook for identification. H.M.S.O. for the Royal Scottish Museum, Edinburgh, 212 pp.

Van Name WG (1945) The North and South American ascidians. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, No 84, New York, 476 pp.

Viéitez JM, Alós C, Parapar J, Besteiro C, Moreira J, Núñez J, Laborda AJ et San Martín G (2004) Annelida polychaeta I. *Fauna Iberica*, No 25, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid, 530 pp.

Westheide W (1990) Polychaetes interstitial families: keys and notes for the identification of the species. *Synopses of the British Fauna (New Series)* No 44, 152 pp.

Annexe 1. Liste des taxons identifiés dans le cadre de la campagne de prélèvement 2007, dans l'est de l'archipel Chausey (France) et leur coefficient de fréquence (CF) respectif : - 1 - constants ($\geq 50\%$), - 2 - communs (11 à 49%) et - 3 - rares ($\leq 10\%$). Tous les taxons ont été validés dans Worms (Appeltans et al. 2010), excepté ceux marqués d'une *.

Phylum	Classe	Ordre	Famille	Genre	Espèce	Taxon	CF
Annelida	Clitellata					Oligochaeta	2
	Polychaeta	Eunicida	Dorvilleidae	<i>Ophryotrocha</i>		<i>Ophryotrocha</i> sp.	2
				<i>Protodorvillea</i>	<i>kefersteini</i>	<i>P. kefersteini</i>	2
				<i>Schistomeringsos</i>	<i>caeca</i>	<i>S. caeca</i>	3
					<i>neglecta</i>	<i>S. neglecta</i>	2
			Eunicidae	<i>Eunice</i>	<i>vittata</i>	<i>E. vittata</i>	3
				<i>Lysidice</i>	<i>ninetta</i>	<i>L. ninetta</i>	3
				<i>Marpphysa</i>		<i>Marpphysa</i> sp.	3
				<i>Nematonereis</i>	<i>unicornis</i>	<i>N. unicornis</i>	3
			Lumbrineridae	<i>Lumbriconeriopsis</i>	<i>paradoxa</i>	<i>L. paradoxa</i>	3
				<i>Lumbrineris</i>	<i>latreilli</i>	<i>L. latreilli</i>	3
					<i>tetraura</i>	<i>L. tetraura</i>	3
			Oenonidae	<i>Arabella</i>	<i>iricolor</i>	<i>A. iricolor</i>	3
	Phyllodocida	Glyceridae		<i>Glycera</i>	<i>capitata</i>	<i>G. capitata</i>	3
					<i>lapidum</i>	<i>G. lapidum</i>	3
					<i>oxycephala</i>	<i>G. oxycephala</i>	2
						<i>Glycera</i> sp.	3
			Goniadidae	<i>Goniadella</i>	<i>bobrezkii</i>	<i>G. bobrezkii</i>	2
						<i>Goniadidae</i>	3
			Hesionidae	<i>Kefersteinia</i>	<i>cirrata</i>	<i>K. cirrata</i>	3
				<i>Microphthalmus</i>	<i>pseudoaberrans</i>	<i>M. pseudoaberrans</i>	3
				<i>Oxydromus</i>		<i>Oxydromus</i> sp.	3
			Nephtyidae	<i>Nephtys</i>	<i>cirrosa</i>	<i>N. cirrosa</i>	2
					<i>hombergii</i>	<i>N. hombergii</i>	3
					<i>incisa</i>	<i>N. incisa</i>	3
						<i>Nephtys</i> sp.	3

Annexe 1 (suite). Liste des taxons identifiés dans le cadre de la campagne de prélèvement 2007, dans l'est de l'archipel Chausey (France) et leur coefficient de fréquence (CF) respectif : - 1 - constants ($\geq 50\%$), - 2 - communs (11 à 49%) et - 3 - rares ($\leq 10\%$). Tous les taxons ont été validés dans Worms (Appeltans et al. 2010), excepté ceux marqués d'une *.

Phylum	Classe	Ordre	Famille	Genre	Espèce	Taxon	CF
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Nereidae	<i>Eunereis</i>	<i>longissima</i>	<i>E. longissima</i>	3
				<i>Perinereis</i>	<i>cultirifera</i>	<i>P. cultirifera</i>	3
				<i>Websterinereis</i>	<i>glauca</i>	<i>W. glauca</i>	3
						Nereidae	3
			Phyllodocidae	<i>Eulalia</i>	<i>mustela</i>	<i>E. mustela</i>	2
				<i>Hesionura</i>	<i>elongata</i>	<i>H. elongata</i>	3
				<i>Protomystides</i>	<i>bidentata</i>	<i>P. bidentata</i>	3
				<i>Pseudomystides</i>	<i>limbata</i>	<i>P. limbata</i>	3
		Polynoidae				Phyllodocidae	3
			<i>Malmgreniella</i>	<i>arenicolae</i>		<i>M. arenicolae</i>	2
						Polynoidae	3
		Syllidae		<i>Exogone</i>	<i>naidina</i>	<i>E. (E.) naidina</i>	2
				<i>Myrianida</i>	<i>prolifera</i>	<i>M. prolifera</i>	3
				<i>Palposyllis</i>	<i>prosostoma</i>	<i>P. prosostoma</i>	3
				<i>Parapionosyllis</i>	<i>brevicirra</i>	<i>P. brevicirra</i>	3
					<i>minuta</i>	<i>P. minuta</i>	3
				<i>Pionosyllis</i>		<i>Pionosyllis</i> sp.	3
				<i>Plakosyllis</i>	<i>brevipes</i>	<i>P. brevipes</i>	2
				<i>Prospaerosyllis</i>		<i>P. sp. A *</i>	2
				<i>Prospaerosyllis</i>		<i>P. sp. B *</i>	2
			<i>Salvatoria</i>	<i>swedmarki</i>		<i>S. swedmarki</i>	1
				<i>Sphaerosyllis</i>	<i>bulbosa</i>	<i>S. bulbosa</i>	1
					<i>glandulata</i>	<i>S. glandulata</i>	3
					<i>taylori</i>	<i>S. taylori</i>	1
		<i>Streptosyllis</i>		<i>campoyi</i>		<i>S. campoyi</i>	2
					<i>websteri</i>	<i>S. websteri</i>	3

* identification faite par Dr. Guillermo San Martin de l'Université Autonoma de Madrid, Espagne

Annexe 1 (suite). Liste des taxons identifiés dans le cadre de la campagne de prélèvement 2007, dans l'est de l'archipel Chausey (France) et leur coefficient de fréquence (CF) respectif : - 1 - constants ($\geq 50\%$), - 2 - communs (11 à 49%) et - 3 - rares ($\leq 10\%$). Tous les taxons ont été validés dans Worms (Appeltans et al. 2010), excepté ceux marqués d'une *.

Phylum	Classe	Ordre	Famille	Genre	Espèce	Taxon	CF
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Syllidae	<i>Syllides</i>		<i>Syllides</i> sp.	3
					<i>garciai</i>	<i>S. garciai</i>	1
					<i>licheri</i>	<i>S. licheri</i>	3
					<i>pontxioi</i>	<i>S. pontxioi</i>	2
						<i>Syllis</i> sp.	3
			Sabellidae	<i>Synmerosyllis</i>	<i>lamelligera</i>	<i>S. lamelligera</i> *	2
					<i>Trypanosyllis</i>	<i>T. coeliaca</i>	3
					<i>coeliaca</i>	<i>M. vesiculosum</i>	3
		Spionida	Sabellidae	<i>Megalomma</i>	<i>vesiculosum</i>	<i>Fabriciinae</i>	3
						<i>Sabellidae</i>	3
			Serpulidae			<i>Serpulidae</i>	3
						<i>Aberrantidae</i>	2
			Aberrantidae	<i>Aonides</i>	<i>oxycephala</i>	<i>A. oxycephala</i>	3
					<i>paucibranchiata</i>	<i>A. paucibranchiata</i>	2
			Terebellida	<i>Aonides</i>		<i>Aonides</i> sp.	3
					<i>Nerinides</i>	<i>N. cantabra</i>	3
					<i>Polydora</i>	<i>P. ciliata</i>	3
					<i>Pseudopolydora</i>	<i>P. antennata</i>	3
					<i>Spio</i>	<i>S. decoratus</i>	2
					<i>filicornis</i>	<i>S. filicornis</i>	3
					<i>martinensis</i>	<i>S. martinensis</i>	3
						<i>Spionidae</i>	3
						<i>Ampharetidae</i>	3
						<i>Caulieriella</i> sp.	3
			Ampharetidae	<i>Caulleriella</i>		<i>C. sp.</i>	3
					<i>Chaetozone</i>	<i>C. tentaculata</i>	2
			Cirratulidae	<i>Cirriformia</i>			
					<i>tentaculata</i>		

* identification faite par Dr. Guillermo San Martin de l'Université Autonoma de Madrid, Espagne

Annexe 1 (suite). Liste des taxons identifiés dans le cadre de la campagne de prélèvement 2007, dans l'est de l'archipel Chausey (France) et leur coefficient de fréquence (CF) respectif : - 1 - constants ($\geq 50\%$), - 2 - communs (11 à 49%) et - 3 - rares ($\leq 10\%$). Tous les taxons ont été validés dans Worms (Appeltans et al. 2010), excepté ceux marqués d'une *.

Phylum	Classe	Ordre	Famille	Genre	Espèce	Taxon	CF
Annelida	Polychaeta	Terebellida	Flabelligeridae			Flabelligeridae	3
			Terebellidae	<i>Lanice</i>	<i>conchilega</i>	<i>L. conchilega</i>	3
				<i>Pista</i>	<i>cristata</i>	<i>P. cristata</i>	3
				<i>Polycirrus</i>		<i>Polycirrus</i> sp.1	3
						<i>Polycirrus</i> sp.2	3
						Terebellidae sp.1	3
						Terebellidae sp.2	3
			Trochobranchidae	<i>Terebellides</i>	<i>stroemi</i>	<i>T. stroemi</i>	3
			Arenicolae	<i>Arenicola</i>	<i>marina</i>	<i>A. marina</i>	3
			Capitellidae	<i>Mediomastus</i>	<i>fragilis</i>	<i>M. fragilis</i>	3
Annelida	Polychaeta	-		<i>Notomastus</i>	<i>latericeus</i>	<i>N. latericeus</i>	1
			Maldanidae	<i>Clymenura</i>	<i>clypeata</i>	<i>C. clypeata</i>	3
					<i>tricirrata</i>	<i>C. tricirrata</i>	3
						<i>Clymenura</i> sp.	3
				<i>Euclymene</i>	<i>droebachiensis</i>	<i>E. droebachiensis</i>	3
						Maldanidae	3
			Opheliidae	<i>Ophelia</i>	<i>bicornis</i>	<i>O. bicornis</i>	3
					<i>rathkei</i>	<i>O. rathkei</i>	3
			Orbiniidae	<i>Orbinia</i>	<i>cuvieri</i>	<i>O. cuvieri</i>	3
						Orbiniidae	3
Arthropoda	Arachnida	Acarina	Paraonidae	<i>Aricidea</i>	<i>jeffreysii</i>	<i>A. jeffreysii</i>	3
				<i>Paradoneis</i>	<i>lyra</i>	<i>P. lyra</i>	3
				<i>Paraonis</i>	<i>fulgens</i>	<i>P. fulgens</i>	3
			Saccocirridae	<i>Saccocirrus</i>	<i>papillocercus</i>	Paraonidae	3
						<i>S. papillocercus</i>	2
						Acarina	2

Annexe 1 (suite). Liste des taxons identifiés dans le cadre de la campagne de prélèvement 2007, dans l'est de l'archipel Chausey (France) et leur coefficient de fréquence (CF) respectif : - 1 - constants ($\geq 50\%$), - 2 - communs (11 à 49%) et - 3 - rares ($\leq 10\%$). Tous les taxons ont été validés dans Worms (Appeltans et al. 2010), excepté ceux marqués d'une *.

Phylum	Classe	Ordre	Famille	Genre	Espèce	Taxon	CF
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Ampeliscidae	<i>Ampelisca</i>	<i>spinipes</i>	<i>A. spinipes</i>	3
			Atylidae	<i>Atylus</i>	<i>falcatus</i>	<i>A. falcatus</i>	3
						<i>Atylus</i> sp.	3
			Calliopiidae	<i>Apherusa</i>	<i>henneguyi</i>	<i>A. henneguyi</i>	3
			Caprellidae	<i>Caprella</i>	<i>equilibra</i>	<i>C. equilibra</i>	3
					<i>linearis</i>	<i>C. linearis</i>	3
			Corophiidae	<i>Leptocheirus</i>	<i>hirsutimanus</i>	<i>L. hirsutimanus</i>	3
					<i>pectinatus</i>	<i>L. pectinatus</i>	3
				<i>Siphonoecetes</i>	<i>kroyeranus</i>	<i>S. kroyeranus</i>	3
			Dexaminidae	<i>Dexamine</i>	<i>spinosa</i>	<i>D. spinosa</i>	3
			Gammaridae	<i>Chaetogammarus</i>		<i>Chaetogammarus</i> sp.	3
				<i>Echinogammarus</i>	<i>planicrurus</i>	<i>E. planicrurus</i>	3
						Gammaridae	3
			Ischyroceridae	<i>Ericthonius</i>	<i>diformis</i>	<i>E. diformis</i>	3
				<i>Jassa</i>		<i>Jassa</i> sp.	3
			Leucothoidae	<i>Leucothoe</i>	<i>incisa</i>	<i>L. incisa</i>	3
			Liljeborgiidae	<i>Listriella</i>	<i>picta</i>	<i>L. picta</i>	3
			Lysianassidae	<i>Lysianassa</i>	<i>insperata</i>	<i>L. insperata</i>	3
			Melitidae	<i>Eriopisella</i>	<i>pusilla</i>	<i>E. pusilla</i>	3
				<i>Melita</i>		<i>Melita</i> sp.	3
			Oedicerotidae	<i>Monoculodes</i>	<i>carinatus</i>	<i>M. carinatus</i>	3
				<i>Perioculodes</i>		<i>Perioculodes</i> sp.	3
				<i>Pontocrates</i>	<i>arenarius</i>	<i>P. arenarius</i>	3
			Pontoporeiidae	<i>Bathyporeia</i>	<i>elegans</i>	<i>B. elegans</i>	3
			Stenothoidae	<i>Stenothoe</i>	<i>monoculoides</i>	<i>S. monoculoides</i>	3

Annexe 1 (suite). Liste des taxons identifiés dans le cadre de la campagne de prélèvement 2007, dans l'est de l'archipel Chausey (France) et leur coefficient de fréquence (CF) respectif : - 1 - constants ($\geq 50\%$), - 2 - communs (11 à 49%) et - 3 - rares ($\leq 10\%$). Tous les taxons ont été validés dans Worms (Appeltans et al. 2010), excepté ceux marqués d'une *.

Phylum	Classe	Ordre	Famille	Genre	Espèce	Taxon	CF
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Stenothoidae	<i>Stenothoe</i>	<i>tergestina</i>	<i>S. tergestina</i>	3
						<i>Stenothoe</i> sp.	3
			Talitridae	<i>Arcitalitrus</i>	<i>dorrieni</i>	<i>A. dorrieni</i>	3
					<i>brevicornis</i>	<i>U. brevicornis</i>	3
			Urothoidae	<i>Urothoe</i>	<i>marina</i>	<i>U. marina</i>	2
					<i>pulchella</i>	<i>B. pulchella</i>	3
			Cumacea	<i>Bodotriidae</i>	<i>Cumopsis</i>	<i>goodsir</i>	2
						<i>C. goodsir</i>	
			Decapoda	<i>Alpheidae</i>	<i>Athanas</i>	<i>Athanas</i> sp.	3
						<i>Crangonidae</i>	3
				<i>Paguridae</i>	<i>Pagurus</i>	<i>cuanensis</i>	3
						<i>P. cuanensis</i>	
				<i>Portunidae</i>	<i>Carcinus</i>	<i>maenas</i>	3
					<i>Liocarcinus</i>	<i>holsatus</i>	3
				<i>Thiidae</i>		<i>Pontunidae</i>	3
					<i>Thia</i>	<i>scutellata</i>	3
			Isopoda	<i>Sphaeromatidae</i>	<i>Dynamene</i>	<i>D. bidentata</i>	3
					<i>Lekanesphaera</i>	<i>monodi</i>	3
			Mysida	<i>Mysidae</i>		<i>Isopoda</i>	3
					<i>Hypererythrops</i>	<i>Hypererythrops</i> sp.	3
				<i>Paramysis</i>	<i>arenosa</i>	<i>P. arenosa</i>	3
			Tanaidacea	<i>Apseulidae</i>		<i>Mysida</i>	3
					<i>Apseudes</i>	<i>latreillii</i>	2
						<i>A. latreillii</i>	3
Maxillopoda	Sessilia	Archaeobalanidae	<i>Elminius</i>	<i>modestus</i>		<i>E. modestus</i>	3
					<i>Semibalanus</i>	<i>S. balanoides</i>	3
		Balanidae	<i>Balanus</i>	<i>crenatus</i>		<i>B. crenatus</i>	3
					<i>crenatus</i>	<i>Ascidiidae</i>	3
Chordata	Ascidacea	Enterogona	Asciidiidae				

Annexe 1 (suite). Liste des taxons identifiés dans le cadre de la campagne de prélèvement 2007, dans l'est de l'archipel Chausey (France) et leur coefficient de fréquence (CF) respectif : - 1 - constants ($\geq 50\%$), - 2 - communs (11 à 49%) et - 3 - rares ($\leq 10\%$). Tous les taxons ont été validés dans Worms (Appeltans et al. 2010), excepté ceux marqués d'une *.

Phylum	Classe	Ordre	Famille	Genre	Espèce	Taxon	CF
Chordata	Asciidiacea	-	Molgulidae			Molgulidae	1
						Cephalochordata	3
Cnidaria	Anthozoa	Actiniaria	Edwardsiidae			Edwardsiidae	3
			Sagartiidae	<i>Cereus</i>	<i>pedunculatus</i>	<i>C. pedunculatus</i>	3
						Actiniaria	3
Echinodermata	Holothuroidea	Apodida	Synaptidae	<i>Leptosynapta</i>	<i>bergensis</i>	<i>L. bergensis</i>	3
		Aspidochirotida	Holothuriidae	<i>Holothuria</i>	<i>forskali</i>	<i>H. forskali</i>	3
	Ophiuroidea	Ophiourida	Amphiuridae	<i>Amphipholis</i>	<i>squamata</i>	<i>A. squamata</i>	3
Granuloreticulosa	Foraminifera					Foraminifera	3
Mollusca	Bivalvia	Arcoida	Glycymerididae	<i>Glycymeris</i>	<i>glycymeris</i>	<i>G. glycymeris</i>	2
			Cardiidae	<i>Cerastoderma</i>		<i>Cerastoderma</i> sp.	3
				<i>Parvicardium</i>	<i>scabrum</i>	<i>P. scabrum</i>	3
			Donacidae	<i>Capsella</i>	<i>variegata</i>	<i>C. variegata</i>	3
			Mactridae	<i>Spisula</i>	<i>ovalis</i>	<i>S. ovalis</i>	3
					<i>subtruncata</i>	<i>S. subtruncata</i>	3
			Psammobiidae	<i>Gari</i>	<i>depressa</i>	<i>G. depressa</i>	3
			Tellinidae	<i>Arcopagia</i>	<i>crassa</i>	<i>A. crassa</i>	3
			Veneridae	<i>Dosinia</i>	<i>exoleta</i>	<i>D. exoleta</i>	3
				<i>Tapes</i>	<i>rhomboides</i>	<i>T. rhomboides</i>	3
	Mytiloida	Mytilidae	<i>Mytilus</i>	<i>edulis</i>		<i>M. edulis</i>	3
		Astartidae	<i>Goodallia</i>		<i>triangularis</i>	<i>G. triangularis</i>	1
						Bivalvia	3
Gastropoda	Hypsogastropoda	Buccinidae	<i>Buccinum</i>	<i>undatum</i>		<i>B. undatum</i>	3
		Calyptaeidae	<i>Crepidula</i>	<i>fornicata</i>		<i>C. fornicata</i>	3
		Littorinidae	<i>Littorina</i>	<i>obtusata</i>		<i>L. obtusata</i>	3
		Nassariidae	<i>Nassarius</i>	<i>reticulatus</i>		<i>N. reticulatus</i>	2

Annexe 1 (suite). Liste des taxons identifiés dans le cadre de la campagne de prélèvement 2007, dans l'est de l'archipel Chausey (France) et leur coefficient de fréquence (CF) respectif : - 1 - constants ($\geq 50\%$), - 2 - communs (11 à 49%) et - 3 - rares ($\leq 10\%$). Tous les taxons ont été validés dans Worms (Appeltans et al. 2010), excepté ceux marqués d'une *.

Phylum	Classe	Ordre	Famille	Genre	Espèce	Taxon	CF
Mollusca	Gastropoda	-	Lottiidae	<i>Tectura</i>		<i>Tectura</i> sp.	3
			Skeneidae			Skeneidae	3
			Trochidae		<i>Gibbula</i> <i>magus</i>	<i>G. magus</i>	3
	Polyplacophora	Chitonida	Acanthochitonidae	<i>Acanthochitona</i>		<i>Acanthochitona</i> sp.	3
			Callochitonidae		<i>Callochiton</i> <i>septemvalvis</i>	<i>C. septemvalvis</i>	3
			Ischnochitonidae			Ischnochitonidae	3
			Tonicellidae		<i>Lediochitona</i> <i>cinereus</i>	<i>L. cinereus</i>	3
					<i>Tonicella</i> <i>rubra</i>	<i>T. rubra</i>	3
			Lepidopleurida		<i>Leptochiton</i> <i>asellus</i>	<i>L. asellus</i>	3
						Polyplacophora	3
Nematoda						Nematoda	1
Nemertina						Nemertina	1
Platyhelminthes						Platyhelminthes	3
Sipuncula	Sipunculidea	Golfingiida	Phascolionidae	<i>Phascolion</i>	<i>strombi</i>	<i>P. strombi</i>	3
			Sipunculidae			Sipunculidae	3

Annexe 2. Abondance ($\text{ind} \cdot \text{m}^{-2}$, moyenne \pm SE, n = 24) des taxons constants et des taxons communs récoltés dans les sites bouchot et référence et à quatre distances des structures mytilicoles (0, 1, 5 et 12,5 m).

	Bouchot				Référence			
	0 m	1 m	5 m	12,5 m	0 m	1 m	5 m	12,5 m
Taxons constants								
<i>Goodallia triangularis</i>	10256 \pm 3015	3154 \pm 780	3335 \pm 720	2304 \pm 543	329 \pm 157	781 \pm 328	183 \pm 57	121 \pm 32
Molgulidae	58 \pm 23	71 \pm 22	77 \pm 20	88 \pm 22	142 \pm 50	175 \pm 53	144 \pm 36	144 \pm 40
Nematoda	77 \pm 25	142 \pm 42	75 \pm 25	27 \pm 12	85 \pm 25	100 \pm 29	83 \pm 26	138 \pm 31
Nemertea	129 \pm 33	88 \pm 29	92 \pm 29	63 \pm 17	75 \pm 22	88 \pm 17	96 \pm 18	73 \pm 19
<i>Notomastus latericeus</i>	65 \pm 16	75 \pm 20	79 \pm 21	69 \pm 13	75 \pm 25	63 \pm 24	50 \pm 19	48 \pm 17
<i>Salvatoria swedmarki</i>	52 \pm 18	17 \pm 8	48 \pm 12	27 \pm 10	248 \pm 47	148 \pm 39	175 \pm 41	252 \pm 53
<i>Sphaerosyllis bulbosa</i>	879 \pm 297	363 \pm 121	333 \pm 124	181 \pm 66	252 \pm 50	316 \pm 66	342 \pm 70	427 \pm 83
<i>Sphaerosyllis taylori</i>	688 \pm 184	283 \pm 87	539 \pm 132	277 \pm 70	631 \pm 108	690 \pm 156	571 \pm 121	520 \pm 90
<i>Syllis garciæ</i>	223 \pm 43	156 \pm 33	156 \pm 40	233 \pm 95	160 \pm 36	127 \pm 32	98 \pm 21	173 \pm 36
Taxons communs								
Aberrantidae	0	0	0	0	38 \pm 16	46 \pm 18	38 \pm 13	56 \pm 21
Acarina	31 \pm 17	58 \pm 42	42 \pm 16	23 \pm 13	125 \pm 30	138 \pm 29	140 \pm 41	94 \pm 26
<i>Aonides paucibranchiata</i>	17 \pm 5	15 \pm 6	44 \pm 11	33 \pm 13	2 \pm 2	6 \pm 5	6 \pm 3	6 \pm 3
<i>Apseudes latreillii</i>	77 \pm 33	50 \pm 25	21 \pm 11	6 \pm 3	19 \pm 7	2 \pm 2	2 \pm 2	6 \pm 5
<i>Cirriformia tentaculata</i>	150 \pm 49	196 \pm 72	175 \pm 60	215 \pm 74	4 \pm 3	8 \pm 4	8 \pm 4	8 \pm 5
<i>Cumopsis goodsir</i>	2 \pm 2	4 \pm 4	15 \pm 6	13 \pm 7	8 \pm 5	17 \pm 9	8 \pm 4	13 \pm 5
<i>Eulalia mustela</i>	6 \pm 3	19 \pm 7	4 \pm 3	8 \pm 4	4 \pm 3	4 \pm 3	6 \pm 3	2 \pm 2
<i>Exogone (E.) naidina</i>	10 \pm 4	19 \pm 9	23 \pm 11	13 \pm 5	17 \pm 7	6 \pm 3	13 \pm 5	10 \pm 4
<i>Glycera oxycephala</i>	13 \pm 5	0	4 \pm 3	4 \pm 3	6 \pm 3	13 \pm 5	2 \pm 2	6 \pm 3
<i>Glycymeris glycymmeris</i>	50 \pm 11	29 \pm 9	13 \pm 5	23 \pm 8	15 \pm 5	17 \pm 6	10 \pm 4	19 \pm 8

Annexe 2 (suite). Abondance ($\text{ind} \cdot \text{m}^{-2}$, moyenne \pm SE, $n = 24$) des taxons constants et des taxons communs récoltés dans les sites bouchot et référence et à quatre distances des structures mytilicoles (0, 1, 5 et 12,5 m).

	Bouchot				Référence			
	0 m	1 m	5 m	12,5 m	0 m	1 m	5 m	12,5 m
Taxons communs								
<i>Goniadella bobrezkii</i>	13 ± 5	15 ± 6	8 ± 4	13 ± 5	13 ± 5	15 ± 6	8 ± 5	6 ± 3
<i>Malmgreniella arenicolae</i>	8 ± 5	0	0	0	17 ± 5	27 ± 11	6 ± 5	8 ± 5
<i>Nassarius reticulatus</i>	123 ± 26	23 ± 10	13 ± 5	15 ± 6	2 ± 2	0	4 ± 3	2 ± 2
<i>Nephtys cirrosa</i>	25 ± 8	22 ± 6	23 ± 6	21 ± 6	0	8 ± 5	2 ± 2	0
<i>Oligochaeta</i>	117 ± 63	35 ± 19	21 ± 13	19 ± 11	2 ± 2	4 ± 3	2 ± 2	8 ± 5
<i>Ophryotrocha</i> sp.	6 ± 5	2 ± 2	15 ± 9	2 ± 2	29 ± 10	50 ± 15	52 ± 17	50 ± 11
<i>Plakosyllis brevipes</i>	2 ± 2	2 ± 2	0	0	23 ± 10	15 ± 7	13 ± 5	23 ± 9
<i>Prospaerosyllis chauseyensis</i>	8 ± 5	0	27 ± 16	6 ± 3	31 ± 9	21 ± 7	42 ± 14	33 ± 12
<i>Prospaerosyllis laubieri</i>	8 ± 5	4 ± 4	0	0	54 ± 17	25 ± 8	46 ± 17	50 ± 18
<i>Protodorvillea kefersteini</i>	131 ± 48	69 ± 25	27 ± 11	40 ± 17	4 ± 3	6 ± 3	10 ± 4	15 ± 6
<i>Saccocirrus papillocercus</i>	146 ± 82	158 ± 91	17 ± 9	19 ± 9	8 ± 5	19 ± 6	33 ± 12	31 ± 14
<i>Schistomerengos neglecta</i>	42 ± 17	35 ± 17	15 ± 6	23 ± 13	44 ± 12	33 ± 15	35 ± 12	29 ± 6
<i>Spio decorates</i>	23 ± 6	27 ± 10	67 ± 36	40 ± 12	10 ± 4	19 ± 7	4 ± 3	6 ± 3
<i>Streptosyllis campoyi</i>	8 ± 5	18 ± 7	52 ± 14	38 ± 12	113 ± 43	67 ± 18	100 ± 30	194 ± 82
<i>Syllis pontxioi</i>	56 ± 17	17 ± 6	15 ± 6	10 ± 5	29 ± 9	48 ± 18	17 ± 8	21 ± 11
<i>Synmersyllis lamelligera</i>	4 ± 3	2 ± 2	23 ± 9	4 ± 3	29 ± 12	48 ± 13	21 ± 8	10 ± 5
<i>Urothoe marina</i>	8 ± 4	6 ± 5	0	0	13 ± 7	15 ± 7	13 ± 5	10 ± 10

