

UNIVERSITE DE LA REUNION
U.F.R. SCIENCES ET TECHNOLOGIES
LABORATOIRE D'ÉCOLOGIE MARINE

THESE

Pour obtenir le grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE LA REUNION - Discipline : Ecologie Marine

Présentée et soutenue publiquement le **06 Juin 2006**

Par
Lionel BIGOT

**LES COMMUNAUTÉS DE MACROFAUNE BENTHIQUE
DES SÉDIMENTS CÔTIERS EN ZONE TROPICALE NON
RÉCIFALE: *DIVERSITÉ ET RÉPONSES AUX
MODIFICATIONS DE L'ENVIRONNEMENT MARIN À LA
RÉUNION (OCÉAN INDIEN)***



Jury

Pr. Chantal CONAND,
Dr. Jean Michel AMOUROUX,
Dr. Antoine GREMARE,
Pr. Jacques CLAVIER,
Pr. Henrich BRUGGEMANN,
Pr. Nardo VICENTE,
Dr. Jean Pascal QUOD,

Directrice de thèse
Directeur de thèse
Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur
Invité



Remerciements

Ce document est le résultat d'un travail initié, il y a longtemps, 12 ans déjà ... et qu'il me tenait à cœur de finaliser. Il a débuté en 1994, à l'ARVAM, où j'ai commencé à travailler en arrivant à La Réunion, et où je suis resté pendant 10 ans. Une partie de mon expérience professionnelle liée au « macrobenthos de substrat meuble » a été développée grâce à l'ARVAM, et aux travaux que nous avons réalisés, ensemble, pour le compte de nombreux partenaires locaux, industriels, services de l'Etat, et collectivités qui sont indirectement les bailleurs de fonds de ce travail.

Dès 1996, nous avons envisagé de valoriser, dans le cadre d'une thèse, une partie des travaux d'expertises faits dans ce domaine encore inédit à La Réunion, à travers un partenariat scientifique entre le laboratoire ECOMAR, l'ARVAM et le laboratoire Océanologique de Banyuls, qui m'a accompagné dans cette grande aventure.

Il se concrétise aujourd'hui, grâce à l'aide de tous :

J'adresse mes sincères remerciements au professeur Chantal CONAND, qui m'a fait confiance dès le début de cette aventure en m'accueillant au sein du laboratoire ECOMAR, et qui n'a pas désespéré, en voyant les années passer, les unes après les autres ... sans rien voir venir ... en me voyant toujours un peu plus débordé par mes activités professionnelles. Finalement, à force de persévérance, Chantal a réussi à me pousser dans « mes derniers retranchements » et à m'accompagner au quotidien durant les derniers instants de la rédaction de ce manuscrit. Merci Chantal.

J'adresse mes sincères remerciements à Jean Michel AMOUROUX, avec qui j'ai eu dès le début de mon parcours, un très grand « feeling » et qui a su me faire partager sa passion et ses compétences sur la systématique du macrobenthos. Ce travail n'aurait pu être initié s'il ne m'avait pas formé en ce domaine et accompagné au quotidien dans les déterminations faunistiques. En 1994, je ne me doutais pas encore de l'énormité de la tâche qui m'attendait en terme de systématique, et cela m'effraie encore parfois actuellement ... même si je sais que le plus gros est fait ... et que de nouvelles « bêtes » fantastiques nous attendent ! Merci Jean-Michel.

J'adresse mes remerciements à Antoine GREMARE, qui a véritablement réussi à me « booster » lorsqu'il a fallu commencer à traiter les données et rédiger les publications. Que ce fut dur ! Je lui suis reconnaissant de sa prise en charge, qu'il a réalisé sans compter, en me considérant comme un de ces étudiants, et ceci malgré son énorme charge de travail au quotidien. Sans son aide, je n'y serais probablement pas arrivé. Un grand merci Antoine.

J'adresse mes remerciements aux autres membres du Jury : messieurs les professeurs Jacques CLAVIER, Henrich BRUGGEMANN, Nardo VICENTE, pour avoir accepté de juger ce manuscrit. Merci à Nardo VICENTE, qui même si nos routes se sont séparées il y a quelques années, a toujours été présent à mes côtés, et ceci depuis le premier jour où, à Marseille, il m'a donné une chance de faire mes preuves en océanographie. Merci à Henrich BRUGGEMANN, qui a aussi su faire confiance à « ce vieil étudiant, totalement atypique », dès son arrivé à la direction du laboratoire en 2003.

J'adresse aussi mes remerciements à l'ARVAM et plus particulièrement à Jean Pascal QUOD car ce travail n'aurait pu être initié si l'ARVAM ne m'avait pas accueilli et soutenu. Mes remerciements sont en fait bien peu de choses par rapport aux sentiments que j'éprouve en regardant le chemin parcouru et nos formidables expériences communes.

Merci à tous les collègues qui m'ont aidé lors des (dures !!) campagnes de terrain, Jean TURQUET, Rémi GARNIER, Eric TURPIN et à ceux que j'oublie.

Je voudrais aussi remercier différents industriels de la filière sucrière à La Réunion, notamment : la Distillerie de Savanna et plus particulièrement Laurent BROCC et son équipe ; le Groupe Quartier Français et plus particulièrement Dominique GIRARDOT et son équipe. Merci à ces partenaires, pour le compte de qui, j'ai travaillé avec un immense plaisir depuis ces 10 dernières années (ce n'est qu'un début .. !), et qui m'ont autorisé à valoriser les données issues des travaux effectués ensemble.

Je remercie également les services de l'Etat (DIREN, DRIRE), les Collectivités (Région Réunion, Département de La Réunion) et l'Union Européenne (FEDER) pour leur appui et leur participation financière aux études techniques faites avec l'ARVAM.

A Pascale CHABANET, la « Plume » du bout du monde, ... qui quelque part, si elle n'était pas partie, ne m'aurait pas permis de mener à bien cette thèse.... Merci Plume et reviens vite, nous avons quelques missions de retard !!

A Emmanuel TESSIER, un autre « papy thésard » qui ne l'est plus depuis Décembre 2005. Bravo Manu, et merci encore pour ton appui et tes encouragements permanents. Bon, quand passe-t-on l'HDR !

A Jean Claude GAERTNER, qui m'a très souvent conseillé sur les choix les plus judicieux et les plus pertinents à adopter lors du traitement statistique des données. La rigueur avec laquelle j'ai pu travailler lors du maniement de ces outils parfois délicats à manipuler, je te la doit, merci Jean-Claude.

A toute l'équipe du laboratoire ECOMAR, Patrick FROUIN, mon partenaire local « benthos » de tous les instants en espérant qu'ils soient encore plus nombreux à l'avenir ; Dorothée TADDEI, qui a partagé les durs moments de la rédaction d'un manuscrit de thèse, en rédigeant ...la sienne en même temps que moi (allez Doro!!!) ; Karine POTHIN, pour ses conseils de « jeune doctoresse ayant passée le cap » et qui cherche à franchir le suivant (allez Karine !!!); à Sylvie GAUDRON, pour son petit coup de pouce final de traduction dans la « langue de Shakespeare ». Mes remerciements aussi à Nicky, Chloé, Pascale, Mireille, Mathieu, Gael, sans oublier mes collègues de l'IRD, Marc SORIA qui m'a conseillé et a été « dans mon dos » tous les jours, et Jean BLANCHOT, grand amateur des bonnes choses de la vie !!

Toutes mes excuses enfin aux nombreuses personnes qui ont participé à ce travail, m'ont rendu services, et que j'ai dû oublié de citer sur le papier uniquement !!

A tous les miens ... pour tout ...

A mes Parents,

***A Magali,
A Marine,
A Paul,***

Résumé

La Réunion est une île volcanique jeune des Mascareignes. Son plateau continental est étroit et les habitats souvent constitués par des fonds sédimentaires répartis sur une grande partie du littoral abritent des communautés diversifiées de macrofaune. L'anthropisation croissante ces 20 dernières années est source de différentes pollutions. Les zones côtières non-récifales et le benthos des substrats meubles sont peu connus. La structure de ces communautés est décrite essentiellement pour le nord et l'est de l'île et détermine les modalités de leur fonctionnement, notamment en réponse aux perturbations. Un premier inventaire des espèces benthiques trouvées entre 20 et plus de 140 m de profondeur a été réalisé. L'étude de la macrofaune et des principales variables environnementales a mis en évidence le rôle déterminant de la bathymétrie. La granulométrie des sédiments et l'hydrodynamisme sont importants, notamment en zone littorale, où le macrobenthos est soumis aux perturbations naturelles (cyclones et dépressions) et anthropiques. La réponse du macrobenthos à des perturbations dues à des activités industrielles a été suivie pendant plusieurs années sur deux secteurs de l'est de l'île où les rejets en mer se font différemment. Elle s'est traduite par un impact croissant des rejets sur le milieu, et une réponse de la macrofaune selon un schéma-type de succession secondaire de communautés, impliquant des espèces originales bio-indicatrices de perturbation, les polychètes Eunicidés *Diopatra cuprea*, des Spionidés et des Capitellidés. Un outil de diagnostic de la santé de ces écosystèmes côtiers tropicaux a été mis adapté au contexte local ; il est basé sur le calcul d'un indice biotique intégrateur de la qualité de milieu prenant en considération toute la communauté benthique. Il répond aux exigences de la Directive Européenne Cadre sur l'Eau. La macrofaune sédimentaire constitue donc un outil pertinent, complémentaire pour ces analyses, tant en terme de biodiversité, que de suivi des pollutions, et s'intègre dans la gestion intégrée des littoraux tropicaux insulaires.

Mots-clés : communautés macrobenthiques, perturbations, biodiversité, La Réunion, tropical, indices biotiques, DCE, gestion intégrée

Abstract

Reunion Island is a young volcanic tropical island from Mascareignes. Its continental shelf is narrow and its habitats are often constituted by soft bottoms expanding throughout the coast where a diverse macrobenthic communities live. Since twenty years, anthropogenic activities arise involving diverse pollution sources. Little is known on soft bottom non-reefal coastal areas. Composition of these benthic communities was studied essentially for the North and the East of the Island and revealed how these communities responded to disturbance. A first inventory of benthic species mainly living from 20 to 140 meters deep was made. The main role of bathymetry on the macrofauna was shown during the study in addition to others environmental factors. Granulometry and hydrodynamism are important in coastal areas where macrofauna is submitted to both natural (hurricane, tropical storms) and anthropogenic disturbances. Monitoring of the macrobenthic fauna within two sectors located on the East coast and where discharges into the ocean use different pathways, was recorded for several years in response to the increasing impact of industrial activities. Results have highlighted a response of the macrofauna to disturbances following a typical model of secondary succession of communities, involving the establishment of original bioindicators species such as Eunicidae polychaeta *Diopatra cuprea*, Spionidae and Capitellidae. A useful tool to establish the ecological quality status of coastal soft bottoms has been adjusted to the local ecosystems. It is based on the computation of an integrated biotic index taking into account, both the quality of the studied area, and the whole benthic community. This tool will probably prove worthwhile in the scope of the EU Water Framework Directive. In conclusion, macrobenthic community seems to be a good tool for the integrated coastal zone management of tropical areas as well as in terms of marine biodiversity or anthropogenic disturbances management.

Key-words: macrobenthic communities, disturbance, biodiversity, Reunion island, tropical, biotic index, WFD, integrated management.

- Sommaire général -

Introduction

1.	CONTEXTE ET PROBLÉMATIQUE _____	2
2.	OBJECTIFS _____	5

CHAPITRE I - Matériels et méthodes

1.	CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES DE L'ÎLE DE LA RÉUNION ET DES SECTEURS D'ÉTUDES _____	9
	1.1. La Réunion dans son environnement régional _____	9
	1.2. Les secteurs et sites d'études _____	15
	1.2.1. Le secteur de la baie de St Paul (SP- SECTEUR 1) _____	16
	1.2.2. Le secteur de la baie de La Possession (LP - SECTEUR 2) _____	18
	1.2.3. Le secteur nord de Ste Marie / Gillot (SM- SECTEUR 3) _____	19
	1.2.4. Le secteur nord-est (SECTEUR 4) _____	20
	1.2.5. Le secteur est de Beaufonds / St Benoît (SECTEUR 5) _____	26
2.	MODALITÉS DE L'ÉCHANTILLONNAGE _____	29
	2.1. Principe général et contexte _____	29
	2.2. Stratégie d'échantillonnage _____	29
	2.3. Choix de la technique et de l'engin de prélèvement _____	34
	2.4. Modalités d'intervention terrain _____	35
	2.5. Traitement des échantillons de macrofaune _____	35
	2.6. Traitement des échantillons sédimentaires et variables étudiées _____	38
	2.7. Analyse des données _____	39

CHAPITRE II - Analyse spatiale

1.	INTRODUCTION A L'ANALYSE SPATIALE _____	48
2.	ANALYSE SYSTÉMATIQUE ET FONCTIONNELLE DE LA MACROFAUNE DU NORD EST DE L'ÎLE (SITES DE BOIS ROUGE ET DE ST ANDRÉ) _____	51
	Publication 1 : « Bathymetric distribution of soft bottom tropical macrobenthos from the east coast of Reunion Island (Southwest Indian Ocean) » _____	51
3.	ANALYSE SYSTÉMATIQUE ET FONCTIONNELLE DE LA VARIABILITÉ SPATIALE DES COMMUNAUTÉS DE MACROFAUNE BENTHIQUE _____	73
	3.1. Introduction _____	73

3.2. Matériels et méthodes	73
3.3. Résultats	76
3.3.1. Étude de l'environnement sédimentaire	76
3.3.2. Caractéristiques générales des communautés par secteur géographique	81
3.3.3. Variabilité de la structure des communautés	86
3.3.4. Étude des interactions entre facteurs du milieu et communautés benthiques	94
3.4. Discussion	101
3.4.1. Le milieu sédimentaire	101
3.4.2. Description globale et éléments de structuration spatiale des communautés	102
3.4.3. Réflexion sur l'autoécologie des espèces déterminantes et les faciès de peuplements	106
4. SYNTHÈSE DE L'APPROCHE SPATIALE	115

CHAPITRE III - Analyse temporelle

1. INTRODUCTION DE L'ANALYSE TEMPORELLE	118
2. RÉSULTATS DE LA PREMIÈRE ÉTUDE: LE SITE DE BOIS ROUGE	120
<u>Publication 2</u> : « Effects of industrial outfalls on tropical macrobenthic sediment communities in Reunion Island (Southwest Indian Ocean)»	120
3. RÉSULTATS DE LA SECONDE ÉTUDE: BEAUFONDS - ST BENOÎT	150
3.1. Introduction	150
3.2. Le site de Beaufonds (rappels)	150
3.3. Synthèse des principaux résultats	151
4. SYNTHÈSE DE L'APPROCHE SPATIO-TEMPORELLE EN MILIEU PERTURBÉ	155

CHAPITRE IV - Indices biologiques

1. STRATÉGIE D'APPROCHE DÉVELOPPÉE À LA RÉUNION	160
2. CONTRIBUTION AU DÉVELOPPEMENT MÉTHODOLOGIQUE D'UN OUTIL DE DIAGNOSTIC SUR L'ÉTAT DE SANTÉ DES ÉCOSYSTÈMES SÉDIMENTAIRES EN ZONE TROPICALE	160
<u>Publication n°3</u> : Ability of the Marine Biotic Index (AMBI) to assess temporal changes in tropical soft-bottoms affected by organic enrichment (Reunion Island, Southwest Indian Ocean)	161
2.1.1. Résumé	161
2.1.2. Introduction	163
2.1.3. Materials and methods	165
2.1.4. Results	168
2.1.5. Discussion	176
2.1.6. References	178

Conclusion

1. SYNTHÈSE ET DISCUSSION GÉNÉRALE	180
1.1. Une première contribution à l'étude de la biodiversité de la macrofaune sédimentaire non récifale	180
1.2. La variabilité naturelle des communautés face aux principaux facteurs environnementaux	181
1.3. La réponse des communautés face aux perturbations anthropiques	183
1.4. La macrofaune et le développement d'un outil de diagnostic de la qualité des écosystèmes côtiers	188
2. CONCLUSION & PERSPECTIVES	191
 BIBLIOGRAPHIE GENERALE	 196
 LISTE DES FIGURES & TABLEAUX	 217
1. LISTE DES FIGURES	218
2. LISTE DES TABLEAUX	220
 LISTE DES ANNEXES	 221

INTRODUCTION

1. CONTEXTE ET PROBLEMATIQUE

Le milieu sédimentaire et la macrofaune sont deux éléments importants permettant d'analyser les écosystèmes marins côtiers. Leur utilisation est devenue classique depuis ces trente dernières années, et s'est notamment développée par l'étude des mécanismes et des interactions les reliant (Gray, 1974, Rhoads, 1974 ; Aller, 1982 ; Snelgrove et Butman, 1994 ; Aller et al., 2001, Tenore et al., 2006, pour exemples). La macrofaune est l'un des maillons essentiels des réseaux trophiques benthiques. Elle relie, de manière souvent très complexe, différentes sources de matière organique, aux maillons trophiques supérieurs parfois exploités par l'homme (e.g., de nombreux poissons) et à celui des décomposeurs (Tenore et Rice, 1980 ; Rice et Rhoads, 1989 ; Alongi, 1998, parmi d'autres). Les organismes benthiques sont également à l'origine de la bioturbation des sédiments. Il s'agit là d'un processus clé qui modifie profondément les propriétés physiques et chimiques du sédiment (Aller, 1982 ; Rhoads, 1974 ; Lohrer et al., 2004). Les principales conséquences de la bioturbation sont l'oxygénation du milieu et la modification du devenir (resuspension, enfouissement, intégration au réseau trophique ou minéralisation) de la matière organique particulaire sédimentée (Aller, 1982 ; Andersen et Fristhsen, 1991; Dauwe et al., 1998; Hulthe et al., 1998). L'intensité de la bioturbation est fortement influencée par les facteurs abiotiques (e.g., la température), et des facteurs biotiques, comme la nature de la macrofaune présente et la quantité de nourriture qui lui est disponible (Maire et al., 2006, in press).

Enfin, la macrofaune de substrat meuble constitue un indicateur pertinent du niveau de perturbation des écosystèmes marins côtiers et profonds. La capacité de la macrofaune à traduire les modifications environnementales est liée: (1) à la faible mobilité de ces organismes qui sont donc souvent directement affectés par les sources de perturbations potentielles (Olsgard and Gray, 1995; Rosenberg, 2001; Shin et al., 2004), (2) à leur durée de vie longue qui leur permet d'intégrer l'action des perturbations sur des échelles de temps significatives, et (3) à l'existence d'un large spectre de sensibilité et de tolérance écologique suivant la nature et les adaptations des organismes considérés (Pearson et Rosenberg, 1978 ; Ferraro et Cole, 1995; Grall et Glemarec, 1997; Paiva, 2001; Mendez, 2002; Lancellotti and Stotz, 2004).

Cette réactivité exceptionnelle des communautés de macrofaune benthique est à l'origine de l'intégration de l'étude de ce compartiment dans les différentes stratégies internationales visant à définir la qualité des habitats marins côtiers, comme la Directive Européenne Cadre sur l'Eau

(Water Framework Directive) dont elle constitue un des piliers (Borja et al., 2003; Rosenberg et al., 2004). De manière plus générale, la macrofaune est de plus en plus souvent utilisée pour caractériser les habitats marins (Pearson et Rosenberg, 1978; Allee et al., 2000; Tenore et al., 2006). Cette approche est même devenue complémentaire des études portant sur la colonne d'eau qui quant à elles, font souvent intervenir des paramètres physico-chimiques (Daskalakis et O'Connor, 1995).

Le rôle plus spécifique de la macrofaune en tant qu'indicateur des perturbations anthropiques associées à des enrichissements organiques a été résumé sous la forme d'un modèle conceptuel du processus de succession secondaire (Pearson et Rosenberg, 1978). Ce modèle a depuis été repris par de très nombreux auteurs, soit tel quel, soit sous une forme légèrement modifiée, (Trueblood et al., 1994; Nilsson et Rosenberg 2000; Rosenberg, 2001; Karakassis et al., 2000; Bolam, 2004). Les changements de la macrofaune en réponse à des apports terrigènes ont été étudiés par Heip (1995) ; Miller et al. (2002) ; Trush et al. (2003) ; Cummings et al. (2003) ; Lohrer et al. (2006). Enfin de nombreux travaux ont concerné la réponse du macrobenthos à des perturbations physiques, d'origine naturelle comme les cyclones (Dobbs et Vozarik, 1983 ; Posey et al, 1996 ; Posey et Alphin, 2002 ; Dreyer et al., 2005), ou d'origine anthropique. Pour ces dernières, les travaux ont notamment concerné les conséquences des activités de dragage (Harvey et al., 1998; Boyd et al., 2003; Cruz-Motta et Collins, 2004) et de chalutage (Hutchings, 1990; Lindegarth et al, 2000; Jennings et al., 2001; Rosenberg et al., 2003). Au-delà de cette classification, on constate que les perturbations induisent dans la plupart des cas des effets multiples, susceptibles d'agir de manière synergique. Ceci est notamment le cas pour les augmentations simultanées des concentrations en matière organique et en polluants engendrées par les activités humaines, (Gunnarsson et Rosenberg, 1996; Gunnarson et al., 2000).

Si les communautés benthiques des zones tempérées ont été bien étudiées (Petersen 1913, Thorson, 1957 ; Guille, 1971 ; Hily, 1984 ; Ferraro et al., 1991; Holte et Oug, 1996 ; Rosenberg et al., 2002 ; Ellingsen, 2002 ; Warwick et al., 2002 ; Belan, 2003 ; Dauvin et al., 2004), celles des zones tropicales restent par contre encore mal connues (Warwick et Rushwahyuni, 1987 ; Kendall et Aschan, 1993 ; Alongi, 1990 ; Gray, 2002). La structure de ces communautés a été diversement appréhendée, en fonction de la nature des écosystèmes et de la géomorphologie des littoraux. Les zones continentales ont été les plus souvent et les mieux étudiées, notamment en Australie (Long et Poiner, 1994 ; Ditmann, 2000 ; Inglis et Kross, 2000 ; Ditmann et Vargas, 2001 ; Lindegarth et Hoskin, 2001; Morissey et al., 2003 ; Cruz-Motta et Collins, 2004; Currie et

Isaacs.), en Asie (Meksumpum, 1999; Lu et Wu, 2000 ; Shin et al. 2004; Lu, 2005), ainsi qu'en Amérique Centrale et en Amérique du Sud (Maurer et Vargas, 1984 ; Posey et al., 1998 ; Mendez, 2002 ; Muniz et Pires, 2000 ; Dos santos et da Silva, 2000 ; Rodriguez-Villanueva, 2000 ; Paiva, 2001, Delgado Blas et al., 2001 ; Mendez, 2002 ; Diaz-Castaneda et Harris, 2004 ; Gilberto et al., 2004 ; Lancelloti et Stotz, 2004). Les zones tropicales insulaires ont par contre été très largement ignorées et les rares travaux disponibles concernent alors essentiellement des écosystèmes coralliens : Agard et al., (1993) pour les Caraïbes; Riddle (1988) pour la Grande Barrière australienne, Mc Carthy et al. (2000); Bailey-Brock et al.(2002) et Dreyer et al. (2004) pour Hawaï ; Netto et al. (1999) pour l'atoll Rocas au large du Brésil ; Frouin (1996, 2000) pour Tahiti ; Chardy et Clavier (1988) ; Gout (1991); Garrigue et al. (1998) pour la Nouvelle-Calédonie.

Dans l'océan Indien, les données relatives à la macrofaune sont à la fois parcellaires et assez anciennes. La structure des communautés benthiques y a été étudiée dans la zone est africaine (Day 1967 ; Makarov et Averin, 1968; de Boer et Prins, 2002). Des travaux importants ont également été réalisés sur la côte indienne, tant du point de vue de la systématique (Fauvel, 1953), que de celui de l'analyse des communautés (Raman et Adishesasai, 1989 ; Ansari et al., 1994 ; Harkantra et Parulekar, 1994; Kailasam et Sivakami, 2004 ; Harkantra et Rodrigues, 2004). Dans les années 1965 – 1980, des travaux relatifs aux communautés inféodées aux zones récifales ont été conduits à Madagascar (Pichon, 1966, 1967; Chabanne et Plante, 1969; Clausade, 1971 ; Amoureux, 1974 ; Thomassin et al., 1976 ; Thomassin, 1978; Le Fur, 1978 ; Ledoyer, 1986), puis plus récemment à Mayotte (Gout, 1991), et aux Seychelles (Mackie et al., 2005). A La Réunion, les études conduites sur le milieu sédimentaire ou les communautés associées, restent rares. Elles ont essentiellement porté sur l'inventaire de groupes taxonomiques particuliers, généralement inféodés aux zones récifales ou adjacentes (Deshayes, 1863, Ribes, 1978 ; Bouchon et al., 1981 ; Faure, 1982 ; Conand et Mangion, 2002 ; Jay et Drivas, 2002 ; Taddei et Frouin, 2005). Quelques travaux ont été publiés à la suite de la campagne océanographique MD 32 (Guille, 1982) sur les Sipunculides (Saiz-Salinas, 1993) et sur les Echinodermes (Vadon et Guille, 1984; Jangoux et Aziz, 1988). Mon travail a par conséquent débuté dans un contexte général caractérisé par la quasi-absence de données de référence sur les peuplements de La Réunion, et ceci aussi bien du point de vue de la taxonomie que de celui de la structuration des communautés. Ce manque était d'autant plus important que La Réunion a été le siège d'un développement économique très important qui s'est accentué au cours des vingt dernières années. Ce développement concerne principalement les zones littorales qui concentrent

la majeure partie des activités urbaines et industrielles (SDAGE, 2001 ; SAR, 1995). Il est donc susceptible d'induire des effets importants sur les fonds marins littoraux qui peuvent être mis en évidence par l'étude des communautés benthiques de substrats meubles.

Ce travail a été initié en 1994, dans le cadre d'une étude de l'impact sur le milieu marin des rejets issus de l'industrie sucrière, qui constitue un des moteurs du développement socio-économique de l'île. Pour la première fois à La Réunion, l'analyse de la macrofaune benthique a constitué un des principaux volets d'étude. Ce compartiment a par la suite été inclus dans de nombreuses autres études à caractère environnemental (Bigot, 2000 ; 2003 ; Bigot et al., 2003, ARVAM et PARETO, 2005). Les données ainsi obtenues constituent une part importante de cette thèse. Elles ont été complétées ensuite, par une étude spécifique conduite dans le nord-ouest et le nord de l'île.

Ce travail de thèse constitue donc une étude novatrice qui permet à la fois :

- 1) d'envisager une description globale du milieu sédimentaire et la structuration des communautés benthiques de l'île ;
- 2) de mettre en évidence la réponse de ces communautés à des perturbations environnementales, notamment liées aux activités anthropiques.

2. OBJECTIFS

Quatre objectifs principaux ont été définis (Figure 1):

(1) Identifier les principales communautés de substrat meuble non récifales rencontrées à La Réunion. La macrofaune sédimentaire de La Réunion étant très peu connue, tant d'un point de vue systématique que fonctionnel, mon premier objectif a donc consisté à dresser un inventaire préliminaire de cette macrofaune. Cet objectif a été traité de manière transversale tout au long de ce travail de thèse.

(2) Étudier la variabilité spatiale des communautés rencontrées dans les différents secteurs étudiés. Il s'agit ici de: (1) décrire la composition des communautés benthiques et leur distribution dans plusieurs secteurs géographiques de l'île, (2) déterminer si elles varient suivant les secteurs, et si oui, sous l'action de quels paramètres environnementaux.

(3) Étudier la sensibilité de la macrofaune benthique aux sources de perturbations naturelles et anthropiques dans notre contexte insulaire. Il s'agit ici de caractériser les

modifications de composition de la macrofaune en réponse à des perturbations (enrichissements organiques) caractéristiques des activités industrielles majeures de l'île.

(4) *Tester un indice biologique susceptible de décrire fidèlement la qualité des habitats benthiques de La Réunion.* Il est question ici de tester le transfert d'un indice biologique développé en zone tempérée, au cas particulier des écosystèmes insulaires tropicaux. Cette démarche a été effectuée dans l'optique d'utilisations futures lors d'études appliquées, visant à caractériser la qualité des habitats marins et leurs communautés benthiques en liaison avec des perturbations anthropiques potentielles.

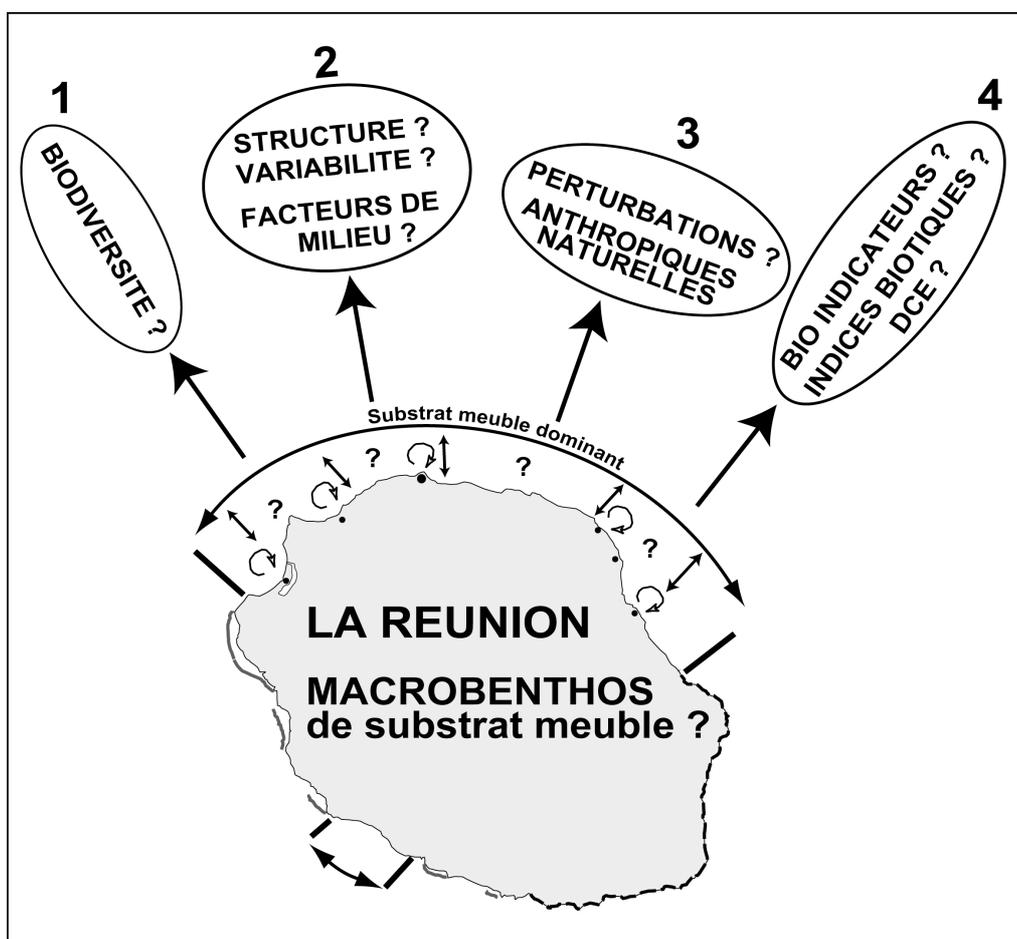


Figure 1 : Principaux objectifs de la thèse

Pour répondre à ces objectifs, cette thèse est structurée en **5 chapitres** :

Le premier chapitre décrit le contexte environnemental de l'étude. Il apporte les éléments nécessaires à la compréhension de la structuration de l'écosystème benthique réunionnais. Il présente aussi l'ensemble des méthodes utilisées lors de ce travail.

Le second chapitre décrit les compositions et la distribution spatiale des communautés de substrat meuble non récifales de l'île, en liaison avec les principaux paramètres environnementaux. Cet exercice a été réalisé dans un premier temps, à l'échelle d'un seul secteur littoral, puis dans un second temps étendu aux autres grands secteurs étudiés.

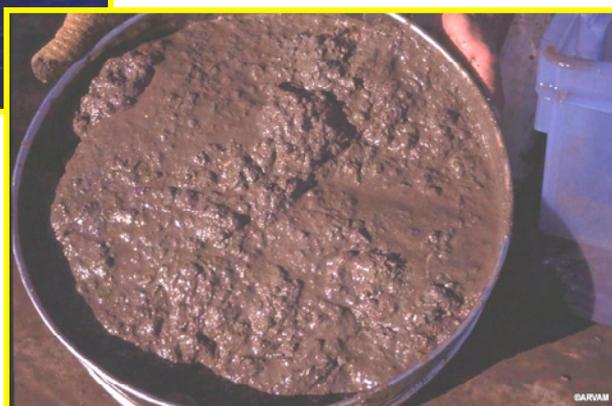
Le troisième chapitre est plus spécifiquement consacré à l'étude de deux secteurs littoraux caractérisés par des perturbations anthropiques importantes (rejets en mer), et des perturbations naturelles. Il apporte des éléments de réponse sur les effets (nature et intensité) qu'engendrent ces perturbations sur l'écosystème benthique.

Le quatrième chapitre est consacré à la possibilité de transposer en zone tropicale l'un des indices actuellement les plus utilisés en Europe, pour la caractérisation de l'état de santé et de la qualité des habitats benthiques : l'AZTI Marine Biological Index (ou AMBI).

Le dernier chapitre consiste en une synthèse finale et une discussion qui reprend les principaux résultats des chapitres précédents et apporte des réponses aux objectifs initialement fixés. Ce chapitre comprend également une réflexion globale et des propositions sur l'utilisation de la macrofaune et des indices biotiques, comme outils de diagnostic de l'effet des perturbations environnementales à La Réunion, et plus généralement en zone insulaire tropicale. Ce chapitre propose également les perspectives qui pourraient être développées à la suite de ce travail.

CHAPITRE I

MATÉRIELS ET MÉTHODES



1. CARACTERISTIQUES GENERALES DE L'ILE DE LA REUNION ET DES SECTEURS D'ETUDES

1.1. La Réunion dans son environnement régional

1.1.1. Situation générale dans la zone océan Indien

La Réunion, située par 21° de latitude Sud et 55° de longitude Est fait partie de l'archipel des Mascareignes (Figure 2) dont elle occupe la position la plus septentrionale (à 700 Km de Madagascar et 300 Km de l'île Maurice).

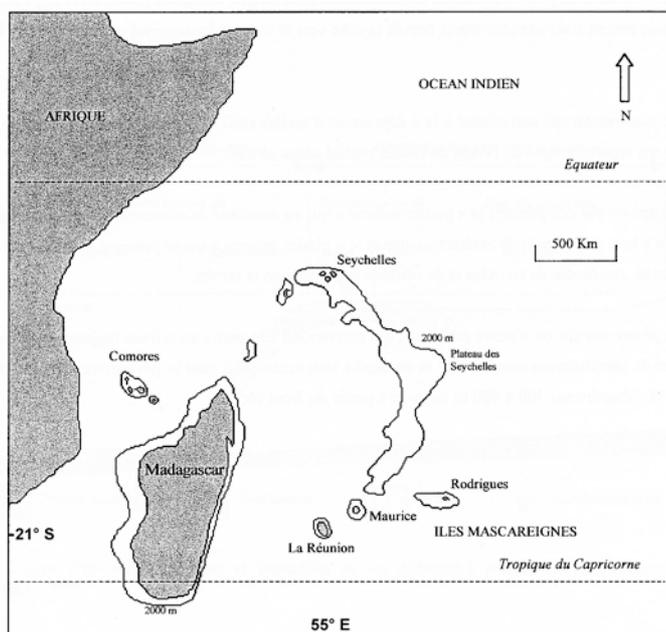


Figure 2 : La Réunion dans son contexte géographique régional (d'après Durville, 2002)

Elle est baignée par les eaux océaniques du courant Sud Equatorial qui constitue le principal moteur du déplacement des masses d'eaux dans cette région du sud-ouest de l'océan Indien. Ce courant, orienté d'est en ouest, draine la majeure partie des eaux provenant des zones centrales et orientales de l'océan Indien, et se divise en deux branches principales lorsqu'il rencontre la côte malgache (Tomczak et Godfrey, 1994 ; Jaquemet, 2005) :

- le courant du Mozambique qui au niveau de l'archipel des Comores et des Seychelles redescend le long de la côte africaine dans le canal du Mozambique ;
- le courant Est Malgache qui contourne la pointe Sud de Madagascar et rejoint le courant des Agulhas à la pointe sud de l'Afrique. Ce courant rencontre alors le puissant courant circumpolaire qui est à l'origine d'un déplacement massif de masses d'eaux vers l'est, susceptible de réalimenter le système du courant Sud Equatorial au niveau du méridien

32°E, notamment lorsque des perturbations cycloniques affectent l'est de l'océan Indien (existence de courant généraux de retour dans le sens anti-cyclonique) (Piton et Taquet, 1992).

Ces différents schémas de circulation des eaux océaniques, et notamment les courants de retour observés entre Madagascar et La Réunion et autour de La Réunion, ont une incidence majeure sur les flux des poissons, aussi bien aux stades larvaires (Pothin, 2005) qu'adultes (Taquet, 2004). Concernant les organismes benthiques, ils peuvent également être déterminants dans la dynamique régionale de distribution des espèces trouvées dans le bassin sud-ouest de l'océan Indien.

1.1.2. Géomorphologie des zones marines littorales

La Réunion est une île jeune (5 MA) et de petite taille (2512 km²), formée par deux complexes volcaniques : le massif plus ancien (5 MA) du Piton des Neiges et le massif plus récent de la Fournaise (2 MA). Les 215 km de côtes délimitent une île marquée par une topographie très découpée et une zone littorale relativement abrupte qui se prolonge en mer par un plateau continental très étroit. Cette géomorphologie du littoral est à l'origine d'une diversité importante des milieux marins rencontrés autour de l'île. On trouve ainsi (Figure 3) :

- ✓ Des zones de substrats meubles qui correspondent le plus souvent aux secteurs géologiques les plus anciens et sont associés aux principaux systèmes de plaines alluviales créées par les principales rivières pérennes (Montaggioni, 1971). Ces zones s'étendent majoritairement du nord-ouest au quart est sud-est de l'île sur environ 100 km de côte (Letourneur, 1992). Si les zones de substrats meubles sont minoritaires en termes de linéaire côtier, elles représentent par contre plus de 60 % de la surface des fonds marins rencontrés entre -5 et -200 mètres de profondeur, autour de La Réunion (Trodec, com. pers ; Robert, 1986).
- ✓ Des zones rocheuses basaltiques continues qui correspondent aux formations géologiques les plus récentes du massif de la Fournaise. On les rencontre majoritairement au sud-est de l'île entre St Joseph et Ste Rose, jusqu'à plus -100 mètres de profondeur, même si localement, de petits affleurements de substrats meubles issus d'un processus érosif récent ont été observés (Trodec, com. pers.).

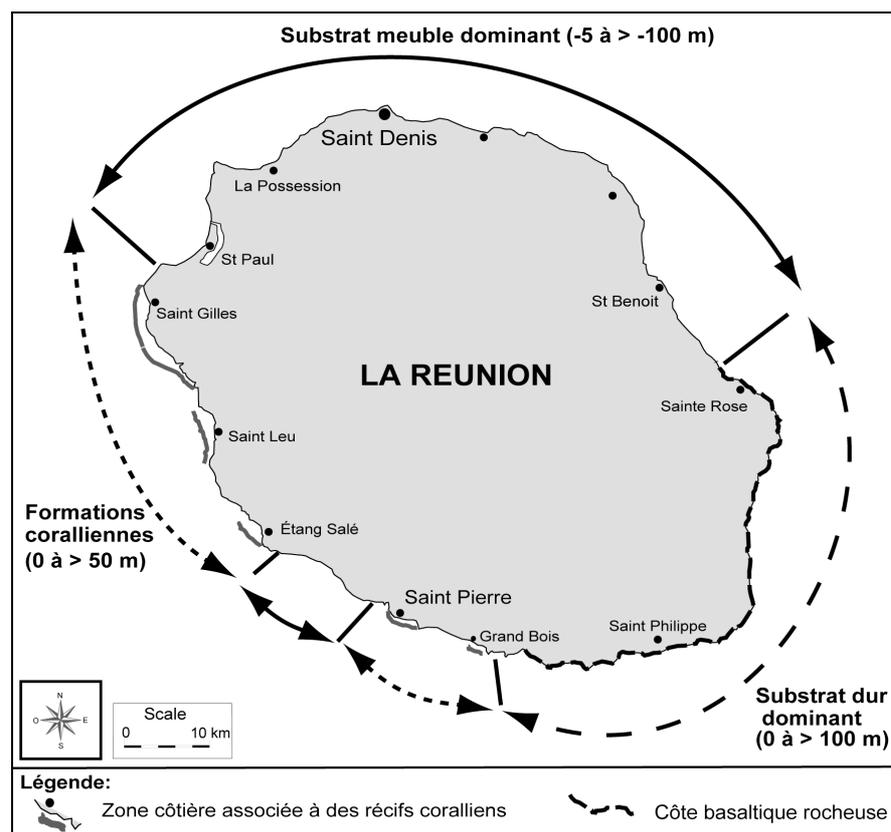


Figure 3 : Principaux secteurs géomorphologiques des littoraux de La Réunion

- ✓ Des zones récifales discontinues (12 km²) formées par des récifs frangeants de taille variable qui s'étendent à l'ouest, et au sud-ouest de l'île, sur un linéaire côtier d'environ 25 km (Battistini et al., 1975 ; Montaggioni et Faure, 1980). Ces ensembles récifaux comportent également de zones de substrats meubles (arrière récif, platier et pente externe) d'origine corallienne. Les formations sableuses d'origine bioclastique sont cependant différentes (nature, composition) des formations de substrats meubles d'origine basaltique, rencontrées sur les autres secteurs sous-marins de l'île.

1.1.3. *Océanographie et climatologie à La Réunion*

Les facteurs environnementaux seront dans un premier temps décrits à l'échelle globale de l'île. Ils feront ensuite l'objet d'une description plus précise, lors de l'étude des différents secteurs.

a) *le Climat*

En raison de sa position inter-tropicale, La Réunion est caractérisée par l'alternance d'une saison chaude et pluvieuse (de novembre à mai, températures de 21 à 31° C) et d'une saison plus

fraîche et sèche (de Juin à Octobre, températures de 17 à 28° C). Cependant, du fait de sa position géographique isolée dans l’océan Indien, et du rôle régulateur des flux d’alizés, La Réunion bénéficie d’un climat tropical dont les amplitudes thermiques sont plus modérées qu’en zone continentale.

Les précipitations sont assez importantes, notamment lors des phénomènes dépressionnaires ou lors des périodes cycloniques, à l’occasion desquelles des records de pluviométrie sont fréquemment enregistrés (Robert, 1986 ; Soler, 1997). Ces précipitations massives affectent alors le plus souvent les secteurs nord, est et sud de l’île, ce qui génère des phénomènes de crues très importants au niveau des principales rivières pérennes et des ravines de ces secteurs. Ces crues sont à l’origine d’apports terrigènes importants qui affectent de manière considérable les zones littorales et les communautés de substrats meubles qui leur sont inféodées.

b) *Hydrodynamisme des zones côtières*

Les vents d’alizés, générés par l’anticyclone de l’océan indien pendant la majeure partie de l’année, représentent le flux atmosphérique dominant (Figure 4A).

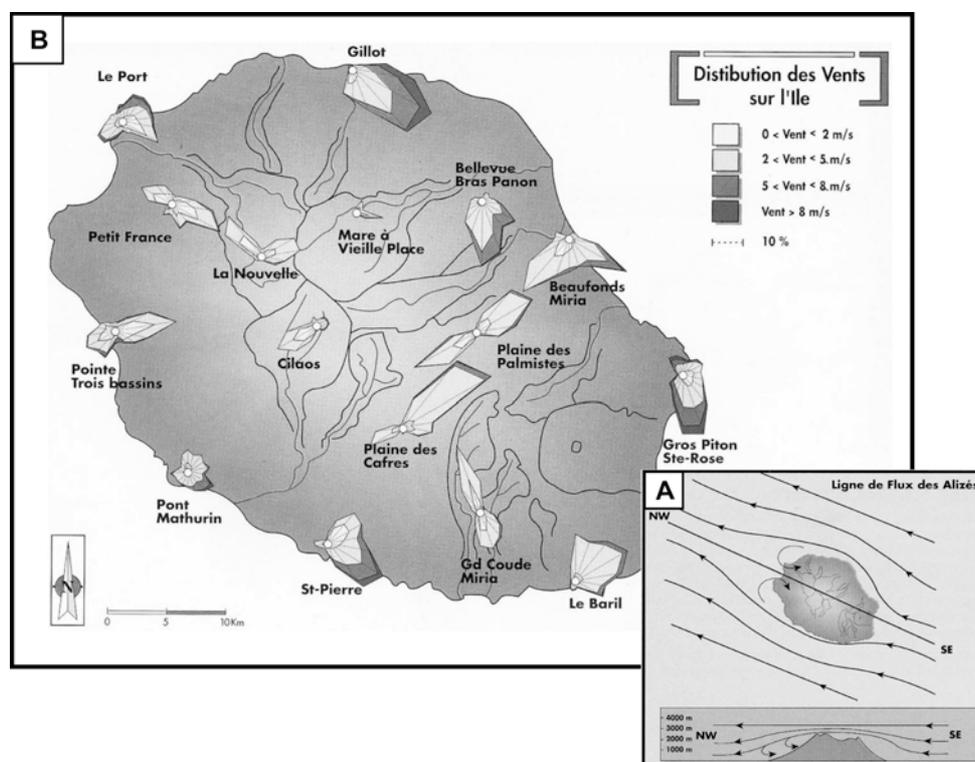


Figure 4 : Schéma des principaux flux d’alizés à La Réunion (A) et distribution des vents moyens (calculés sur 10 ans) (d’après Soler - Météo France, 1997)

De direction sud sud-est, ils sont de force variable (5 à 6 Beaufort, pendant l'hiver austral et 3 à 4 Beaufort pendant l'été austral) et peuvent être affectés par la présence de systèmes dépressionnaires d'origine cyclonique ou austral. L'impact des alizés est largement conditionné par le relief. On oppose classiquement deux grandes zones : (1) une côte au vent à l'est de l'île, marquée par des vitesses de vent souvent importantes, et (2) une côte sous le vent sur les secteurs ouest et nord-ouest (Figure 4B) (Robert, 1986 ; Soler, 1997). Ces vents sont à l'origine d'une houle dite d'alizé qui a une incidence majeure sur les zones littorales de l'est de l'île (Montaggioni, 1978).

Les houles océaniques sont de 3 types majeurs (Figure 5) :

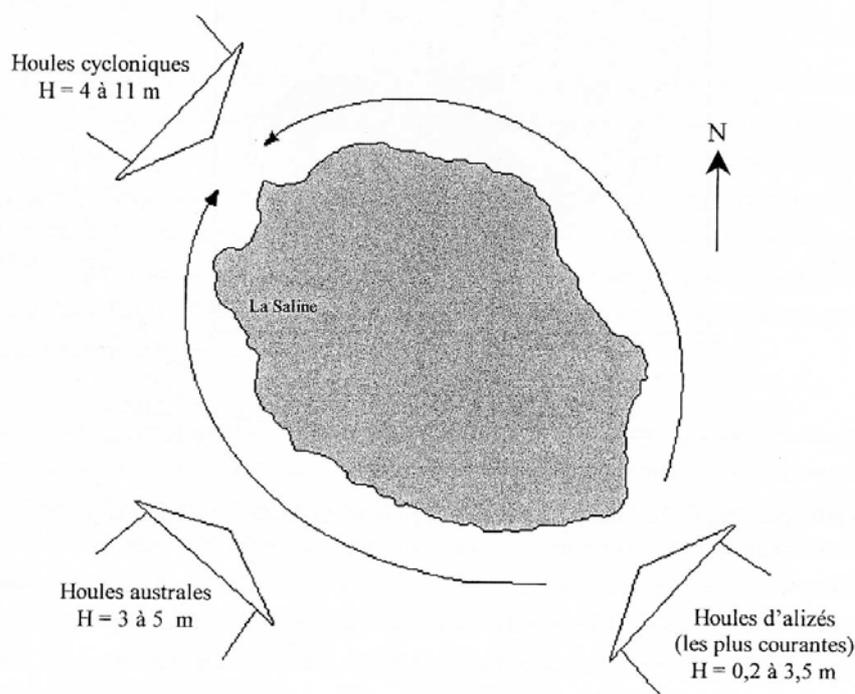


Figure 5: Principaux types de houles affectant La Réunion (d'après Gabrié et Montaggioni, 1985)

- *Les houles d'alizé*, présentes tout le long de l'année, qui sont directement liées à l'intensité des flux de vents d'alizés. Leur amplitude est variable (moyenne de 0.5 à 3.5 m pendant l'hiver austral). Elles affectent essentiellement les zones littorales orientale et septentrionale de l'île et constituent probablement une des sources d'instabilité sédimentaire majeure des zones de substrats meubles entre 0 et -20 mètres. En revanche elles affectent très peu les secteurs nord-ouest et ouest qui restent relativement abrités et subissent uniquement des phénomènes de diffraction de la houle.

- *Les houles australes*, présentes essentiellement pendant l'hiver austral, n'affectent que les zones sud et ouest de l'île. Elles peuvent localement se conjuguer à l'action des houles d'alizés et atteindre alors une amplitude très importante (> à 5 m), ce qui peut parfois se révéler catastrophique pour les zones récifales (Cuet et Naim, 1989).
- *Les houles cycloniques*, observées pendant l'été austral sont associées au passage de dépressions cycloniques venant généralement des secteurs nord et nord-est de l'océan Indien. Elles restent globalement peu fréquentes, mais présentent une amplitude très importante (de 5 à 6 m, exceptionnellement plus de 10 m), généralement pendant 2 à 3 jours consécutifs. Elles ont une action dévastatrice sur les écosystèmes benthiques littoraux, qui peuvent être affectés jusqu'à -30 mètres de profondeur. A titre indicatif, des houles de plus de 8 mètres ont été récemment mesurées sur le nord-ouest et le sud de l'île, lors du passage des 2 épisodes cycloniques les plus importants survenus en janvier 2001 (cyclone « Ando ») et mars 2002 (cyclone « Harry ») (Tableau 1).

Tableau 1: Principaux événements cycloniques et incidence, relevés à la Réunion entre 1999 et fin 2002 (synthèse issue de données DDE, non publiées).

NOMS	DATES	passage au plus proche de l'île (Km)	Incidence globale (et zones)	Intensité	Hauteur maximale de houle (m)
DAVINA	10.03.99	100	Moyenne à forte (Sud)	TT /CT	8.84 à St Pierre
Astride	29.12. 99	500	faible	CT	-
Connie	29.01.00	160	forte (Ouest)	CT	-
Eline	15.02.00	170	Faible	DT	-
Hudah	01.04.00	500	Faible	TT	-
ANDO	06.01.01	240	Très forte (Nord/Ouest)	TT	7 à 10.8 au Port
DINA	23.01.02	< 100	Très forte (Ouest)	CT	6.3 à 7.4 à St Pierre
HARRY	11.03.02	300	Très forte (Nord /Ouest)	CT	8.7 au Port

(*) TT = Tempête Tropicale ; CT = Cyclone Tropical; DT = Dépression tropicale

Dans le cadre de mon travail, la prise en considération des phénomènes cycloniques ayant concerné La Réunion entre 1999 et 2002 est liée à la problématique développée dans le chapitre III, et notamment à l'incidence potentielle de facteurs naturels susceptibles d'avoir engendré des perturbations supplémentaires des communautés de macrofaune.

Les marées sont de type semi diurne (2 cycles journaliers), et en général de faible amplitude (de 0.1 m en période de mortes eaux, à 0.8 m en période de vives eaux). Elles ne semblent pas affecter considérablement les communautés de macrofaune benthique rencontrées en zone subtidale (d'un point de vue hydrodynamique tout au moins).

1.1.4. Importance des facteurs de risques environnementaux

La Réunion fait actuellement l'objet d'un développement économique important qui s'est accentué au cours des 20 dernières années. L'essentiel des facteurs de risques environnementaux, avérés ou potentiels, concerne les zones côtières et les bassins versants qui les alimentent (Anonyme, 1995 ; SDAGE, 2001 ; SAR, 1995). L'urbanisation croissante de l'île et les activités humaines touchent essentiellement les secteurs nord (région de St Denis), nord-ouest (zone industrialo-portuaire du Port / La Possession) (Bigot et al., 1998), et ouest de l'île (régions de St Paul à St Pierre). Ces dernières sont parmi les plus sensibles d'un point de vue écologique du fait de la présence de complexes récifaux (Cuet et Naim, 1989 ; Chabanet, 1994 ; Chabanet et al., 2002).

Les zones littorales du nord-est et de l'est de l'île sont majoritairement agricoles, et concentrent les principaux centres industriels de traitement de la canne à sucre (usines sucrières, centrales thermiques, distilleries). Ces structures sont situées sur le littoral. Elles sont à l'origine d'importants rejets industriels en mer qui affectent considérablement le milieu sédimentaire et les communautés benthiques associées (Bigot et al., 2003 ; ARVAM et PARETO, 2005).

1.2. Les secteurs et sites d'études

Les objectifs de ce travail de thèse étaient doubles : (1) décrire la structuration spatiale des communautés benthiques de substrats meubles de la Réunion, et (2) décrire les réponses de ces communautés à des perturbations d'origine anthropique. J'ai donc choisi d'étudier 5 secteurs géographiques répartis le long des côtes nord-ouest, nord et est de l'île. Ces secteurs couvrent l'ensemble de la zone géographique continue dans laquelle les substrats meubles sont majoritaires entre -15 et -200 mètres de profondeur (Figure 6). Ils sont également soumis à des niveaux d'impacts anthropiques très différents. Ces 5 secteurs, qui accueillent les 6 sites d'étude sont les suivants :

- La baie de St Paul - SP - (SECTEUR 1),
- La baie de La Possession - LP - (SECTEUR 2),
- Ste Marie / Gillot – SM - (SECTEUR 3),
- Bois Rouge – BR - (SECTEUR 4),
- St André – SA – (SECTEUR 4),
- Beaufonds / St Benoît – BF – (SECTEUR 5)



Figure 6: Localisation géographique des secteurs d'études

1.2.1. Le secteur de la baie de St Paul (SP- SECTEUR 1)

La baie de St Paul est une zone d'accumulation sableuse située au sud du cône de déjection de la rivière des Galets. Elle est caractérisée par des pentes moyennes entre 0 et -100 m qui s'accroissent fortement au-delà du plateau littoral. L'organisation et les distances séparant les isobathes jusqu'à -50 m suggèrent que les houles (australes et cycloniques) ont une action importante sur la géomorphologie de cette baie (Troadec, 1991). La baie de St Paul est une des deux formations littorales les plus encaissées du littoral. Elle est de ce fait relativement protégée des principaux flux d'alizés, comparativement au nord et à l'est de l'île et constitue donc un secteur particulier d'un point de vue océanographique et écologique.

Le schéma courantologique général de la baie de St Paul a été établi par Troadec (1991) en utilisant les plans de houles et la thermographie aérienne. Ce premier travail a par la suite été complété par plusieurs études ponctuelles ou travaux de synthèse (Bouchon et al, 1981 ; Faure, 1985; Bosc, 1987 ; BCEOM, 1987 ; Turquet et al., 1998 ; BCEOM et ARVAM, 2004 ; Tessier, 2005). Ces travaux ont montré qu'en régime général d'alizés de sud-est (cas le plus fréquent), les courants locaux sont directement liés au phénomène de marée. Ils sont

globalement parallèles à la côte, de direction nord nord-ouest lors du flot (marée montante), et inversement, de direction sud sud-ouest lors du jusant (Figure 7).

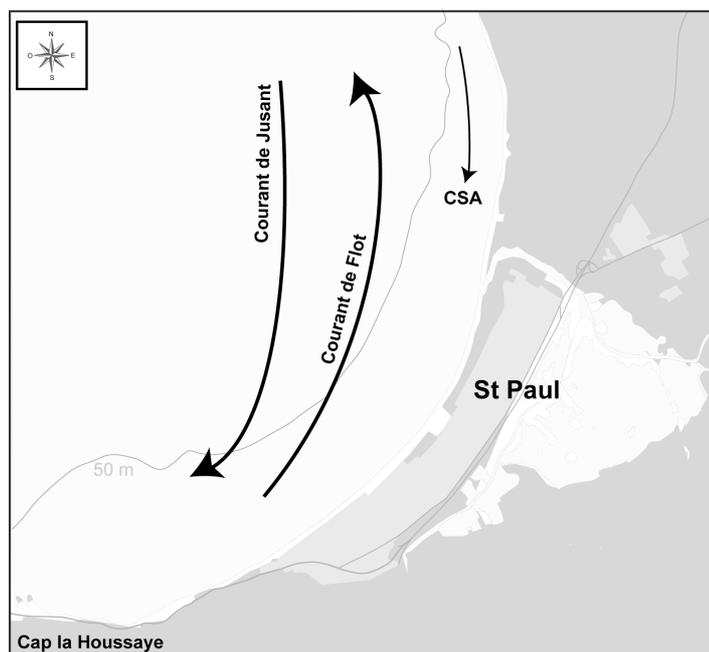


Figure 7 : Principaux courants identifiés en baie de St Paul en régime d'alizés. CSA : Courant superficiel lié aux alizés. (modifié d'après Troadec, 1991).

Des contre-courants de dérive littorale, notamment à proximité de la côte, sont susceptibles de générer des zones de calme hydrodynamique en milieu de baie.

Ce schéma général peut être modifié lors des épisodes de houle australe qui génèrent alors un courant de direction nord. Globalement, il existe donc un gradient hydrodynamique croissant du sud de la baie (zone de basse énergie) vers le nord de la baie de St Paul (zone à haute énergie).

Une seconde originalité de cette baie réside dans le fait qu'elle abrite un étang littoral (étang de St Paul), dont l'embouchure est située approximativement au centre de la baie. Cet étang littoral est connu pour être un récepteur des flux hydriques (eaux pluviales, eaux usées) provenant de la majeure partie du bassin versant situé en amont et de l'agglomération de St Paul. Il en résulte des apports en mer réguliers et diffus d'éléments nutritifs minéraux, organiques et terrigènes (débit de $1\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) (BCEOM et ARVAM, 2004). Cependant, peu de données sont actuellement disponibles pour quantifier ces apports, qui s'ajoutent à ceux issus de la Rivière des Galets, et aux rejets issus du traitement des eaux de la station d'épuration de St Paul. La baie de St Paul abrite également plusieurs structures d'élevage piscicole (type cages flottantes), implantées sur des fonds de -30 à -40 mètres. Ces structures, bien qu'encore peu développées, génèrent également des apports de nature organique (rejets alimentaires, fèces) qui restent encore modérés en l'état actuel de la production annuelle

(BCEOM et ARVAM, 2004). Même si d'importants phénomènes de brassage hydrologiques interviennent dans les zones les plus superficielles de la baie et que les phénomènes de dispersion dans la masse d'eaux sont importants (cf. courantologie générale), ces différents apports interviennent probablement dans la structure et le fonctionnement (réseau trophique) des principales communautés benthiques vivant à l'interface du milieu sédimentaire.

1.2.2. Le secteur de la baie de La Possession (LP - SECTEUR 2)

La baie de La Possession se trouve également relativement protégée : (1) du régime général d'alizés par le massif de La Montagne et la Pointe du Gouffre, et (2) de l'action des houles australes par la Pointe des Galets. Ses fonds présentent des pentes moyennes entre 0 et -50 m qui s'accroissent ensuite au-delà de -50 m, pour former des indentations assez marquées au niveau du talus continental (Tessier, 2005).

Les substrats meubles sont majoritaires entre -10 et -100 mètres. Leur composition a fait l'objet d'une description préliminaire (Bigot et al., 1998). De petits affleurements rocheux constitués par des zones à galets décimétriques (Pointe des Galets et ravine à Marquet) et par des affleurements basaltiques profonds (Port Est) sont observés localement. Cette baie est également marquée par la présence de formations coralliennes originales, présentes à faible profondeur sur le banc récifal des Lataniers (Bouchon et al., 1981 ; Faure, 1985 ; Leveau et al. 1986 ; Quod et al., 1995), et sur les digues portuaires du Port Est (Bouchon et al., 1981 ; BRL, 1994 ; Bigot et al., 1998 ; Garnier et al., 2000).

Le schéma courantologique général et la dynamique sédimentaire de cette baie ont été décrits par Troadec (1991), puis complétés à l'occasion de travaux plus récents en relation avec les constructions portuaires et les suivis environnementaux associés (Delacroix, 1982 ; Bigot et al., 1998 ; Garnier et al., 2000). Comme en baie de St Paul, les courants dominants sont conditionnés par la marée et s'établissent parallèlement à la côte (Figure 8).

Ils sont dominés par un flux de nord-est qui peut être associé à un contre-courant littoral en période de flot. Cette baie est globalement plus exposée que la baie de St Paul à l'action des houles cycloniques (Tableau 1), dont l'action reste cependant tributaire de la trajectoire des perturbations.

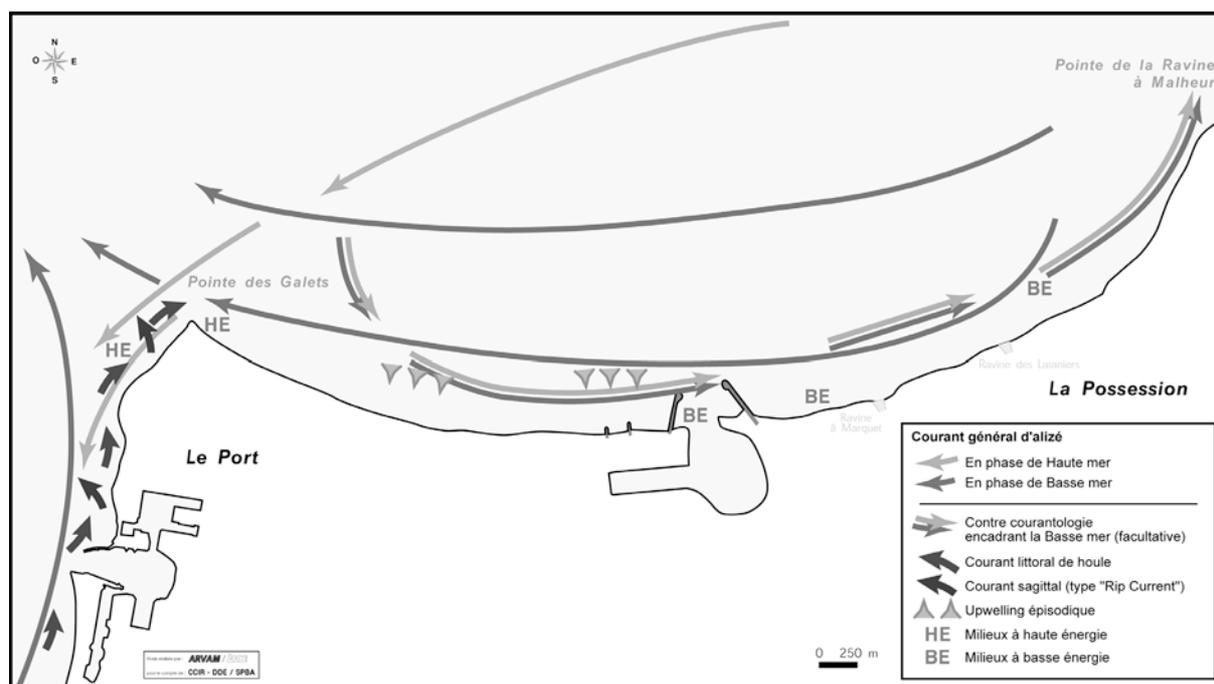


Figure 8: Principaux courants identifiés en baie de La Possession en régime général d'alizés. (d'après Troadec, 1991, dans Bigot et al., 1998).

Les facteurs de risques environnementaux sont essentiellement liés aux apports transitant par les 3 ravines (Ravine Lafleur, des Lataniers, à Marquet), ainsi qu'aux activités portuaire et urbaine (DDE, 1980; Delacroix, 1982 ; Bigot et al., 1998).

1.2.3. *Le secteur nord de Ste Marie / Gillot (SM- SECTEUR 3)*

De manière générale, il n'existe encore que très peu de données sur ce secteur, à l'exception d'expertises localisées (Faure, 1990 ; Durville, 1995 ; SAFEGE, 2004 ; SOGREAH et PARETO, 2005) et des données météorologiques régulières (Station Météo France Réunion).

Le secteur littoral de Ste Marie / Gillot présente une côte ouverte, très exposée à l'hydrodynamisme issu des flux d'alizés de sud sud-est, et à l'action épisodique des houles cycloniques. Les alizés sont caractérisés par des vitesses souvent importantes (vent moyen $> 5 \text{ m.s}^{-1}$ pendant plus de 50 % du temps) et par la quasi absence de période de calme (3.6 % du temps) (Météo France, 1999) (Figure 4B). Ils sont à l'origine d'une houle dont la présence est régulière, tout au long de l'année. Les principaux courants littoraux sont directement liés à l'incidence des alizés. Ils sont majoritairement parallèles à la côte et de direction ouest nord-ouest, aussi bien en courant de flot que de jusant (SAFEGE, 2004; SOGREAH et PARETO, 2005).

Les substrats meubles succèdent à un rivage à galets, caractéristique des zones nord et est de l'île ou à rivage artificialisé (zone aéroportuaire). Les fonds meubles sablo-vaseux sont dominants entre 0 et -150 m. Ils sont majoritairement constitués par des sables fins basaltiques entre -10 et -20 m, puis intègrent une proportion croissante de vases pour les bathymétries inférieures (SOGREAH et PARETO, 2005). La régularité des isobathes entre -10 et -30 mètres atteste de l'action régulière et importante des houles, qui sont à l'origine de remaniements sédimentaires fréquents, comme en atteste la présence de ripple-marks entre -10 et -20 mètres. Ce secteur peut donc être considéré comme une zone à haute énergie du point de vue hydrodynamique.

D'un point de vue environnemental, cette côte est caractérisée par une réorganisation du cordon littoral, intervenue lors de la construction de la nouvelle piste de l'aéroport Roland Garros, ainsi que par le développement important des zones urbaines du chef-lieu et de ses alentours durant ces 10 dernières années. La sensibilité écologique des zones littorales, dominées par des fonds meubles relativement instables, est par contre considérée comme moyenne à faible (Dutrieux et al., 1995).

1.2.4. *Le secteur nord-est (SECTEUR 4)*

Ce secteur d'étude se situe globalement entre Ste Suzanne et la pointe de Champ Borne (St André) (Figure 9). Deux sites d'études (Bois Rouge – BR et St André – SA) ont été suivis pendant cette thèse. Les caractéristiques environnementales marines de la zone sont liées à l'incidence de plusieurs facteurs naturels, dont les plus importants sont les précipitations, le vent, la houle et les marées.

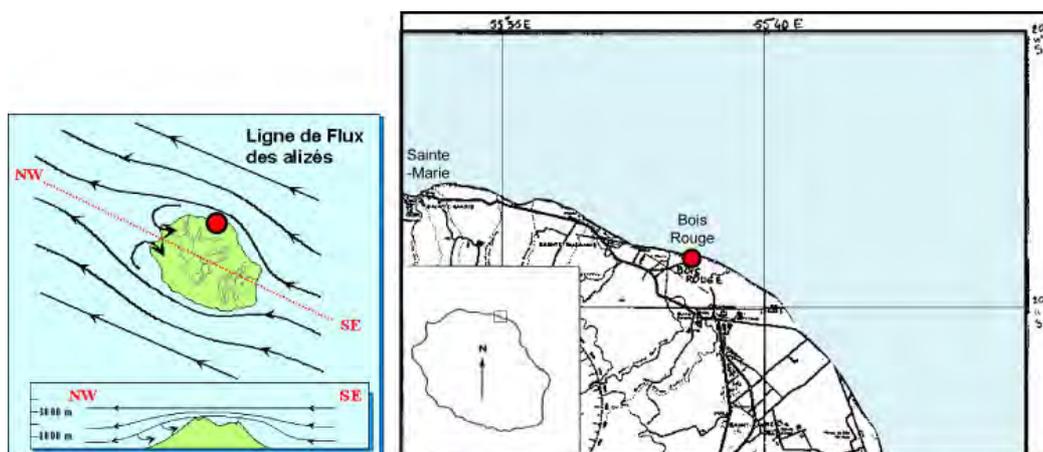


Figure 9 : Les flux d'Alizés à la Réunion (Soler, 1997) ; Présentation du secteur nord-est

Par sa situation sur la côte au vent, ce secteur est sous une forte influence maritime. Celle-ci se traduit par des vents d'alizés marqués qui génèrent une mer souvent agitée (houles d'alizé).

Les vents d'alizés présents régulièrement tout au long de l'année se renforcent en période hivernale, sous l'action des aires anticycloniques du sud de l'océan Indien (20 à 30 nœuds). Ces vents constituent un facteur important dans la circulation des eaux de surface. Des systèmes de brises locales, liées au rythme circadien, peuvent intervenir (brise de terre nocturne de nord-est; brise de mer diurne de sud-ouest), mais elles restent souvent masquées par les alizés. Les houles d'alizé ont une incidence majeure sur la nature et l'orientation des courants marins littoraux et profonds (Piton, 1992).

Le schéma courantologique littoral comprend donc trois composantes majeures (Figure 10) :

- En surface, les courants sont globalement orientés vers l'ouest nord-ouest et sont importants jusqu'à une profondeur d'environ -10 mètres (valeurs moyennes de 7 cm.s⁻¹). Ces courants se conjuguent à l'action des courants de marées (de 5 à 25 cm /s) pendant une partie de la journée (Garnier et al., 2002).
- En profondeur, les courants de marée génèrent un flux inverse important, orienté vers l'est sud-est (de 0.12 à 0.60 nœuds à - 45 m) (DDE, 1991).
- Sur toute la colonne d'eau, les courants d'arrachement (« rip curenents ») résultent du déferlement de la houle. Ils sont favorisés par la présence des thalwegs en mer et sont globalement orientés vers le large (nord). Les vitesses de ces courants sont très variables en fonction de la houle. Ces courants sont susceptibles de drainer des rejets littoraux vers le large (zone des 20 m).

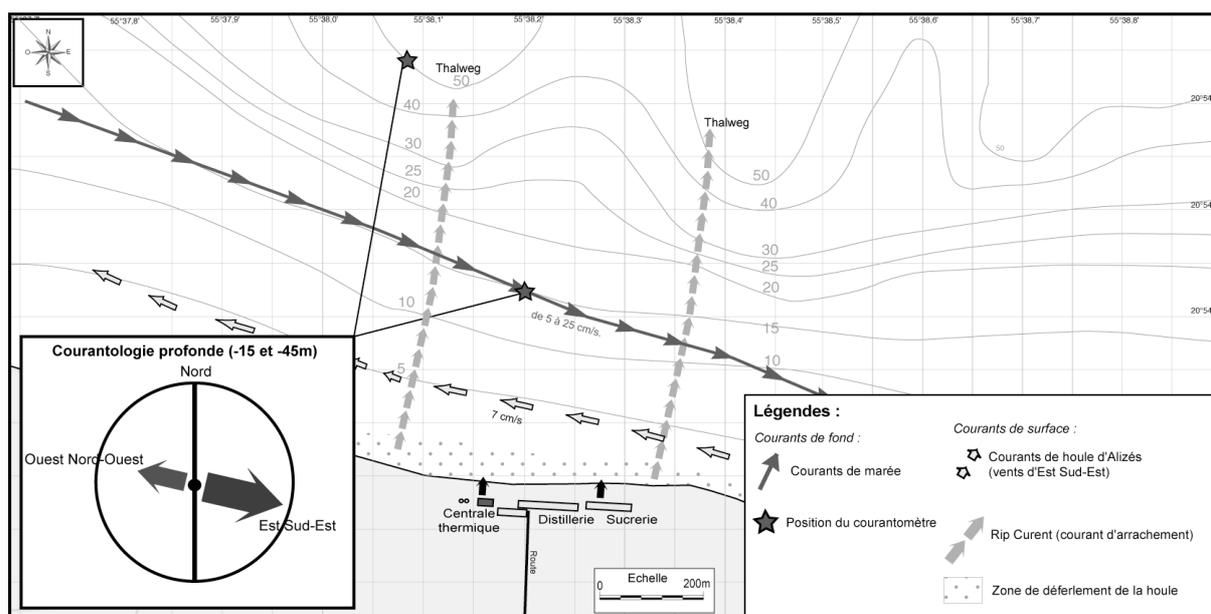


Figure 10: Les principaux schémas courantologiques identifiés à Bois Rouge / St André

Les houles cycloniques, provenant principalement du nord-est, sont rares et brèves, mais parfois très fortes à Bois Rouge. Leur amplitude est de l'ordre de 4 à 6 mètres et elles affectent alors durablement les milieux sédimentaires, jusqu'à plus de -20 m (cf. cyclones Dina, Harry, Tableau 1).

Ce secteur littoral est par ailleurs soumis à des apports importants et réguliers d'eaux douces, plus ou moins chargées en éléments terrigènes, essentiellement apportés par les rivières St Suzanne et St Jean.

a) Le site de Bois Rouge (BR)

Le contexte industriel

Suite à l'implantation d'une distillerie sur le complexe industriel de Bois Rouge en 1993, ce site a fait l'objet d'études bathymétriques et courantologiques (DDE, 1991), écologiques (Dutrieux, 1992), halieutiques (Tessier, 1992) et hydrogéologique (Mauroux et Barrera, 1992 ; Martial, 2005). Il a par la suite fait l'objet d'un suivi environnemental régulier du milieu marin de 1994 à 2003 (Bigot, 2000 ; Bigot et al., 2003) et d'un suivi hydrogéologique (Martial, 2005). Ces travaux se sont inscrits dans une démarche réglementaire de contrôle des Installations Classées, présentant des rejets industriels importants (vinasses de distillerie), susceptibles d'avoir un impact sur le milieu marin. Le complexe de Bois Rouge présente également la particularité d'héberger 3 autres structures industrielles (figure 11): une sucrerie et deux centrales thermiques qui génèrent des rejets littoraux en mer importants, en terme de charge terrigène et organique. Les rejets de la distillerie (environ $400 \text{ m}^3 \cdot \text{j}^{-1}$) sont caractérisés par une forte charge organique (DCO moyenne de $30\,000 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$) et des taux de matière en suspension (MES) de l'ordre de $2 \text{ T} \cdot \text{j}^{-1}$ (Bigot, 2000). Les effluents industriels sont rejetés en mer selon différentes modalités :

- Des rejets littoraux directs pour la sucrerie et les centrales thermiques (Garnier et al., 2002),
- Un forage littoral d'injection profond (-117 m) dans les formations basaltiques altérées scoriacées, pour la distillerie. Cette alternative a pour objectif de préserver la frange marine littorale à forte productivité biologique, et d'utiliser le pouvoir géo-épuration du milieu souterrain (Mauroux et Barrera, 1992) (Figure 12). L'utilisation de ce mode de rejet original et novateur à La Réunion, est discutée dans les travaux de Martial et al. (2003) et de Martial (2005). L'utilisation de forages d'injection de déchets en zone basaltique est assez classique dans d'autres zones géographiques, notamment à Hawaï qui est une île volcanique jeune tout à fait comparable à la Réunion d'un point de vue

hydrogéologique. Leur mise en œuvre et leur suivi a également fait l'objet d'études hydrogéologiques comparables à celle de La Réunion (Peterson et Lau, 1974, Takasaki, 1974 ; Voss et Souza, 1987).

Les principaux objectifs des études effectuées sur les sites industriels concrétisent une forte volonté de rapprochement entre industriels, organismes de recherche, et structures de l'Etat, dans l'établissement d'un compromis durable, permettant de concilier activité industrielle et protection de l'environnement marin, qui sont deux enjeux majeurs pour l'île de La Réunion.



Figure 11 : Vue du littoral nord-est et du site de Bois Rouge en 2003.

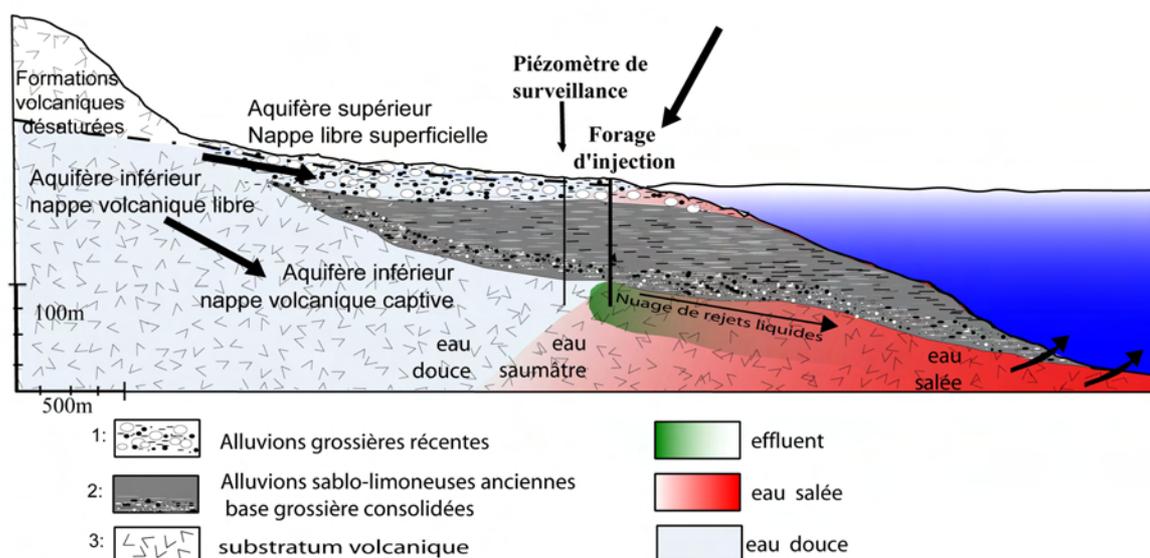


Figure 12: Coupe géologique du secteur de Bois Rouge et position du forage d'injection littoral de la distillerie (d'après Martial, 2005)

Le milieu sédimentaire

D'un point de vue géologique, le secteur d'étude résulte de la formation du cône alluvial de la Grande, et de la Petite rivière St Jean, dont le cours s'est déplacé dans le temps (Figure 13).

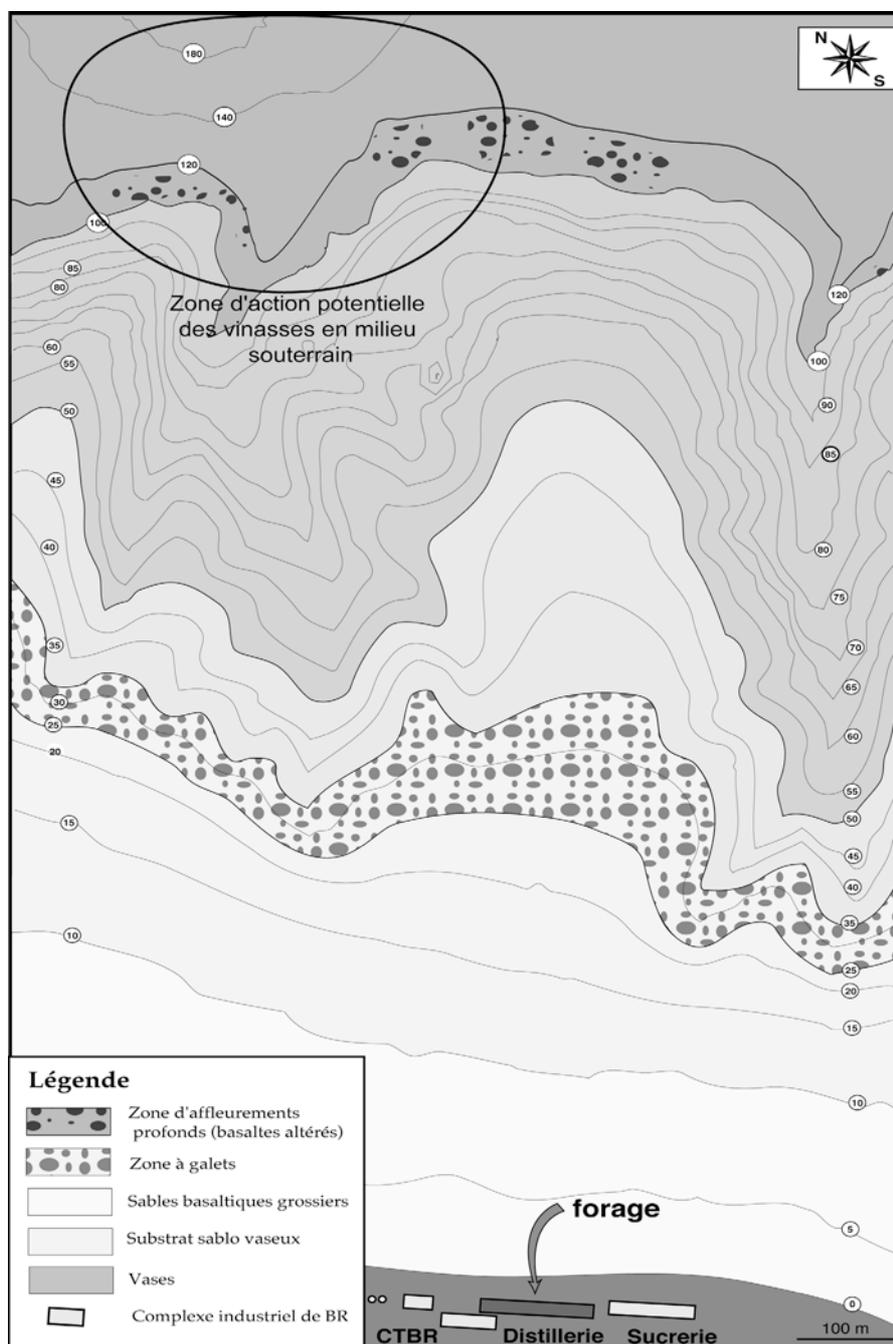


Figure 13: Nature sédimentaire des fonds marins identifiés devant le complexe de Bois Rouge (Bigot, 2003)

Les données acquises entre 1994 et 2003, dans le cadre des différentes actions environnementales ont permis de compléter progressivement les informations sur la nature des fonds, dans un secteur totalement méconnu de la Réunion, notamment pour les bathymétries de -50 à -160 mètres.

Les différents types de milieux identifiés sont essentiellement sableux (entre 0 et -20 mètres), puis sablo-vaseux et vaseux, à partir de -30 mètres. Localement des affleurements basaltiques ont été répertoriés (zone à galets entre -20 et -25 mètres ; quais rocheux profonds à -120 mètres) (Bigot, 2003).

b) Le site de St André (SA)

Le site de St André est situé à 5 km de la zone de Bois Rouge, face à la pointe de Champ Borne, en aval des principaux courants de transit littoraux et des flux d'alizés dominants. Dans le cadre du suivi écologique spatio-temporel, il sera considéré comme un site témoin, n'étant pas soumis à l'incidence des rejets industriels, mais à la seule action des facteurs naturels (Figure 14).

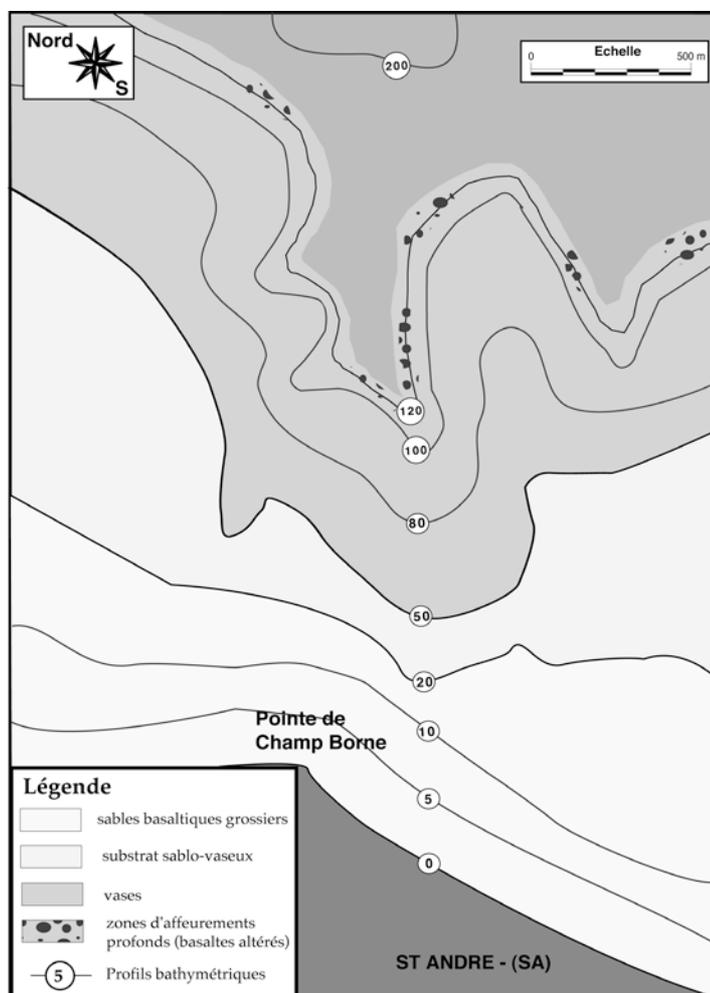


Figure 14: Nature sédimentaire des fonds marins identifiés devant le complexe de St André (Bigot, 2003)

L'étang littoral de Bois Rouge, situé entre les deux sites d'étude, est une formation quasi-fermée, n'ayant que très rarement un exutoire en mer (cf. phénomènes dépressionnaires). Son

incidence sur le milieu benthique peut donc être considérée comme négligeable par rapport aux autres composantes environnementales naturelles et anthropiques.

Par ailleurs, la position particulière du site de Saint André, dans une zone soumise à un hydrodynamisme plus marqué qu'à Bois Rouge (houle, vent), nous a conduit à utiliser ce site dans le cadre de l'analyse spatiale comparative du milieu sédimentaire et des communautés benthiques. La nature sédimentaire des fonds rencontrés à St André est très proche de celle de Bois Rouge. Les zones les plus littorales (0 à -20 mètres) sont cependant constituées par des sédiments basaltiques grossiers, de granulométrie supérieure à celle de Bois Rouge (cf. hydrodynamisme). Ils sont ensuite progressivement remplacés par des sables fins et très fins envasés, à partir de -50 mètres, comme sur le site de Bois Rouge.

1.2.5. *Le secteur est de Beaufonds / St Benoît (SECTEUR 5)*

Ce dernier secteur d'étude se situe entre l'agglomération de St Benoît et la pointe de la Ravine Sèche (Figure 15).



Figure 15: Localisation géographique du secteur de Beaufonds / St Benoît

Par sa situation sur la côte au vent, ce secteur est également soumis à une forte influence maritime. Celle-ci se traduit par des vents d'alizés marqués qui génèrent une mer régulièrement agitée. Deux principaux types de configurations courantologiques liées à l'intensité des flux sont observés :

- Un régime de nord nord-ouest très marqué, avec des courants parallèles à la côte (0.05 à 1.5 nœuds), lors des périodes d'alizés de forte intensité. Cette configuration correspond au cas le plus fréquent (DDE, 1993).
- Un régime de sud sud-est de faible intensité (alizés modérés à faibles), accentué par les courants de jusant. Cette configuration est assez peu fréquente.

Par ailleurs des courants d'arrachements littoraux (« rip currents ») sont fréquemment observés en zone littorale à cause du déferlement de la houle. Ces courants drainent les rejets littoraux vers le large. Ces derniers sont ensuite repris par la courantologie dominante.

La topographie du littoral est caractérisée par la présence d'une pointe rocheuse (pointe de La Ravine Sèche) issue de l'activité volcanique ancienne du Piton des Neiges. Le socle basaltique se prolonge en mer entre la pointe du Bourbier et St Benoît entre 0 et -35 mètres. Elle abrite des formations coralliennes et une faune ichtyologique diversifiées (Bigot et al., 1994 ; Letourneur, 1998).

Contexte d'étude et problématique :

Ce secteur littoral de La Réunion est étudié depuis 1994, date des premières études relatives aux impacts de rejets industriels en zone marine littorale (rejets de la sucrerie et des vinasses de la distillerie à très forte charge organique et terrigène). Les premières études avaient cependant pour finalité d'analyser l'impact des rejets littoraux sur les communautés coralliennes (Bigot et al., 1994). Entre 1994 et 1997, la situation environnementale des zones littorales s'est considérablement dégradée (Bigot et al., 1997), ce qui a conduit l'ensemble des gestionnaires et des acteurs locaux (industriels, structures de l'Etat, collectivités, scientifiques, riverains) à prendre des mesures environnementales importantes pour améliorer la situation du milieu naturel. Une stratégie de rejet en mer par émissaire (SOGREAH, 1998 ; 2000) a ainsi été retenue parallèlement à une action de valorisation des vinasses de distillerie à des fins d'épandages agricoles.

Un premier émissaire sous-marin a été mis en service en avril 1998 à -28 m, puis à -55 m de profondeur, au droit du complexe industriel (Figure 16 et 17). Ce système original, installé pour la première fois à la Réunion, avait pour principal objectif de supprimer les rejets à la côte existant antérieurement (limitation des impacts sur les peuplements coralliens littoraux à forte sensibilité écologique).

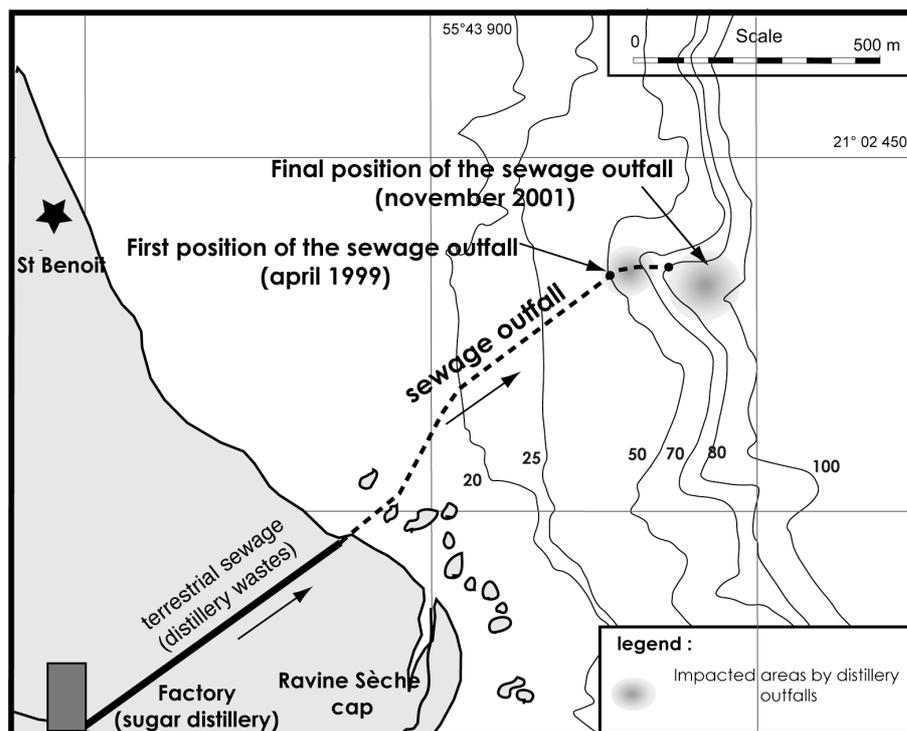


Figure 16: Configuration des rejets en mer par émissaire, sur le site de Beaufonds / St Benoît



Figure 17: Vues sous-marines de l'émissaire, sur le site de Beaufonds, en 2001, à -55 m.

Il a permis de plus, de déplacer les rejets de vinasse vers un milieu sédimentaire profond qui présente une sensibilité écologique moindre et des capacités intégratrices avérées (Zmarsly et al., 1994 ; Hall et al. 1997; Bailey-Brock et al., 2002 ; Kress et al., 2004).

Depuis 1998, la zone de rejet en mer a été progressivement déplacée (-55 m jusqu'en 2000 puis -85 m à partir de 2001) afin d'optimiser ce mode de rejet en zone de substrat meuble (SOGREAH, 2000). Cet émissaire est maintenant fonctionnel depuis 5 années. Il rejette les vinasses de distillerie (débit de $2600 \text{ m}^3 \cdot \text{jour}^{-1}$, 7 mois par an, 2.5 T de matière sèche.jour⁻¹ ;

Turbidité de 464 NTU; 6.4 g.l⁻¹ de MOT) à –85 m, dans un canyon sous-marin, situé au droit du complexe industriel (Figure 16).

Le suivi du milieu sédimentaire et des communautés benthiques a débuté en 1998 (réalisation d'un « point zéro »), avant la mise en service du premier ouvrage, et se poursuit encore actuellement, dans le cadre d'un monitoring environnemental biannuel (1999-2008), financé par l'industriel et réalisé par l'ARVAM (Agence pour la Recherche et la Valorisation Marine) (Bigot et al., 2003, ARVAM et PARETO, 2005).

2. MODALITES DE L'ECHANTILLONNAGE

2.1. Principe général et contexte

L'objectif de mon travail consistait tout à la fois à décrire (1) les communautés benthiques de substrats meubles de La Réunion et (2) leur réponse à des perturbations anthropiques. En fait (i.e., la réalisation pratique de l'échantillonnage), ces deux objectifs n'ont pas revêtu la même importance, puisque la plus grande partie de mon travail a été réalisée dans le cadre d'études à finalité environnementale.

Ceci m'a amené à définir un plan, et des méthodes d'échantillonnages cohérentes et concordantes, permettant la comparaison des données dans l'espace (i.e., entre secteurs géographiques) et dans le temps (e.g., suivi des zones impactées) selon les expériences antérieures (Elliott et Descamps, 1973 ; Beukema, 1974 ; Long et Wang, 1994 ; Elliott, 1994).

2.2. Stratégie d'échantillonnage

L'échantillonnage adopté est de type « au hasard et stratifié » au sens de Elliott et Descamps (1973). Dans le cadre des objectifs d'études, le premier critère de stratification est la bathymétrie qui est classiquement reconnue comme un facteur de structuration fort des communautés benthiques (Snelgrove, 1999 ; Bergen et al. 2001 ; Ellingsen, 2002, parmi d'autres).

Le second critère est d'ordre spatial « zone géographique ». L'échantillonnage a ainsi été effectué sur 5 secteurs sélectionnés, pour rendre compte de la diversité des substrats meubles autour de La Réunion.

Le troisième critère pris en compte est étroitement lié au précédent. Il est constitué par le niveau supposé des perturbations anthropiques. Ce dernier critère conduit à séparer les secteurs

de Beaufonds et Bois Rouge (impactés), des secteurs de Saint Paul, La Possession et Sainte Marie (non impactés). Cette stratégie d'échantillonnage est résumée à la Figure 18.

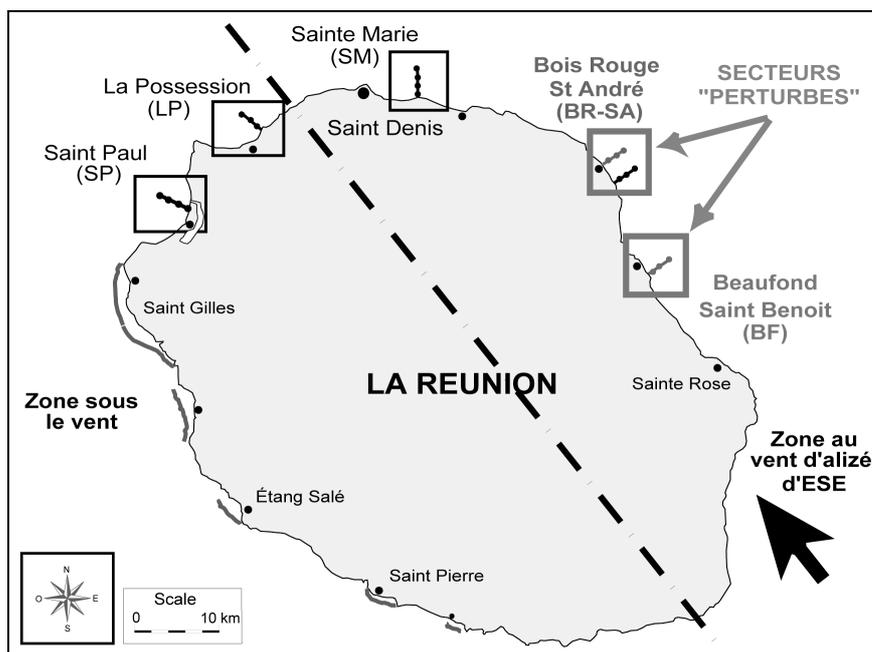
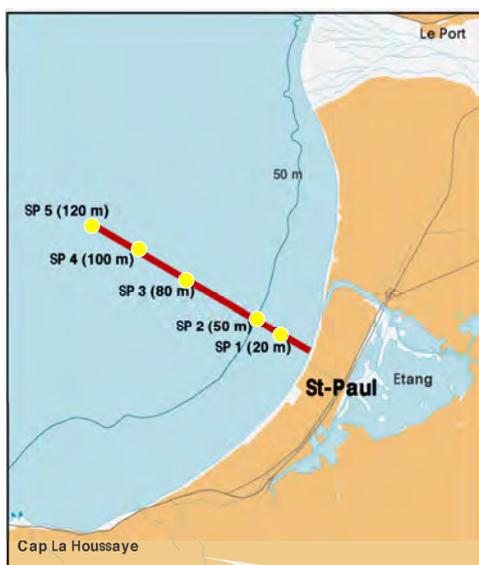


Figure 18: Illustration de la stratégie d'échantillonnage, définie dans le cadre de cette étude et localisation des différents sites d'études.

2.2.1. Définition des stations étudiées

Dans le cadre de l'échantillonnage stratifié, j'ai réalisé un maillage des sites d'étude le long de radiales bathymétriques « côte - large », en considérant de manière arbitraire 5 niveaux bathymétriques constants (-20, -50, -80, -100, -120 mètres), qui correspondent respectivement aux stations identifiées sur chaque site (Figure 19).



A – St Paul (SP)

Vue du littoral de la baie de St Paul (photo L.Bigot – Arvam)



B- La Possession – Vue du littoral entre les ravines des Lataniers et La Fleur

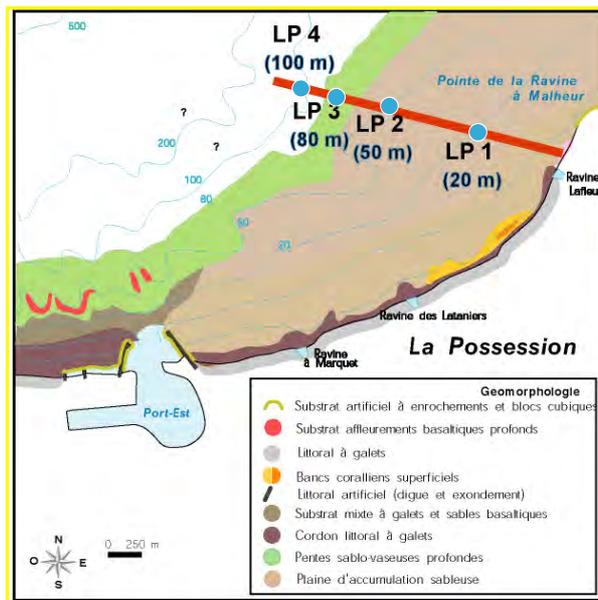
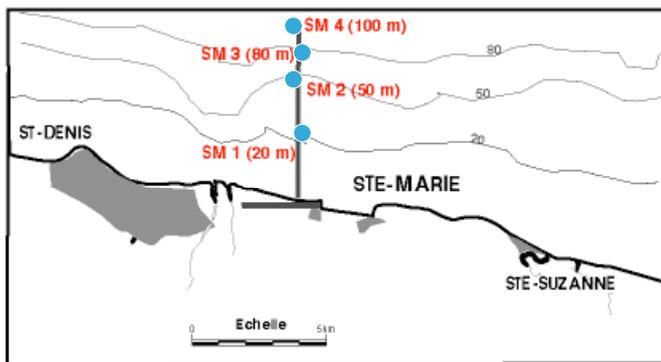


Photo Arvam

C- Sainte Marie



D - Bois Rouge / Saint André (d'après Bigot et al., 2006 in press)

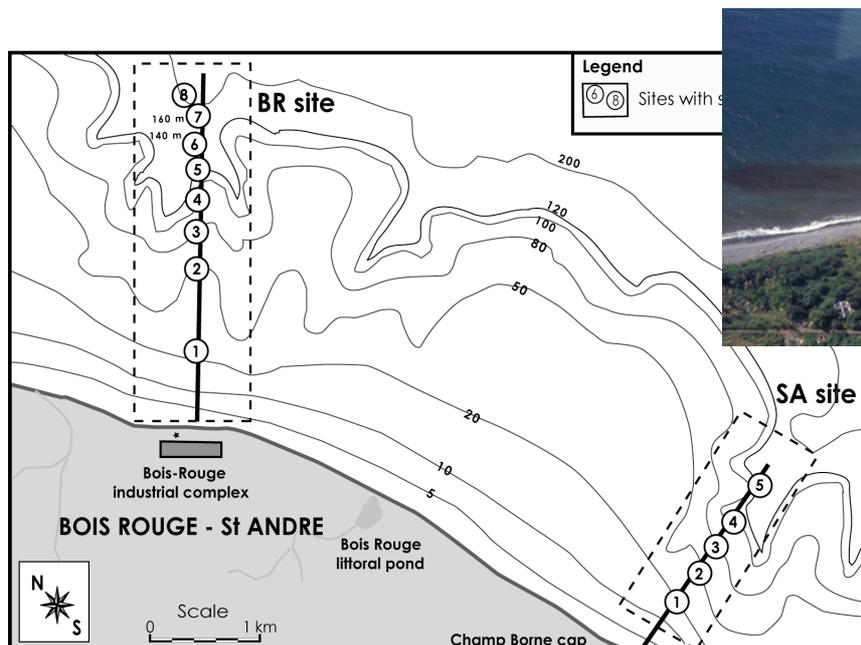


Photo L. Bigot - Arvam

Vue du littoral de Bois Rouge au niveau du complexe industriel.

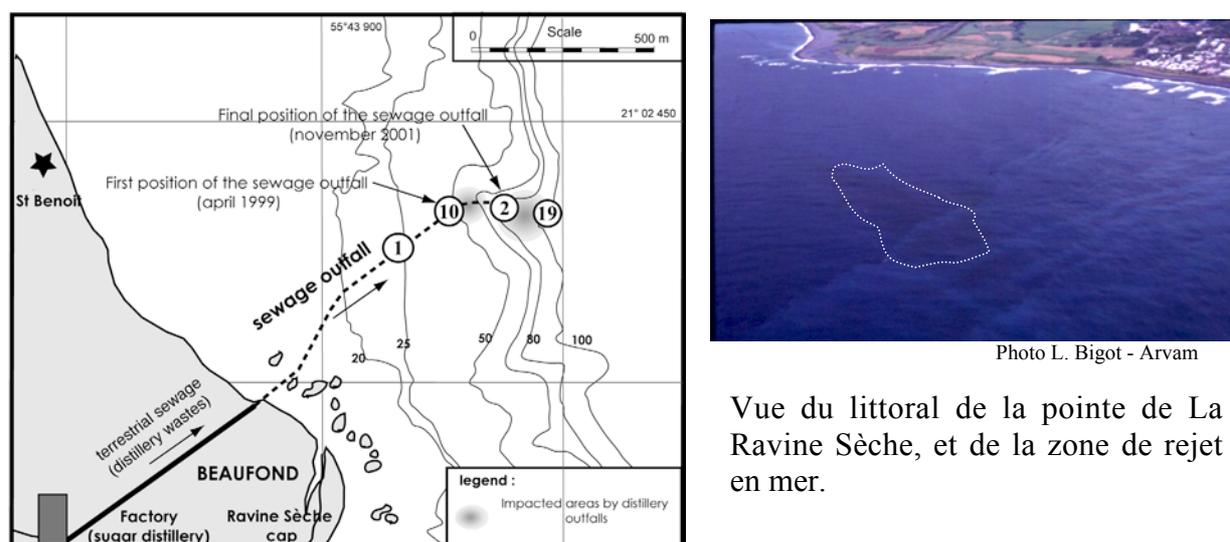
E - Beaufonds / Saint Benoît (in Bigot et al., soumis)

Figure 19: Localisation des stations au sein de chaque secteur d'étude et vues d'ensembles de ces différents secteurs – A : St Paul ; B : La Possession ; C : Ste Marie ; D : Bois Rouge / St André ; E : Beaufonds / St Benoît.

Tableau 2: Principales caractéristiques des secteurs, sites et stations échantillonnées

SITES	STATIONS	Lat.(S) / Long. (E) WGS 84	Prof.(m)	CARACTERISTIQUES
St Paul (SP)	SP 1	20°59 96 / 55°16 24	20	fonds sableux (basaltique)
	SP 2	20°59 83 / 55°16 00	50	fonds sablo vaseux (épave à proximité - Sea Venture)
	SP 3	20°59 64 / 55°15 66	80	fonds de vase ++
	SP 4	20°59 52 / 55°15 47	100	fonds sablo-vaseux à débris coquillés (présence de quais rocheux)
	SP 5	20°59 46 / 55°15 40	120	fonds sablo -vaseux (présence de quais rocheux)
La Possession (LP)	LP 1	20°54 27 / 55°21 14	20	fonds sableux
	LP 2	20°54 13 / 55°20 94	50	fonds sablo vaseux
	LP 3	20°53 70 / 55°20 40	80	fonds de vase ++
	LP 4	20° 53 25 / 55° 19 98	100	fonds sablo-vaseux à débris coquillés (présence de quais rocheux proches)
Ste Marie (SM)	SM 1	20°52 80 / 55°31 79	20	fonds sableux
	SM 2	20°52 33 / 55°31 79	50	fonds sablo vaseux
	SM 3	20°52 11 / 55°31 78	80	fonds de vase ++
	SM 4	20°51 96 / 55°31 79	100	fonds de vase ++
	SM 5	20°51 93 / 55°31 77	120	fonds sablo -vaseux (présence de quais rocheux)
Bois Rouge (BR)	BR 1 (BR 3)	20°54 48 / 55°38 34	20	fonds sablo vaseux
	BR 2 (BR 9)	20°54 25 / 55°38 28	50	fonds vaseux
	BR 3 (BR 14)	20°54 30 / 55°38 44	80	fonds de vase ++
	BR 4 (BR 12)	20°53 99 / 55°38 26	100	fonds de vase ++
	BR 5 (BR 17)	20°53 96 / 55°38 31	120	fonds sablo -vaseux (présence de quais rocheux à proximité)
	BR 6 (BR 16)	20°53 96 / 55°38 24	140	fonds de vase ++
	BR 7 (BR 16 b)	20°53 71 / 55° 38 19	160	fonds de vase ++
	BR 8 (BR 26)	20° 53 70 / 55° 38 25	190	fonds de vase fluide
St André (SA)	SA 1	20°53 36 / 55°40 15	20	fonds sableux
	SA 2	20°55 25 / 55°40 19	50	fonds sablo vaseux
	SA 3	20°55 18 / 55°40 27	80	fonds de vase ++
	SA 4	20°55 06 / 55°40 30	100	fonds de vase ++
	SA 5	20°54 10 / 55°40 37	120	fonds de vase (présence de nodules sablo vaseux compactés)
Beaufond / St Benoît (BF)	BF 1 (BF 1)	21°02 60 / 55°44 07	20	Plateaux sableux littoral
	BF 2 (BF 10)	21°02 53 / 55°44 14	50	Station située en bordure d'un canyon sous-marin (vases)
	BF 3 (BF 2)	21°02 60 / 55°44 21	80	canyon sous-marin (vases)
	BF 4 (BF 19)	21°02 68 / 55°44 29	100	canyon sous-marin (vases)
	BF 5 (BF 5)	21°02 70 / 55°44 36	120	pentés à fonds de vases ++

Occasionnellement, 3 niveaux bathymétriques supplémentaires (et donc 3 stations : -140, -160 et -190 m) ont été définis sur le site de Bois Rouge, en fonction des objectifs poursuivis. **32 stations** ont ainsi été définies sur les **5 secteurs d'études**. Les principales caractéristiques des stations échantillonnées sont fournies dans le tableau 2.

2.2.2. Périodicité des prélèvements entre 1994 et 2004

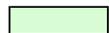
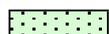
Les prélèvements ont été effectués selon une périodicité annuelle, en conservant au maximum la même saison de prélèvement d'une année sur l'autre, afin de minimiser l'incidence des variations interannuelles. Les prélèvements ont ainsi presque tous été réalisés pendant l'été austral (i.e., de mars à mai). Les prélèvements sédimentaires et faunistiques ont été effectués simultanément lors de chacune des campagnes. Le tableau 3 récapitule l'ensemble des campagnes de terrain effectuées entre Mars 1994 et Avril 2004 sur les différents secteurs et sites d'étude.

Tableau 3: Chronologie des campagnes d'intervention terrain entre 1994 et 2004

Stations / paramètres	Prof	campagne 1994	campagne 1995	campagne 1996	campagne 1998	campagne 1999	campagne 2001	campagne 2002	campagne 2003	campagne 2004
		F/S								
BR 1 (BR 3)	20	mars	Aout (*)	Mai		mars			mars	
BR 2 (BR 9)	50									
BR 3 (BR 14)	80									
BR 4 (BR 12)	100									
BR 5 (BR 17)	120									
BR 6 (BR 16)	140									
BR 7 (BR 16 b)	160									
BR 8 (BR 26)	190									
SA 1	20	mars	Aout (*)	Mai		mars			mars	
SA 2	50									
SA 3	80									
SA 4	100									
SA 5	120									
SP 1	20		Sept (*)	Mai						
SP 2	50									
SP 3	80									
SP 4	100									
SP 5	120									
LP 1	20			Mai						
LP 2	50									
LP 3	80									
LP 4	100									
SM 1	20			Mai						
SM 2	50									
SM 3	80									
SM 4	100									
SM 5	120									
BF 1 (BF 1)	20				avril		mars	avril		avril
BF 2 (BF 10)	50									
BF 3 (BF 2)	80									
BF 4 (BF 19)	100									
BF 5 (BF 5)	120									

(*) campagne non exploitée dans le cadre de ce travail

F/S : prélèvements de faune et de sédiments

-  campagnes utilisées pour l'analyse spatiale
-  campagnes utilisées pour l'analyse spatiale et temporelle
-  campagnes utilisées pour l'analyse temporelle (cf. perturbations)

2.3. Choix de la technique et de l'engin de prélèvement

Les techniques permettant d'échantillonner le milieu benthique sont nombreuses et dépendent souvent de l'objectif fixé (échantillonnage qualitatif, quantitatif, ...). Pour ce qui concerne la macrofaune, les principales techniques disponibles reposent sur l'utilisation de bennes, carottier, dragues, « suceuses ». Les dragues restent plutôt utilisées dans le cadre d'inventaires qualitatifs focalisés sur des organismes de taille importante, comme les mollusques, les échinodermes ou les crustacés. Les techniques d'aspirations (« suceuse ») sont utilisées préférentiellement en zone peu profonde, mais restent peu utilisées du fait de leur mise en œuvre parfois difficile (source d'air comprimé, maniement en plongée, etc...), et des dommages (écrasement, perte de caractères anatomiques) qu'elles engendrent souvent sur la faune, ce qui complique sa détermination (Long et Wang, 1994 ; Frouin, 1996). Les bennes et carottiers restent de très loin les modes de prélèvements quantitatifs les plus utilisés et ont fait l'objet de nombreux travaux comparatifs (Lie et Pamatmat, 1965; Wigley, 1967 ; Smith et Howard, 1972 ; Beukema, 1974, Christie, 1975 ; Blomqvist, 1991; Lampadariou et al., 2005). L'utilisation de ces deux techniques est en fait directement liée à l'accessibilité des outils correspondants et à la possibilité de les mettre en œuvre dans le contexte où l'on se trouve. Cette mise en œuvre est en ce sens souvent directement liée à la recherche d'une adéquation entre, le coût financier engendré, la technique, et la disponibilité humaine destinée à assurer son maniement (Mc Intyre, 1984 ; Lampadariou et al., 2005).

A La Réunion, la stratégie d'homogénéité globale relative au choix des techniques de prélèvement a été d'autant plus respectée que les contraintes environnementales et matérielles se sont avérées déterminantes. Le travail en mer dans l'est de la Réunion, se caractérise par des conditions océanographiques souvent difficiles (cf. § 1). Il nécessite l'utilisation de moyens à la mer de type vedette, équipés d'un treuil hydraulique, permettant de manier des engins de prélèvement. La seule possibilité a consisté à utiliser des petits « long-liners » équipés de treuils ou de vire-lignes spécifiques, permettant de manier une benne Van Veen (0.1 m²) connue pour sa robustesse, sa fiabilité (Beukema, 1974), et son moindre coût d'utilisation (Lampadariou et al., 2005). L'utilisation de cet outil m'a permis:

- D'échantillonner les zones subtidales comprises entre -20 et -190 mètres de profondeur dans des conditions satisfaisantes,
- De m'affranchir des interventions *in situ* (en plongée notamment) qui auraient présenté des risques importants s'il avait fallu les mettre en œuvre dans le nord et l'est de l'île (absence d'abris et d'infrastructures portuaires, conditions de sécurité délicates, ...)

- D'échantillonner simultanément le milieu sédimentaire et la macrofaune associée dans des milieux de nature hétérogène. La benne Van Veen, engin très polyvalent, m'a permis d'effectuer des prélèvements aussi bien dans des environnements sableux, que dans des milieux sablo-vaseux ou vaseux.

2.4. Modalités d'intervention terrain

L'échantillonnage de la faune et des sédiments a été réalisé lors de l'arrivée sur le point de prélèvement, fixé avec une précision comprise entre 20 et 50 m (cf. précision du GPS). Après vérification de la sonde, les prélèvements ont été effectués à la benne Van Veen sur un minimum de 3 réplicats de 0.1 m². En cas de doute sur la qualité de l'échantillon prélevé, celui-ci était rejeté. Les prélèvements destinés à l'analyse sédimentaire ont fait l'objet d'un sous-échantillonnage réalisé à partir d'une (ou de plusieurs) benne, dans la partie superficielle du sédiment, afin de ne pas mélanger les couches sédimentaires.

Les sédiments destinés à l'analyse faunistique (volume de 5 à 7 litres en moyenne) ont été tamisés à bord avec une maille de 1 mm. Les refus du tamis étaient conservés dans des flacons étiquetés contenant une solution d'eau de mer et de formaldéhyde à 5 %. Ces échantillons étaient ensuite stockés de 1 à 4 semaines, avant de faire l'objet d'un traitement en laboratoire. Les sédiments issus du sous-échantillonnage (environ 300 à 500 g) étaient directement stockés dans des flacons spécifiques, sans fixateur, et gardés au frais (8°C) avant congélation (-20°C) dans les 5 heures suivantes.

2.5. Traitement des échantillons de macrofaune

Les organismes collectés étaient majoritairement de taille égale, ou supérieure à 1 mm, et correspondaient plutôt à ce que l'on appelle la « grande macrofaune ». Cependant, des organismes plus petits étaient également collectés par cette méthode, du fait de leur longueur, ou de la présence de caractères anatomiques particuliers. Ils faisaient plus communément partie de la « petite macrofaune ». Même si certains auteurs distinguent 2 compartiments (0.5 à 2 mm et > à 2 mm) (Frouin, 1996), ou un seul compartiment (> 0.5 mm) dans les analyses faunistiques (Ferraro et Cole, 1995; Posey et al., 1998 ; Paiva, 2001, Diaz-Castaneda et Harris, 2004, parmi d'autres), il ne semble pas que cela génère des différences importantes lorsque les objectifs sont d'analyser la bionomie des communautés, ou leur structure spatiale (Bachelet, 1990; James et al., 1995). La sélection de la maille la plus petite engendre cependant indéniablement des coûts analytiques plus importants (Kingston et Riddle, 1989). J'ai pour ma

part choisi d'utiliser une maille de 1mm. Ce choix est retenu par une majorité d'auteurs, même s'il ne permet pas d'appréhender les espèces de très petite taille, ou les stades juvéniles de la macrofaune (Warwick et Clarke, 1996). Il est par ailleurs important de tenir compte de la maille utilisée lors des exercices de comparaison faunistique avec d'autres secteurs géographiques, afin de pondérer, le cas échéant, les valeurs de richesse spécifique et d'abondance.

De retour au laboratoire, les échantillons faunistiques (refus de tamis) ont été soumis à une élutriation dans un mélange eau + alcool 70°, afin de séparer les organismes vivants de la fraction minérale et des débris divers. Le cas échéant, une coloration au rose Bengale a été effectuée sur les échantillons les plus denses afin de colorer les organismes. Cette coloration n'a pas toujours été utilisée, afin de ne pas modifier l'apparence des animaux, dont certains traits de reconnaissance sont parfois basés sur l'existence d'une coloration caractéristique. Un tri définitif est ensuite réalisé afin de collecter les animaux et de les fixer dans l'alcool à 70° avant détermination.

Le travail de détermination constitue un élément fondamental de cette thèse. Cette étape est d'autant plus complexe que lorsque mon travail a été initié, il n'existait pratiquement aucune collection, publications de référence, ou de monographies spécifiques à ce secteur de l'Océan Indien. Les individus collectés ont été identifiés au plus bas niveau taxonomique possible. Des collections de référence, relatives à chacun des principaux taxons de la faune locale, ont été réalisées et fournies à des spécialistes pour identification et / ou validation. J'ai ainsi réalisé plusieurs stages de formation en systématique au Laboratoire d'Océanographie biologique de Banyuls. De manière générale, les annélides polychètes ont été déterminés avec l'aide de J.M. Amouroux (Laboratoire Océanologique de Banyuls), les mollusques avec l'aide de R. Von Cossel (Muséum National d'Histoire Naturelle) (bivalves) et de M. Jay (expert pour le Muséum de Saint Denis) (micro-gastéropodes et bivalves); les crustacés amphipodes avec l'aide de M. Ledoyer (Université d'Aix Marseille III) et JM Amouroux ; les décapodes avec S. Ribes (Muséum de St Denis), et les échinodermes avec l'aide C. de Ridder et M. Jangoux (Université Libre de Bruxelles).

86 % des taxons ont pu être identifiés au niveau du genre, et 50 % au niveau de l'espèce. Les polychètes qui constituent un groupe dominant ont en général pu être identifiées au niveau générique ou spécifique. Etant donné les délais nécessaires à certaines identifications, des noms provisoires ou des numéros ont été donnés à certaines espèces encore en attente de détermination ou de confirmation.

Le dénombrement des individus (abondance par unité de surface) a été effectué pour chaque combinaison taxon/réplicats/station. Selon les besoins, les abondances ont été rapportées soit à 0.1 m^2 , représentant ainsi l'unité de base de l'échantillonnage, soit plus traditionnellement à 1 m^2 lors des comparaisons avec les valeurs de la littérature. Dans le cadre des analyses multi dimensionnelles, les résultats ont été exprimés en abondances cumulées sur l'ensemble de la station (soit 0.3 m^2), afin d'homogénéiser les données et de comparer les stations entre elles, comme préconisé par Clarke et Warwick (1994).

L'évaluation des biomasses a fait l'objet d'un travail spécifique, basé sur le calcul d'un poids individuel moyen par secteur géographique. Des lots d'individus appartenant à la même espèce ont été préalablement séchés à l'étuve (100° C , 24 h). Lorsque les individus étaient de petite taille, et dans la mesure du possible, des lots conséquents ont été constitués afin d'optimiser la précision des pesées. Chaque échantillon a fait l'objet d'une première pesée (P1) sur une balance de précision (Denver Instrument, M-220D, précision au 1.10^{-4} g) avant d'être calciné dans un four (Thermolyne Furnace) (450° C , 5 h). Après retour à température ambiante en atmosphère déshydratée, une seconde pesée a fourni le poids sec calciné (P2). La différence des deux pesées a donné une estimation du poids sec sans cendres (PSSC) exprimé en mg (PSSC = P1-P2). Les mesures ont été exprimées avec une précision de 0.01 mg. Les poids de référence individuels ont été établis sur 4 secteurs différents (SP,LP, SM, BR-SA), afin d'évaluer la variabilité susceptible d'intervenir d'une zone géographique à l'autre. Par ailleurs, les poids individuels des espèces occasionnelles ou des singletons ont été estimés à partir de leur ressemblance morphologique et phylogénique avec des espèces dont les poids individuels avaient été mesurés directement (voir plus haut). Les principales valeurs de poids individuels des espèces récoltées lors de la présente étude sont présentées en Annexe 2. les biomasses ont été exprimées en mg PSSC.m^{-2} . Elles ont servi de base de calcul aux matrices faunistiques utilisées ultérieurement lors des analyses spatio-temporelles.

L'attribution de régimes alimentaires spécifiques aux espèces a fait l'objet de nombreux travaux (Fauchald et Jumars, 1979 ; Word, 1990). Ces régimes ont souvent été utilisés comme base de travail pour analyser la structure fonctionnelle des communautés (Dauer, 1984 ; Carrasco et Carbajal, 1998 ; Dauwe et al., 1998, Muniz et Pires, 1999 ; Brown et al., 2000). Leur utilisation suppose une connaissance approfondie de l'autécologie des espèces, ce qui n'est pas toujours facile car certaines d'entre elles peuvent s'adapter à leurs environnements et changer d'éthologie alimentaire (Paiva, 1994 ; Carrasco et Carbajal, 1998). En conséquence,

dans le contexte de cette étude, qui reste encore exploratoire, il m'a semblé plus prudent de ne pas tenter d'utiliser directement les régimes alimentaires, comme autant de variables synthétiques, permettant d'expliquer la structuration de la macrofaune. Loin de remettre en question cette approche fonctionnelle, je l'utilise plutôt comme un élément de réflexion et de discussion dans l'interprétation de résultats, qui restent basés sur les variables décrites plus haut.

2.6. Traitement des échantillons sédimentaires et variables étudiées

Les échantillons de sédiments ont été scindés en deux parties après décongélation :

- Une partie réservée aux analyses de contenu organique (Matière Organique Totale, Carbone organique),
- Une partie réservée à l'analyse granulométrique (détermination du taux de pélites, fraction < à 63 μm).

Les échantillons destinés aux analyses de contenu organique (environ 100 g) ont été au préalable débarrassés des macro détritiques végétaux et animaux afin de ne pas biaiser les résultats. Après avoir été séché et pesé en suivant le protocole décrit précédemment pour la macrofaune, une aliquote de sédiment a été calcinée dans un four (Thermolyse Furnas) (450 ° C, 5 h). Après retour à la température ambiante, cette aliquote a été à nouveau pesée, et le taux de MOT (Matière Organique Totale) calculé par différence. Le taux de Carbone organique total (COT), a été également calculé à partir d'une aliquote de sédiment soumis à un traitement chimique basé sur une méthode d'oxydation à l'acide sulfochromique (Anne, 1945).

Les échantillons destinés à l'analyse granulométrique (de 100 à 400 g PS en moyenne) ont été séchés pendant 48 h à l'étuve, puis homogénéisés avant prélèvement d'un sous échantillon de poids (P_i), tamisé sur une colonne de tamis AFNOR montée sur une machine à vibrer pendant environ 1h. Les différents tamis sont caractérisés par des vides de mailles carrés de taille décroissante de 4000 à 63 μm (pélites) selon l'échelle de Wentworth (1922). Les refus de chaque tamis ont été collectés et pesés et les résultats exprimés en pourcentage, afin de comparer l'importance des différentes fractions granulométriques.

Les résultats ainsi obtenus ont été exprimés, soit sous forme de courbes cumulatives semi-logarithmiques (Weydert, 1971 ; Gout, 1991 ; Frouin, 1996), soit plus rarement sous la forme

d'un indice synthétique. La Taille moyenne des sédiments (Tm) a ainsi été calculée à partir des fractiles 16, 50 et 84 (φ), selon la formule de Folk et Ward (1957) :

$$Tm = (\varphi 16 + \varphi 50 + \varphi 84) / 3$$

Le taux de pélites (< à 63 μm) constitue une variable majeure dans la détermination des types sédimentaires et donc des différents habitats de la macrofaune. Elle a également été utilisée comme marqueur potentiel de perturbations susceptible d'exercer une action déterminante sur la composition faunistique.

2.7. Analyse des données

Les outils de traitement de données utilisés dans le cadre de cette étude, se rapportent à des analyses de type univarié (indices globaux de type abondance ou biomasse, indices de diversité, indices biologiques), et multivarié (NMDS, ACP, AFC, ACC,...). Ces outils m'ont permis de répondre aux différentes questions posées. La démarche générale du traitement numérique est basée sur l'utilisation:

- (1) d'outils univariés dans le cadre d'une approche exploratoire descriptive des données (indices globaux, caractérisation des principales évolutions spatio-temporelles),
- (2) d'outils multivariés, pour analyser plus précisément la structure et la composition des communautés, et les liens susceptibles d'exister entre ces communautés et les variables environnementales (analyse des tableaux de contingence « faune – stations » et « environnement - stations »).

2.7.1. Les outils univariés

La caractérisation des peuplements macrobenthiques s'est basée sur les indices traditionnellement les plus utilisés en écologie benthique, à savoir : la richesse spécifique (S) qui correspond au nombre d'espèces collectées à chaque station, l'abondance totale (A) qui correspond au nombre total d'individus par station, la biomasse totale (B), l'indice synthétique de la diversité de Shannon Weaver (H') (1949), et la diversité taxonomique (Δ et Δ^*) (Clarke et Warwick, 1999 ; Clarke et Warwick, 2001).

L'indice biologique AMBI (AZTI marine Biotic Index) (Borja et al., 2000) a été testé dans le contexte de deux zones perturbées de l'île (voir chapitre III). Enfin, j'ai utilisé des courbes ABC (« Abundance Biomass Comparison ») et la statistique W qui leur est associée (Dauer et al., 1993 ; Clarke et Warwick, 1994).

L'indice de Shannon-Weaver (H') (Shannon Weaver, 1949) est un indice de diversité synthétique.

$$H' = - \sum_i p_i \log(p_i)$$

$$p_i = n_i / \sum n_i ; i \text{ est le nombre d'espèce, } n_i \text{ l'abondance de l'espèce } i ; \log \text{ base } 2$$

Cet indice varie de 0 quand une communauté est restreinte à une seule espèce (diversité nulle), à $\log(i)$, lorsque les « i » espèces répertoriées à une station donnée présentent toutes la même abondance (communauté très diversifiée ou l'équitabilité est maximale). H' tient compte du nombre d'espèces et de leur abondance, mais n'indique pas nécessairement les parts relatives de variation de ces deux paramètres. H' est de plus sensible à l'effort d'échantillonnage (Clarke et Warwick, 1994). Il peut donc être utilisé pour comparer des communautés issues d'une même étude, mais les comparaisons entre études restent délicates (Frouin, 1996).

Les indices de diversité taxonomiques (Δ et Δ^*) tiennent également compte de la répartition des individus entre espèces. Ils donnent surtout une idée beaucoup plus précise de la répartition de ces espèces au sein des différents taxons de rattachement, c'est-à-dire de la structure phylogénique de la communauté (Clarke et Warwick, 1994; Warwick et Clarke, 1995 ; Clarke et Warwick, 1999; Clarke et Warwick, 2001, Ellingsen, 2002). Ils permettent ainsi de différencier des peuplements *a priori* identiques, en terme d'abondance et de richesse spécifique, sur la base de leur structure taxonomique. Ils utilisent la notion de distance taxonomique moyenne entre paires d'individus (figure 20). Cette approche est fondamentale en écologie benthique du fait du « poids » que peuvent représenter certaines espèces dans l'interprétation d'un résultat (cas de dominance d'espèces caractéristiques de perturbations anthropiques, ou d'un faciès particulier dans une communauté).

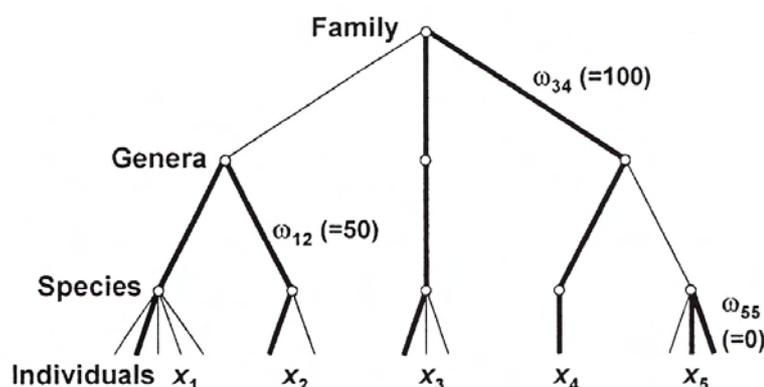


Figure 20 : Schéma théorique illustrant la notion de distance taxonomique (w_{ij}) entre les niveaux taxonomiques dans un arbre phylogénique (d'après Clarke et Warwick, 1994).

La diversité taxonomique ou « taxonomic diversity » (Δ) est définie comme la distance taxonomique moyenne, entre toutes les combinaisons possibles de paires d'individus issus d'un même prélèvement :

$$\Delta = [\sum \sum_{i < j} .w_{ij} x_i x_j] / [N (N-1)/2]$$

(i, j) correspond à toutes les paires d'espèces, et $N = \sum_i x_i$, nombre total d'individus de l'échantillon

La diversité taxonomique inter individus ou « taxonomic distinctness » (Δ^*) est également basée sur la distance taxonomique moyenne, mais elle ne tient compte que des paires d'individus appartenant à des espèces différentes, ce qui lui permet d'être beaucoup moins sensible à la dominance que Δ .

$$\Delta^* = [\sum \sum_{i < j} .w_{ij} x_i x_j] / [\sum \sum_{i < j} .x_i x_j]$$

Δ^* semble ainsi plus représentative de la répartition taxonomique réelle d'une communauté, même si ces 2 indices peuvent être considérés comme complémentaires. Plus Δ et Δ^* sont élevés (proche de 100), plus la communauté est équilibrée et constituée par des espèces qui se répartissent de manière équilibrée entre les taxons. J'ai calculé les indices taxonomiques en considérant 6 niveaux taxonomiques : l'Espèce, le Genre, la Famille, l'Ordre, la Classe et le Phylum.

Les **courbes ABC** ou « Abondance Biomass Comparison » (Dauer et al, 1993 ; Warwick et Clarke, 1994 ; Warwick, 1986) sont basées sur la représentation simultanée des courbes de k-dominance, exprimées en terme d'abondance et de biomasse, et plus précisément sur la comparaison des positions relatives de ces courbes. Warwick et Clarke (1994) ont établi un schéma théorique basé sur l'aspect de ces représentations, en l'absence, et en présence d'une perturbation (figure 21).

Le niveau de perturbation maximal (« grossly polluted ») correspond à la dominance d'une ou de quelques espèces (de petite taille) qui constituent alors l'essentiel de la communauté en terme d'abondance, et beaucoup moins en terme de biomasse. Les états de perturbation se caractérisent donc par une courbe d'abondance qui se situe au-dessus de la courbe de biomasse.

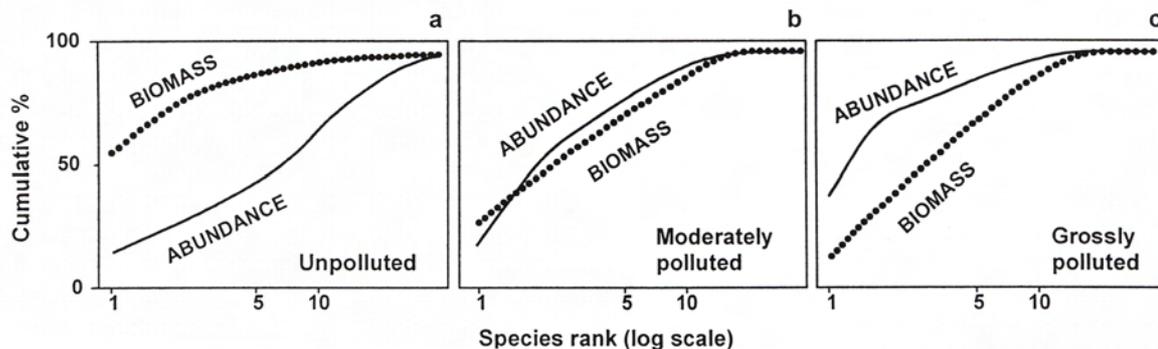


Figure 21 : Schéma théorique des courbes de k-dominance d'abondance et de biomasse, dans 3 conditions de milieu spécifiques (non pollué, modérément pollué, très pollué) (d'après Warwick et Clarke, 1994).

A l'inverse, dans un schéma « normal » (unpolluted), la biomasse est dominée par quelques espèces de grande taille relativement peu abondantes. Les positions relatives des courbes sont souvent représentées par le calcul d'un indice synthétique : W (Warwick et Clarke 1994) :

$$W = \sum_{i=1}^S (B_i - A_i) / [50 (S-1)]$$

B_i et A_i correspondent à la biomasse et à l'abondance du rang de chaque espèce sur les courbes et S est le nombre total d'espèce.

W varie entre -1 et +1, et traduit l'existence d'une communauté perturbée lorsqu'il présente des valeurs négatives. J'ai utilisé cet outil pour évaluer la qualité du milieu benthique sur la base de la structure des communautés de macrobenthos (chapitre II), et pour mettre en évidence l'impact d'une pollution anthropique (chapitre III). Les indices de diversité et les courbes ABC ont été calculés à l'aide du logiciel PRIMER (Clarke et Gorley, 2001).

2.7.2. Les outils multivariés

Les méthodes d'analyses multivariées ont été employées pour mettre en évidence la structuration des communautés. Ces méthodes sont mises en œuvre à partir de matrice de contingence de type « variable biologique - stations » et/ou « variables environnementales - stations ». Les différentes méthodes d'analyses que j'ai utilisées sont :

- Le **NMDS** (Non metric Multi Dimensional Scaling) (Shepard, 1962 ; Kruskal et Wish, 1978),
- L'**ACP** (Analyse en Composantes principales) (Hotelling, 1933 ; Gower, 1967 ; Clarke et Warwick, 1994, Legendre et Legendre, 1998)

- L'**AFC interclasse** (Analyse Factorielle des Correspondances Inter classes) (Dolédec et Chessel (1990)
- L'**ACC** (Analyse Canonique des Correspondances) (Ter Braak, 1986, Palmer, 1993).

Le NMDS a été utilisé pour traiter les données faunistiques. Les AFC interclasses ont permis de proposer une approche originale de l'analyse de communautés. L'ACP a été utilisé pour analyser les données environnementales, comme préconisé par de nombreux auteurs. L'ACC a été utilisée pour analyser les relations existant entre les variables faunistiques et les variables environnementales.

Les NMDS ont été réalisés à l'aide du logiciel PRIMER (Clarke et Gorley, 2001). Les AFC, ACP et ACC ont été réalisées à l'aide du logiciel ADE4 développé par l'Université de LYON 1 (Thioulouse, et al., 1996).

Le NMDS a été développé initialement par Shepard, (1962) et Kruskal et Wish, (1978), puis repris par de nombreux auteurs notamment Field et al. (1982), Clarke et Warwick (1994), dans le cadre d'études sur les écosystèmes benthiques. Le NMDS est mis en œuvre à partir d'une matrice de dissimilarité (figure 22).

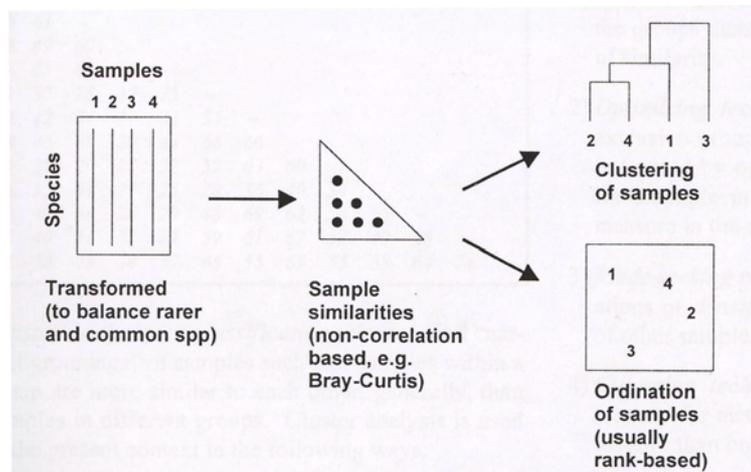


Figure 22: Etapes méthodologiques liées à la mise en œuvre d'une analyse de type NMDS (d'après Field et al., 1982)

Elle consiste à définir la meilleure représentation de cette matrice dans un espace réduit à partir de la minimisation des écarts entre les distances entre stations, et les dissimilarités entre stations dans la matrice initiale. La corrélation entre ces deux paramètres est décrite par un indice synthétique (équivalent d'un coefficient de corrélation) : le stress (S) donne une image de la qualité de la représentation finale, par rapport à l'information contenue dans la matrice de

dissimilarité initiale. Le MDS est dit non métrique (NMDS) du fait qu'il considère la valeur relative de la dissimilarité entre individus et leurs rangs respectifs. Plus le stress est faible, moins il existe de différences entre les distances dans l'espace réduit et la matrice de dissimilarité initiale. Des valeurs de stress inférieures à 0.1 traduisent une bonne représentation de l'information initiale. Des valeurs comprises entre 0.1 et 0.2 sont à considérer avec plus de précaution et nécessitent parfois l'utilisation de techniques complémentaires, comme l'Analyse Hiérarchique (Clarke et Warwick, 1994).

L'utilisation de cet outil présente l'avantage de s'affranchir des conditions de normalité et d'homoscédasticité, requises par les analyses paramétriques.

L'ACP est une Analyse multidimensionnelle qui permet de projeter dans un ou plusieurs plans factoriels, la meilleure représentation possible des distances euclidiennes existant entre les individus ou les variables d'un tableau de contingence, le long des axes de l'analyse. Les premiers axes factoriels de l'ACP correspondent à ceux qui « expliquent » le maximum de la variance entre les objets du tableau de contingence (c.a.d., les axes ayant une inertie maximale). Dans l'ACP, les liaisons existant entre variables sont exprimées par des vecteurs orthonormés, dont la direction reflète les corrélations entre les variables. J'ai pour ma part utilisé des ACP Normées c'est-à-dire dans lesquelles les variables ont été préalablement centrées et réduites, afin de donner la même importance à toutes les variables utilisées.

L'AFC interclasse est avant tout une Analyse Factorielle des Correspondances. Elle a donc pour finalité de mesurer les corrélations susceptibles d'exister entre les individus d'un tableau de contingence faunistique. Les affinités existant entre variables ou entre échantillons (en l'occurrence les espèces et les stations), sont ensuite projetées dans un espace factoriel réduit afin de représenter graphiquement le résultat de cette ordination spatiale. Contrairement à l'ACP, l'interprétation des résultats est basée sur une analyse de proximité existant entre les points-objets de cette ordination. Comme le soulignent Dolédec et Chessel (1990), une étape importante de l'analyse de données en écologie est la prise en compte des objectifs et des conditions expérimentales, soit l'identification d'un paramètre particulier dont on souhaite *a priori* montrer l'impact sur la structuration des communautés. J'ai souhaité axer mon analyse sur l'incidence des facteurs « répartition géographique » et « bathymétrie ». Un des outils statistiques permettant de répondre au mieux à cette démarche est l'AFC interclasse ou « Between-groups analyses » (Dolédec et Chessel, 1990).

Le principe de cette analyse consiste à optimiser le résultat de l'AFC en regroupant les échantillons de la matrice initiale en catégories spécifiques (facteur X). Les échantillons « synthétiques » ainsi obtenus servent de base à l'AFC (Figure 23).

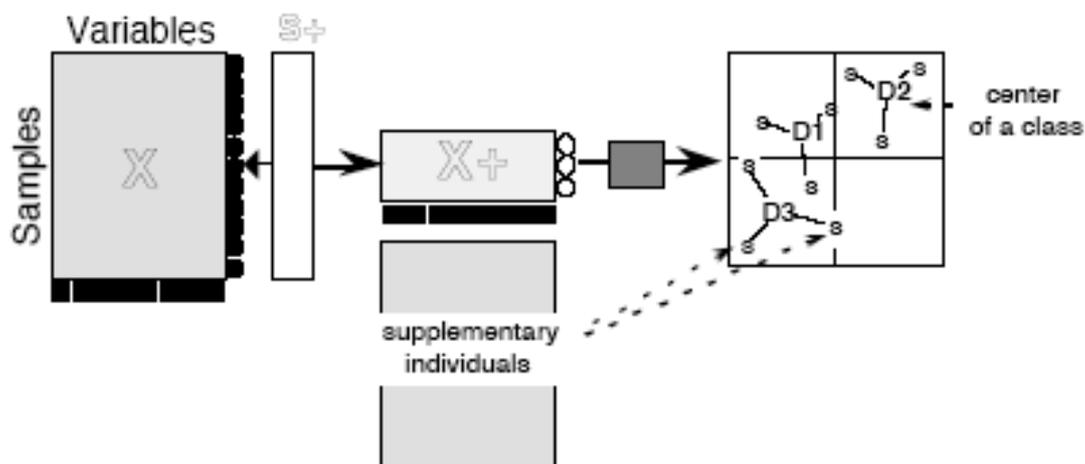


Figure 23: Schéma du principe de l'AFC interclasse. Le facteur discriminant noté $S+$ peut être l'effet « site » ou l'effet « profondeur ». $X+$ correspond à l'étape de regroupement des échantillons « synthétiques » vis-à-vis du facteur $S+$. Les échantillons supplémentaires correspondent eux à la matrice initiale. La projection finale sur les axes de l'AFC met en évidence les facteurs de discrimination (centre de gravité) et la manière dont se répartissent les échantillons (d'après Thioulouse, et al., 1996).

Cette analyse est assez similaire à celle proposée dans l'analyse discriminante linéaire de Fisher (Mardia et al., 1992), mais contrairement à cette dernière, l'AFC inter classe est basée sur une métrique du Chi 2 (Gaertner et al., 2005).

Les échantillons correspondant à chaque station, sont ensuite projetés en tant qu'individus supplémentaires, dans l'espace réduit ainsi obtenu.

L'analyse fournit la meilleure représentation spatiale du facteur de discrimination choisi, ce qui rend compte de sa pertinence. Elle montre ensuite comment se répartissent les stations autour des centres de gravité correspondant à chaque facteur, ce qui traduit l'importance possible d'autres facteurs que celui initialement choisi.

L'AFC interclasse, a déjà été mise en oeuvre dans le cadre de plusieurs études (Dolédéc et Chessel, 1990 et 1994 ; Blanc et al. 2001), dont celles de Gaertner et al. (1999, 2005) qui concernent des communautés de poissons benthiques en Méditerranée. De manière générale, elle reste néanmoins encore peu utilisée en écologie. J'ai pour ma part choisi comme catégories initiales de regroupement, les facteurs « site » (regroupement des stations en 6 sites géographiques), et « profondeur » (regroupement des stations en 5 niveaux de profondeur).

L'Analyse Canonique des Correspondances (Ter Braak, 1986, 1988; Lebreton et al., 1988; Palmer, 1993 ; Gaertner et al., 1999) est une méthode qui permet d'analyser simultanément deux tableaux de données de nature différente. Je l'ai utilisée pour analyser les relations entre les données faunistiques et les variables environnementales. Deux approches méthodologiques sont alors possibles :

- La première consiste à effectuer une AFC sur la matrice de données faunistique et une ACP sur la matrice de données environnementales, puis à calculer la régression linéaire résultant de la première ordination sur la seconde.
- La seconde, qui est la plus performante consiste à travailler simultanément sur les couples (p, x), où p est formé des valeurs d'abondance des espèces sur les n relevés et x est formé par les valeurs des p variables environnementales:
 - On modélise chaque variable du tableau faunistique par une régression linéaire faite à partir des variables de milieu (notion d'ordination « sous contrainte »). Cette régression est basée sur le principe « de la moyenne pondérée sur une variable de milieu » (Lebreton et al., 1988).
 - On obtient ainsi un nouveau tableau de même dimension que le tableau faunistique p qui contient le résultat de cette régression linéaire, c'est-à-dire les positions moyennes des taxons vis-à-vis de chacune des variables de milieu.
 - La représentation finale conjointe des taxons et des variables est faite à l'aide d'une AFC (appelé aussi AFCVi ou AFC sur « variable instrumentale») qui exprime la part de la distribution spatiale de chaque espèce expliquée par les variables de milieu.

L'ACC est compatible avec les principes de l'analyse des gradients écologiques (Whittaker, 1972), et est actuellement une des méthodes d'analyse factorielle la plus utilisée en écologie.

La mise en œuvre de cette analyse complexe repose sur un travail important de sélection préalable des variables (biologiques et instrumentales), qui feront ultérieurement l'objet de l'analyse croisée. Ce travail est présenté dans le chapitre II.

CHAPITRE II

ANALYSE SPATIALE

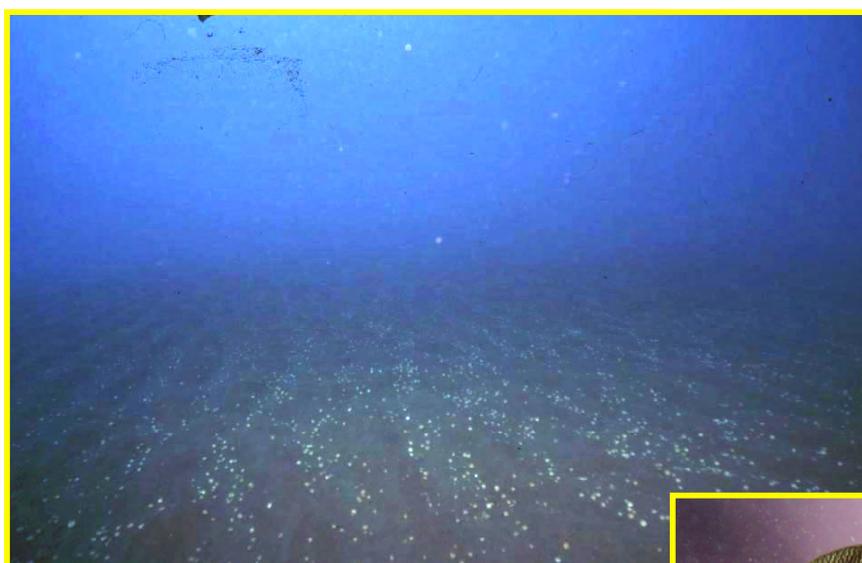


Photo L. Bigot - Arvam



Photo L. Bigot - Ecomar

1. INTRODUCTION A L'ANALYSE SPATIALE

La compréhension de la structure et du fonctionnement global des écosystèmes benthiques passe par une première étape fondamentale : la description des communautés qui la constituent. Cette étape initiale sert souvent de base au développement de programmes d'études plus complexes, axés sur l'étude des interactions entre les différents compartiments benthiques (relations inter et intra spécifiques, relations faune – substrat, ...).

L'étape descriptive est un travail souvent long et fastidieux et doit être mené à différentes échelles, tant spatiales que temporelles (Ysebaert et Herman, 2002). Ceci sous-entend un degré de connaissance élevé de la macrofaune, tant au niveau taxonomique, que de celui de sa composition structurale, ou de son évolution temporelle. Elle implique par conséquent de disposer conjointement aux données bionomiques, d'informations sur l'environnement océanographique et les conditions des milieux. Il est donc important de connaître l'environnement sédimentaire de cette faune, ainsi que les interactions multiples et complexes qui existent entre les différents compartiments. Les substrats meubles des zones subtidales sont formés par une succession d'habitats littoraux qui se juxtaposent et/ou se chevauchent le long d'un gradient bathymétrique qui s'étage le long du plateau continental, entre 0 et 200 mètres de profondeur (Zmarzly et al., 1994 ; Bergen et al., 2001, Gray, 2002). On identifie ainsi les différents habitats, c'est-à-dire les niches écologiques au sens de Frontier et Pichod-Viale (1993), et des faciès de peuplements associés, même s'il est parfois difficile de cerner les limites précises de ces habitats. Dans les écosystèmes côtiers, cette diversité des communautés est souvent directement ou indirectement liée à celles des habitats (Ward et al. 1998 ; Ward, 2000, Tenore et al., 2006).

A La Réunion, les habitats littoraux sont formés par des substrats à dominante sableuse dans les zones de haut niveau, progressivement remplacés par des substrats sablo-vaseux, puis vaseux qui s'organisent le long d'une pente plus ou moins progressive, parfois relativement forte en raison de l'étroitesse du plateau continental. La structuration de la macrofaune benthique est directement liée à la nature granulométrique du milieu sédimentaire et à son degré d'enrichissement organique. Ces deux paramètres constituent des éléments clés de la distribution de la macrofaune comme le soulignent de nombreux auteurs (Snelgrove, 1999 ; Snelgrove et Butman, 1994). Ils interviennent comme autant d'éléments intégrateurs des différentes contraintes hydrodynamiques et courantologiques qui affectent les zones côtières, notamment dans le contexte des très fortes expositions hydrodynamiques qui caractérisent le nord et l'est de l'île. Les données relatives à la

structuration des zones sédimentaires et à leurs composantes faunistiques en zone subtidales, sont bien connues et étudiées dans l'hémisphère Nord depuis maintenant presque un siècle (Petersen, 1913 ; Thorson, 1957; Guille, 1970 ; Hily, 1984 ; Ferraro et al., 1991; Holte & Oug, 1996 ; Rosenberg et al., 2002 ; Ellingsen et al., 2002 ; Warwick et al., 2002 ; Belan, 2003 ; Dauvin et al., 2004). Ces communautés restent cependant encore mal connues et peu étudiées en zone tropicale comme le soulignent de nombreux auteurs (Alongi, 1990 ; Kendall et Aschan, 1993; Gray, 2002 ; Warwick et Rushwahyuni, 1987).

Si l'on dispose actuellement de données de qualité sur la météorologie des zones côtières de La Réunion (cf. Chapitre I), les informations relatives aux conditions océanographiques (houlographie, courantologie fine, houlographie cyclonique, ...) restent encore parcellaires (DDE, 1991, 1993 ; Troadec, 1991 ; Piton, 1992). Les données sur les milieux sédimentaires (*sensu stricto*) et leurs composantes biologiques sont encore plus rares, ou inexistantes.

Une première approche taxonomique de la composition des communautés benthiques a été effectuée en mars 1994 sur le secteur de Bois Rouge / St André (nord-est de l'île) sous la forme d'un bilan faunistique initial ("point zéro"), en préalable à la mise en oeuvre d'un suivi environnemental à long terme de cette zone littorale (Bigot et al., 1996; 1999; 2003). La démarche proposée dans le cadre de cette étude d'impact environnementale (EIE) est en adéquation avec le protocole standard des études de type BACI (Before, After, Control, Impact) (Trush et al., 1994 ; Underwood, 1996,1997), couramment mis en oeuvre lors d'études sur le milieu et la macrofaune benthique, en zone tempérée ou tropicale (Bellan et Bourcier, 1990 ; Cruz Motta et Collins, 2004).

Au-delà de la méthode d'approche standardisée qui a été proposée, s'est posé le problème du très faible nombre de données de référence sur la structure de la macrofaune benthique de substrat meuble en zone tropicale insulaire (Alongi, 1990). Ce constat a souvent été vérifié tant d'un point de vue qualitatif (inventaires faunistiques préalables, études bibliographiques, ...), que quantitatif (études de la structure et de la variabilité spatiale multi-échelles ; évolution temporelle des communautés, impacts de perturbation organique, ...).

La structure des communautés benthiques en zone tropicale a ainsi été diversement étudiée, en fonction de la nature des écosystèmes et de la géomorphologie des littoraux. Comme cela a été précisé dans le chapitre d'introduction, les zones continentales ont été les mieux étudiées, notamment en Australie, en Asie, en Amérique Centrale et en Amérique du Sud. Une majorité de secteurs étudiés ci-dessus concerne des milieux estuariens ou des bancs sablo vaseux.

Les zones tropicales insulaires, par contre, ont été très peu étudiées, et les travaux disponibles concernent essentiellement des îles coralliennes des Caraïbes (Agard et al., 1993), d'Hawaï (Mc Carthy et al., 2000 ; Bailey-Brock et al., 2002 ; Dreyer et al., 2004), de l'atoll Rocas au large du Brésil (Netto, 1999), de Tahiti (Frouin, 1996 ; Frouin et Hutchings, 2001), de la Nouvelle Calédonie (Chardy et Clavier, 1988; Gout, 1991; Garrigue et al., 1998).

Dans l'océan Indien, les données relatives à la macrofaune sont tout à la fois parcellaires et assez anciennes. La zone du Canal du Mozambique a été plus étudiée (Makarov et Averin, 1968) avec un prolongement vers le nord au niveau du golfe d'Aden (Fauvel, 1919; Day, 1962). Dans les années 1960-1970, de nombreux travaux relatifs à la systématique des polychètes d'Afrique du Sud et du Mozambique ont ainsi été publiés (Day, 1951, 1963 , 1967). Les (rares) monographies complètes qui ont été produites ont largement été utilisées dans le cadre du présent travail. Des travaux importants ont été également effectués sur les côtes indiennes tant du point de vue systématique (Fauvel, 1953) que de celui de l'analyse des communautés (Raman et Adishesasai, 1989 ; Ansari et al., 1994 ; Harkantra et Parulekar, 1994; Kailasam et Sivakami, 2004 ; Harkantra et Rodrigues, 2004). Dans les années 1960 – 1980, des travaux relatifs aux communautés de macrofaune des zones récifales de Madagascar ont été publiés, plus spécifiquement dans la zone de Tuléar (Pichon, 1966, 1967; Chabanne et Plante, 1969; Clausade, 1971 ; Amoureux, 1974 ; Thomassin et al., 1976 ; Thomassin, 1978; Le Fur, 1978 ; Ledoyer, 1986). Plus récemment, des travaux ont été effectués sur Mayotte (Gout, 1991), sur les Seychelles où ils sont restreints à l'étude des Mollusques (Mackie et al., 2005), ainsi que sur la côte est africaine du Mozambique (Teske & Wooldridge, 2001 ; De Boer & Prins, 2002). A La Réunion, les rares études sur la macrofaune portent sur des inventaires essentiellement en zone récifale ou sur les zones adjacentes (Deshayes, 1863 ; Ribes, 1978 ; Bouchon et al., 1981 ; Faure, 1982; Drivas et Jay, 1988 ; Conand et Mangion, 2002 ; Jay et Drivas, 2002 ; Taddei et Frouin, 2005). Quelques travaux ont été publiés à la suite de la campagne océanographique MD 32 (Guille, 1982) sur les Sipunculidae (Saiz-Salinas, 1993) et sur les Echinodermes (Guille et Ribes, 1981 ; Vadon et Guille, 1984; Jangoux et Aziz, 1988). Ils restent à ce jour les seuls travaux descriptifs issus de la dernière campagne océanographique conduite sur ce thème autour de La Réunion.

Dans ce contexte général, l'analyse spatiale proposée dans ce travail a été effectuée en deux temps :

- **Une première approche** basée sur une description de la macrofaune et de ses caractéristiques structurelles à moyenne échelle, c. a. d, limitée à la seule zone de BR-SA (5 à 10 km²). Au-delà d'un premier inventaire, cette analyse m'a permis de mettre en évidence les principales caractéristiques bionomiques de la macrofaune réunionnaise rencontrée en zone subtidale, dans un secteur très exposé d'un point de vue hydrodynamique (**publication n°1**),
- **Une seconde approche** basée sur l'investigation de 4 autres secteurs géographiques répartis du nord-ouest à l'est de l'île, et soumis à différents régimes hydrodynamiques. Cette approche avait pour finalité : (1) d'étendre à l'échelle de l'île l'organisation structurelle de la macrofaune mise en évidence lors de l'approche précédente, et (2) d'étudier la variabilité spatiale inter-sites et les originalités faunistiques susceptibles de caractériser certains secteurs littoraux.

2. ANALYSE SYSTEMATIQUE ET FONCTIONNELLE DE LA MACROFAUNE DU NORD EST DE L'ILE (SITES DE BOIS ROUGE ET DE ST ANDRE)

Cette première partie présente les résultats relatifs à l'étude de la structure des communautés de 2 sites du nord-est de la Réunion. Elle met en évidence l'importance du facteur bathymétrique dans cette structuration, ainsi que les spécificités faunistiques des secteurs étudiés. Les résultats vont être publiés dans la revue **Western Indian Ocean Journal of Marine Science** (Vol. 5, Issue 1, Juillet 2006).

2.1. Publication 1 : « Bathymetric distribution of soft bottom tropical macrobenthos from the east coast of Reunion Island (Southwest Indian Ocean) »

«Répartition bathymétrique du macrobenthos de substrat meuble, en zone tropicale sur la côte est de l'île de La Réunion (sud-ouest de l'océan Indien)»

Lionel Bigot^{1,2}, **Jean Pascal Quod**², **Chantal Conand**¹

¹ Laboratoire d'Ecologie Marine, ECOMAR, Université de La Réunion, Av. René Cassin - BP 7151, 97715 Saint Denis Cedex, La Réunion - France

² ARVAM, Agence pour la Recherche et la Valorisation Marine, 14 rue du stade de l'Est – 97490 – Ste Clotilde, La Réunion - France

Résumé

En 1994, le milieu benthique côtier du secteur de Bois Rouge / St André (La Réunion) a été étudié afin de décrire la répartition spatiale des communautés macrobenthiques le long

d'un gradient bathymétrique. Cette composition du macrobenthos sera utilisée ultérieurement dans le contexte d'un suivi à long terme, focalisé sur l'impact de l'activité industrielle sucrière. Onze stations, réparties sur deux sites, et situées entre -20 et -140 m de profondeur, ont été échantillonnées avant le début des rejets industriels, sur un site potentiellement impactés par les rejets (Bois Rouge, BR) et un site de contrôle (Saint André, SA). Parmi les 81 espèces récoltées au cours de cette première campagne, les polychètes, ont représenté le groupe dominant avec plus de 40 espèces collectées, suivis par de nombreux cnidaires, des crustacés, des bivalves et des sipunculien. L'abondance du macrobenthos, sa biomasse et sa richesse spécifique ont clairement montré l'influence que de la profondeur sur ces paramètres généraux. De plus, les analyses menées sur la macrofaune ont mis en évidence l'existence de trois principaux assemblages faunistiques organisés le long d'un gradient bathymétrique croissant au niveau de cette zone côtière. L'analyse multivariée de la structure des communautés a confirmé ce schéma d'organisation spatial en fonction du gradient bathymétrique sur les 2 sites étudiés. Nos résultats contribuent ainsi à améliorer l'état des connaissances sur la biodiversité de la macrofaune des sédiments meubles dans une zone tropicale encore peu étudiée. Ils illustrent un schéma d'organisation spatial classique des communautés macrobenthiques en zone subtidale, sur une zone côtière de surcroît caractérisée par un hydrodynamisme très important.

Abstract

The coastal benthic environment was investigated along a bathymetric gradient in 1994 on the Bois Rouge / St Andre sector in order to give a description of the soft bottom macrobenthic communities from Reunion Island (tropical Indian Ocean). This baseline composition of the macrobenthos will be used in the context of a long-term monitoring programme focused on the impact of the industrial sugar cane activity. Eleven stations at 2 sites ranging from 20 to 140 m depth were surveyed once before the start of industrial outfalls, on a potential impacted area (Bois Rouge site, BR) and on a control site (St Andre, SA). Among the 81 species recorded, polychaetes were with more than 40 species dominant (77 % of the abundance), followed by many cnidarians, crustacean, bivalves and sipunculans. The macrobenthic abundance, biomass and species richness showed clear bathymetric trends. The analyses conducted on the sediments and macrofauna yielded a progressive depth cline, with three macrobenthic assemblages recorded along the Eastern coastal shelf of Reunion Island. The community analysis, confirmed the progressive depth

gradient in both sites. Our results contribute to improve the knowledge on biodiversity of tropical soft bottom macrofauna on little studied tropical coasts, and illustrate a traditional framework of the macrobenthic community composition in an Indian Ocean coastal high-energy environment.

Key words : Macrobenthic communities – soft bottom - biodiversity – bathymetric patterns – high energy environment - tropical coast (non reef) - Indian Ocean - Reunion Island

Introduction

Marine communities vary across different spatial and temporal scales. Therefore, the quantitative description of macrobenthos patterns at several spatial and or temporal scales is a fundamental step in the scientific process from which questions and hypotheses arise and from which appropriate predictive models can be proposed (Constable et al., 1999, Ysebaert & Herman, 2002). In subtidal marine coastal zones, the extent of habitat gradients and macrofaunal assemblages are distributed along a succession of benthic habitats that often cannot be easily identified (Gray, 2000; Bergen et al., 2001). Available data support the fact that most macrobenthic systems are stratified by depth (Zmarzly et al. 1994, Bergen et al. 2001). Other studies show the importance of the physical soft bottom environment and suggest that the sediment type is a primary factor organizing benthic communities (Snelgrove, 1999). Moreover, Snelgrove and Butman (1994) suggest that the amount of hydrodynamic energy and the available organic matter are more likely to be the driving forces, with depth and sediment grain size as secondary correlates. Depth and sediment grain size probably act together on the spatial variability in the diversity of macrofauna communities, integrating effects of the hydrodynamic environment over time. Although these variables are often reported for the Northern Hemisphere in temperate regions (Oug, 1998; Ellingsen, 2002), few studies exist on these topics in the Southern hemisphere. Such information is still largely lacking for sub-tropical and tropical areas and varies with ecosystem type (Alongi, 1990; Gray, 2002). Tropical open coasts have been mostly studied in continental areas (Long & Poiner, 1994; Paiva, 2001; Cruz-Motta & Collins, 2004; Currie & Isaacs, 2005) while few data are dealing with tropical islands (Agard et al., 1993; Mc Carthy et al., 2000; Bailey-Brock et al., 2002; Dreyer et al., 2005). This is particularly true for the islands in the Southwest Indian Ocean, where the macrobenthic community composition in open-shore

sediment habitats has been reported from the Mozambique Channel (Makarov & Averin, 1968), Madagascar (Thomassin et al., 1976), Mayotte (Gout, 1991) and Seychelles (Mackie et al., 2005). Inventories of soft-bottom benthic fauna for Reunion Island are only available for coral reefs or adjacent areas (Bouchon et al., 1981; Faure, 1982; Saiz Salinaz, 1993; Vadon & Guille, 1984, Jangoux & Aziz, 1988, Conand & Mangion, 2002, Taddei & Frouin, 2005). Little information is available on the composition of the non-reefal benthic communities, even though human activities and coastal input have drastically increased over the past 20 years. In this context, a marine impact assessment and a long term monitoring program of the sugar cane marine outfalls have been conducted in the east coast of Reunion before and after the onset of disturbance (Bigot, 2003; Martial, 2005; Bigot et al., in press). Our hypothesis is that specific macrobenthic communities exist at specific depths and habitats and are composed of species characteristic of the hydrodynamic environment of Reunion east coast. In this context, the two main objectives of our study were (1) to provide a first contribution to the description of the macrobenthos in this area, and (2) to characterise the bathymetric patterns of macrobenthos assemblages in a subtidal marine sector marked by strong hydrodynamic conditions and not yet influenced by strong anthropic effects.

Materials & Methods

Study area

In the framework of a long term monitoring programme conducted on the Northeast coast of Reunion Island (Southwest Indian Ocean) (Figure 24), a baseline impact assessment study was set up in March 1994, to investigate the initial state of the coastal benthic environment before the possible changes following the onset of the discharge of agro-industrial effluents (Bigot et al., in press).

The study area is characterised by strong hydrodynamic conditions, and the swell generated by trade winds regularly affects subtidal environments up to 10 m depth (Piton & Taquet, 1992). This coast is also periodically submitted to hurricanes, when the wave height can reach 7-10 m and induce removal of sediment and associated macrofauna. The study area comprises the site of Bois Rouge (BR), and the site of Saint Andre (SA). BR is located in front of the industrial complex, which encompasses a sugar mill factory, a distillery and a thermic power station (Figure 24).

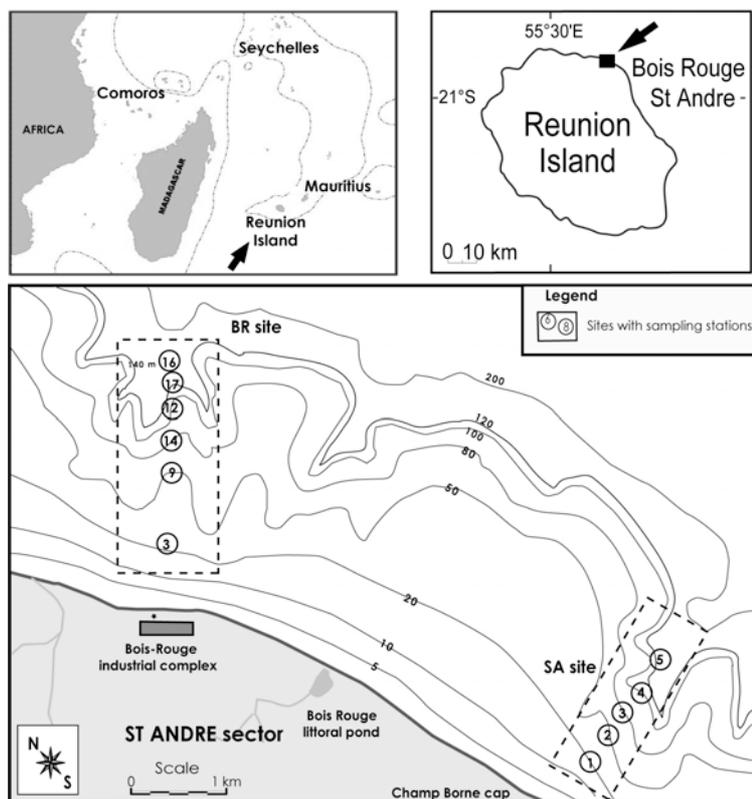


Figure 24: Map of the study area showing the two studied sites (Bois Rouge industrial complex, BR and Saint Andre, SA) and the sampling stations.

During the 1994 period, the distillery was just being set up and the industrial complex produced moderate loads of terrigenous particles and low organic contents coming from the sugar mill factory and the thermic power station. SA (Champ Borne cap) is situated approximately 5 km upstream from the main coastal currents of BR, and is therefore considered as a comparable site and a further control site (Figure 24). This area is characterised by stronger hydrodynamic conditions (Southwest trade winds) than the BR site.

Sample collection and processing

Sampling stations were located along a depth gradient, ranging from 20 to 140 m depth (BR), and 20 to 120 m depth (SA). Eleven stations (6 at BR and 5 at SA) were sampled in March 1994, a period when industrial effluents were still low. The last moderate hurricanes (“Colina” and “Holanda”) had affected this coast 3 months before the study. The sampling is considered as the baseline status for exposed areas. Samples were collected using a 0.1 m² Van Veen grab for macrobenthos and main characteristics (i.e., granulometry) of the sediment. At each station, 3 replicate grabs were collected for

macrofauna analysis. A sub-sample of sediment was taken from one of these grabs for the analysis of sediment characteristics. Overall, 33 grabs were collected for the macrofauna analysis and 11 sub-samples for the sediment granulometry. Macrobenthos samples were sieved on a sieve with 1 mm round mesh size and the retained fauna was fixed in 5 % formalin, for later identification to the lowest possible taxonomic level. Biomass (AFDW) was assessed for each taxa by drying (100 °C for 24 h) and ashing (450 °C for 5 h). Results were expressed in specimen number (abundance) or mg (biomass) by m⁻². The sediment grain size was assessed through dry sieving (Folk & Ward, 1957) and classified following Wentworth (1922). The silt fraction of each sample was directly assessed by wet sieving through a 63 µm mesh-sized sieve.

Statistical analyses

Bathymetric patterns in grain size distribution were assessed using Kolmogorov-Smirnov non-parametric tests. Bathymetric changes in macrofauna abundance and biomass were performed using one-way ANOVAs. Levene's test was used to check for variance homogeneity. Anova and post-hoc tests were performed using the SPSS software (version 7.5.2F, 1997). In a first approach, species richness (S), Shannon alpha diversity index (H'), global abundance and biomass were used to show the bathymetric fluctuations of macrobenthos. Then, changes in macrobenthic community composition were assessed using non-metric Multidimensional Scaling ordinations (MDS) and associated ANOSIM tests (Clarke & Warwick, 1994). The MDS was run on a Bray-Curtis dissimilarity matrix using square-root transformed data. The Index of Multivariate Seriation (IMS) (Clarke & Warwick, 1994; Brown et al., 2002) was used to assess the spatial breakdown in macrobenthos communities (seriation) between different depths. MDS and associated procedures (IMS Relate program, ANOSIM) were performed using the PRIMER® package (Clarke and Gorley, 2001).

Results

Sediment characteristics

The sediment granulometry showed a typical bathymetric gradient with decreasing grain size from shallow to deep stations at both sites, and a clear shift after 20 m depth for BR and 50 m depth for SA (Figure 25).

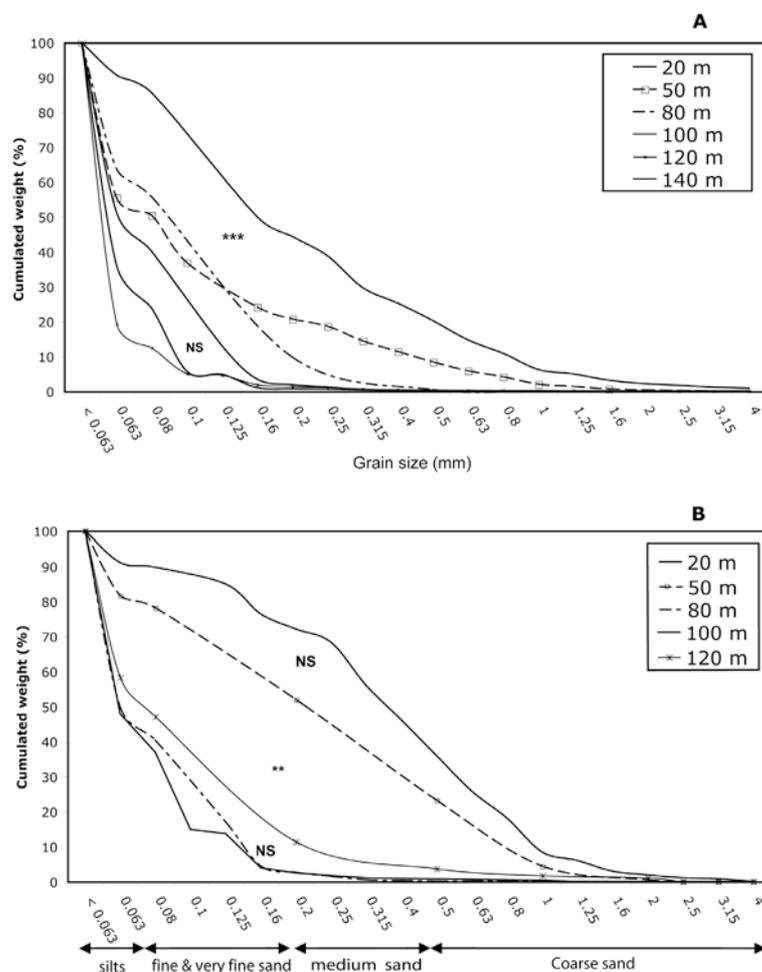


Figure 25: Cumulated grain size curves assessed in 1994 for each sampling depth at BR (A) and SA (B). The results of the main Kolmogorov-Smirnov non-parametric test are also provided (NS: No significant; *** $p < 0.001$; ** $p < 0.01$).

The grain size did not significantly differ between stations ≥ 50 m depth at BR (Kolmogorov-Smirnov test, $p > 0.1$) and > 50 m depth at SA (K-S test, $p < 0.01$ between 50 and 80 m; K-S test, $p > 0.1$ between 80 and 120 m). A comparison between the shallow BR and SA stations (20 m) shows that sediments consisted mainly of very fine sands at BR and coarse and fine sands at SA. Shallow sediments were thus finer at BR than at SA (K-S test, $p < 0.001$), probably reflecting a higher hydrodynamic exposition at SA. At 50 m depth and below, no significant difference was noticed between both sites (K-P test, $p > 0.1$). Deep sediments consisted mainly of silt fractions (BR) and very fine sands and silts (SA) according to the Wentworth scale.

Macrofauna characterization

1699 individuals belonging to 87 taxa were collected during the present study (table 4). Polychaetes were dominant both in number of taxa (40) and relative abundance (77 % of total macrofauna abundance).

Table 4: Contribution of the main taxa at BR and SA sites in 1994. Abundances (Ab) are provided in ind.m⁻² ± SD and absolute biomasses (AFDW) are provided in mg.m⁻² ± SD. In bold, contribution of the main species. Mean total abundance and biomass are given for each site, respectively in ind. m⁻² and mg. m⁻². ANN = polychaete, BIV = bivalve, CNI = cnidarian, CRU = crustacean, ECH = echinoderm, GAS = gastropod, NEM = nemertean, SIP = sipunculan.

Taxa	Family	Species	BR		SA	
			Abundance	Biomass (AFDW)	Abundance	Biomass (AFDW)
ANN	Pilargidae	Ancistrosyllis parva	16.5 ± 5.1	7.22 ± 2.2	41.3 ± 9.5	20.59 ± 3.7
ANN	Spionidae	Aonides oxycephala	-	-	5 ± 3.0	0.79 ± 0.5
ANN	Eunicidae	Diopatra cuprea cuprea	4.7 ± 1.2	4.63 ± 1.2	-	-
ANN	Serpulidae	Ditrupa gracillima	6.6 ± 2.7	0.95 ± 0.4	4 ± 2.7	0.61 ± 0.4
ANN	Glyceridae	Glycera prashadi	5.5 ± 1.2	4.87 ± 1.0	2.6 ± 0.7	2.87 ± 0.5
ANN	Spionidae	Laonice quadridentata	29.3 ± 8.8	17.20 ± 5.0	10 ± 3.8	5.95 ± 2.1
ANN	Eunicidae	Lumbrineris latreilli	20.2 ± 4.0	5.07 ± 1.0	15 ± 4.6	4.02 ± 1.1
ANN	Chaetopteridae	Mesochaetopterus minutus	8.3 ± 6.1	3.93 ± 2.9	-	-
ANN	Nephtyidae	Nephtys (Agloa) dibranchis	0.6 ± 0.4	4.33 ± 3.2	7.66 ± 4.6	117 ± 44.8
ANN	Capitellidae	Notomastus sp	28.7 ± 5.4	23.79 ± 4.5	16 ± 5.1	14.19 ± 4.2
ANN	Eunicidae	Oenone fulgida	7.2 ± 2.4	7.94 ± 2.6	6.3 ± 2.4	7.46 ± 2.7
ANN	Eunicidae	Onuphis eremita	3.75 ± 1.5	2.15 ± 0.9	3.3 ± 1.4	2.05 ± 0.8
ANN	Phyllodoceidae	Phyllodoce malmgreni	2.2 ± 1.2	1.20 ± 0.6	2 ± 0.8	1.55 ± 0.4
ANN	Spionidae	Prionospio ehlersi	163.6 ± 50.2	25.53 ± 7.7	208 ± 80.1	34.62 ± 12.4
ANN	Spionidae	Prionospio steenstrupi	71.5 ± 19.3	121.42 ± 32.4	38 ± 14.0	90.07 ± 23.3
ANN	Spionidae	Spio pacifica	-	-	1.7 ± 0.7	0.41 ± 0.1
ANN	Amphinomidae	Pseudoerythoe parvecarunculata	1.6 ± 0.8	6.0 ± 3.0	5.6 ± 2.5	21.85 ± 8.9
ANN	Ampharetidae	Samytha sp	13.6 ± 6.0	3.08 ± 1.4	0.6 ± 0.4	-
ANN	Aphroditidae	Sigalion mathildae	1.1 ± 0.9	0.61 ± 0.4	-	-
BIV	Mytilidae	Amygdalum soyoae	2.2 ± 1.2	12.47 ± 6.8	6.6 ± 1.8	24.05 ± 9.2
BIV	Veneridae	Lioconcha philipinarum	4.4 ± 1.4	2.52 ± 0.7	1 ± 0.6	2.43 ± 1.1
BIV	Cuspidariidae	Pseudonearea thomasya	3.7 ± 0.9	1.18 ± 0.3	2 ± 1.3	0.92 ± 0.3
BIV	Tellinidae	Tellina sp	3.5 ± 1.3	0.59 ± 0.2	6.3 ± 2.1	30.30 ± 18.5
BIV	Veneridae	Timoclea concinua	1.2 ± 0.9	0.16 ± 0.1	1 ± 0.7	0.33 ± 0.1
CNI	Antipatharian	Antipathes sp.	23.8 ± 16.1	438.24 ± 308.9	19.6 ± 8.7	495.44 ± 247.5
CNI	Dendrophyllidae	Heterocyathus aequicostatus	1.6 ± 1.2	75.36 ± 55.37	5 ± 2.1	117.63 ± 88.1
CRU	Alpheidae	Alpheidae sp	5.4 ± 2.3	1.86 ± 0.8	16 ± 3.6	5.90 ± 1.2
CRU	Caridae	Ogyrides sp	7.7 ± 5.7	0.77 ± 0.6	-	-
CRU	Corophiidae	Siphonocetes sp	-	-	69 ± 46.5	3.18 ± 14.2
ECH	Lovenidae	Lovenia elongata	2.7 ± 1.3	226.12 ± 105.1	3 ± 1.3	327.07 ± 136.5
ECH	Brissidae	Brissopsis luzonica	-	-	2.7 ± 1.8	0.59 ± 0.2
GAS	Terebridae	Hastulla matheroniana	7.2 ± 9.2	3.13 ± 2.3	-	-
GAS	Actaeocinidae	Cylichna collyra	1.5 ± 0.5	0.15 ± 0.05	1 ± 0.7	0.11 ± 0.06
NEM	Anopla	Baseodiscus sp	15.4 ± 5.2	5.82 ± 1.9	9.7 ± 2.5	3.91 ± 0.9
SIP	Aspidosiphonidae	Aspidosiphon muelleri	20.2 ± 5.7	3.87 ± 1.1	11.6 ± 4.7	0.75 ± 0.1
MEAN TOTAL			522 ± 243	1276 ± 1775	531 ± 118	1442 ± 963

The other dominant groups were cnidarians, crustaceans, bivalves and sipunculans (respectively 5.3, 4.7, 3.8 and 3.7 % of the total macrofauna abundance). We recorded 58 taxa at SA and 68 at BR. Several polychaetes of the families of Spionidae (e.g., *Prionospio ehlersi*, *P. steenstrupi*, *Laonice quadridentata*), Capitellidae (e.g. *Notomastus sp.*), Pilargidae (e.g., *Ancistrosyllis parva*) and cnidarians (*Heterocyathus aequicostatus*, *Antipathes sp.*) and sipunculans (e.g., *Aspidosiphon müelleri*) were consistently found at both sites during the sampling (Table 4, Appendix 3).

The mean total abundance and the biomass of macrobenthos for 1994 were very similar at BR and SA, respectively for abundance (522 ± 243 and 531 ± 118 ind. m^{-2}) and for biomass (1276 mg. $m^{-2} \pm 1775$; 1442 mg. $m^{-2} \pm 963$). Spatial changes were not significant between the two sites for abundance (one-way ANOVA, $p = 0.944$) as well as for biomass ($p = 0.948$). At BR, the abundance of macrofauna varied significantly with depth (one-way ANOVA, $p = 0.005$) (Figure 26 A).

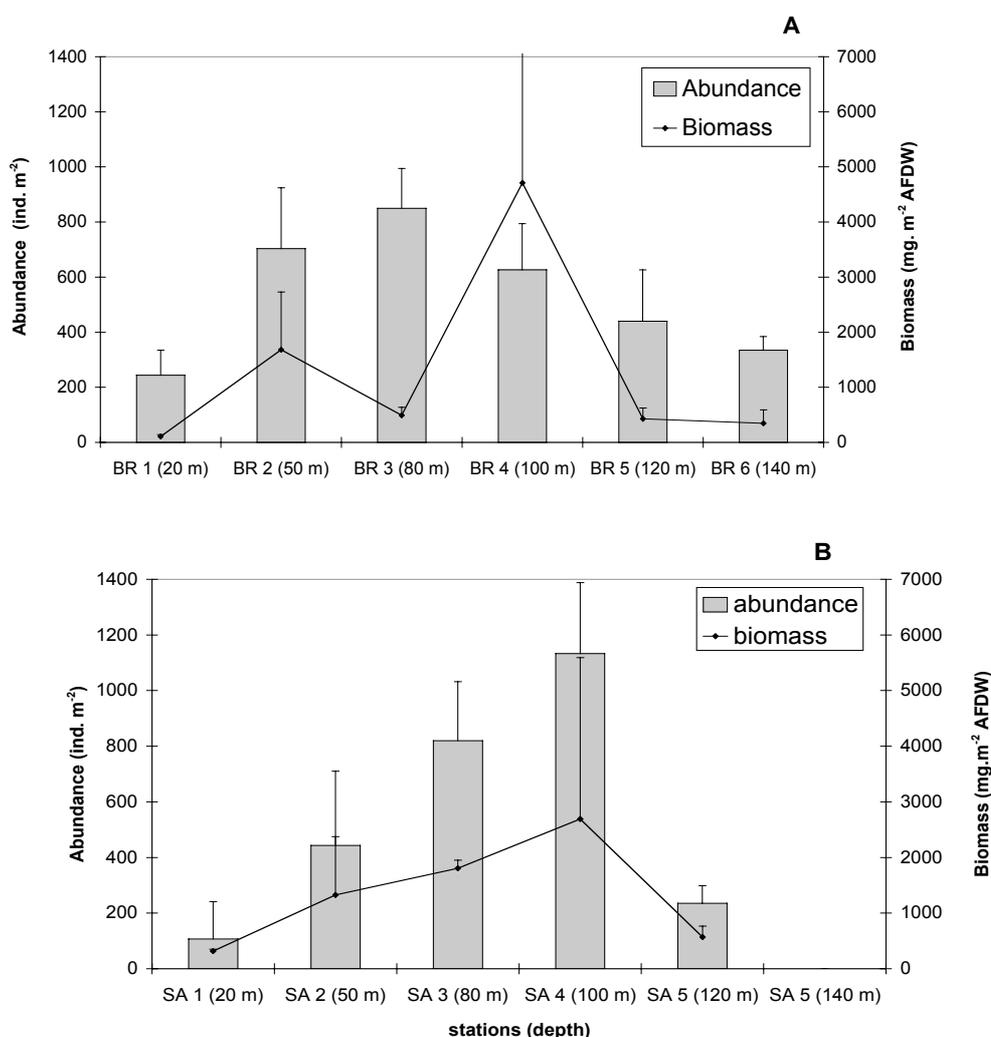


Figure 26: Spatial patterns of the mean abundance \pm SD and mean biomass \pm SD of the total macrofauna at BR (A) and SA (B).

Spatial changes were most important between BR 1 (the shallowest station) and the station BR 3 (80 m) ($p < 0.006$) and between BR 1 and BR 2 (50 m) ($p < 0.041$). The abundance increased between 20 and 50 m depth and was maximal for 50 and 80 m (respectively 703 ± 221 ind. m^{-2} for BR 2 and 850 ± 144 ind. m^{-2} for BR 3). The abundance progressively decreased for depths > 100 m. The biomass of macrofauna also varied with depth, globally following the same trend.

At SA, the abundance of macrofauna also varied with depth (one-way ANOVA, $p < 0.001$) (Figure 26 B). The spatial changes were particularly significant between station SA 1 (20 m) and SA 3 (80 m), ($p < 0.025$) and between SA 4 and SA 5 ($p < 0.004$). The abundance increased with depth between 20 and 100 m and reached the highest value for this depth (SA 4: $1133 \pm 255 \text{ ind.m}^{-2}$). It drastically decreased for the deepest station (SA 5). The biomass of macrobenthos followed the same trend as the abundance.

Diversity and community analysis

The analysis of species richness for each site and depth, showed an increase between 20 m and 50 m at the both site (Figure 27). Between 50 and 100 m, the species richness showed a relative stability and decreased steadily for the deepest area ($> 100 \text{ m}$).

At the same time, the diversity (H') was overall rather close to a similar level in shallow environment ($H' > 2$ for BR and SA at 20 m), and progressively decreased after 50 m. At both sites, the diversity followed the same trend according to the bathymetry. The more structured community composition was found for the intermediate depth (50 - 80 m), where the diversity reached a maximal value ($H' = 2.8$ for SA and $H' = 2.5$), and then decreased gradually after 100 m. Below 190 m, other samplings at BR and SA sites (not shown here) confirmed the very low species richness and abundance (often less than 10 species, 200 ind.m^{-2}).

The most important species of these communities were often the same at both sites (Table 1). At BR site, the macrobenthos assemblages were clearly dominated by polychaetes belonging to the families of Spionidae (*Prionospio ehlersi*, *P. steenstupi*) and to a lesser extent the Spionidae (*Laonice quadridentata*), Capitellidae (*Notomastus* spp.), Pilargidae (*Ancistrosyllis parva*), by cnidarians, nemerteans and sipunculans (e.g. *Aspidosiphon muëlleri*). Spionidae were mostly represented at intermediate (50 to 100 m) and deep stations ($> 100 \text{ m}$) whereas shallow stations (20 m) were mostly characterized by crustaceans (Caridea, Amphipoda) and gastropods (*Hastulla matherioniana*). At SA site, the macrobenthos composition was similar for the intermediate and deep stations. The local abundance of crustaceans such as amphipods belonging to the Corophiidae (*Siphonoecetes* sp.) have been recorded at intermediate depth (50 m).

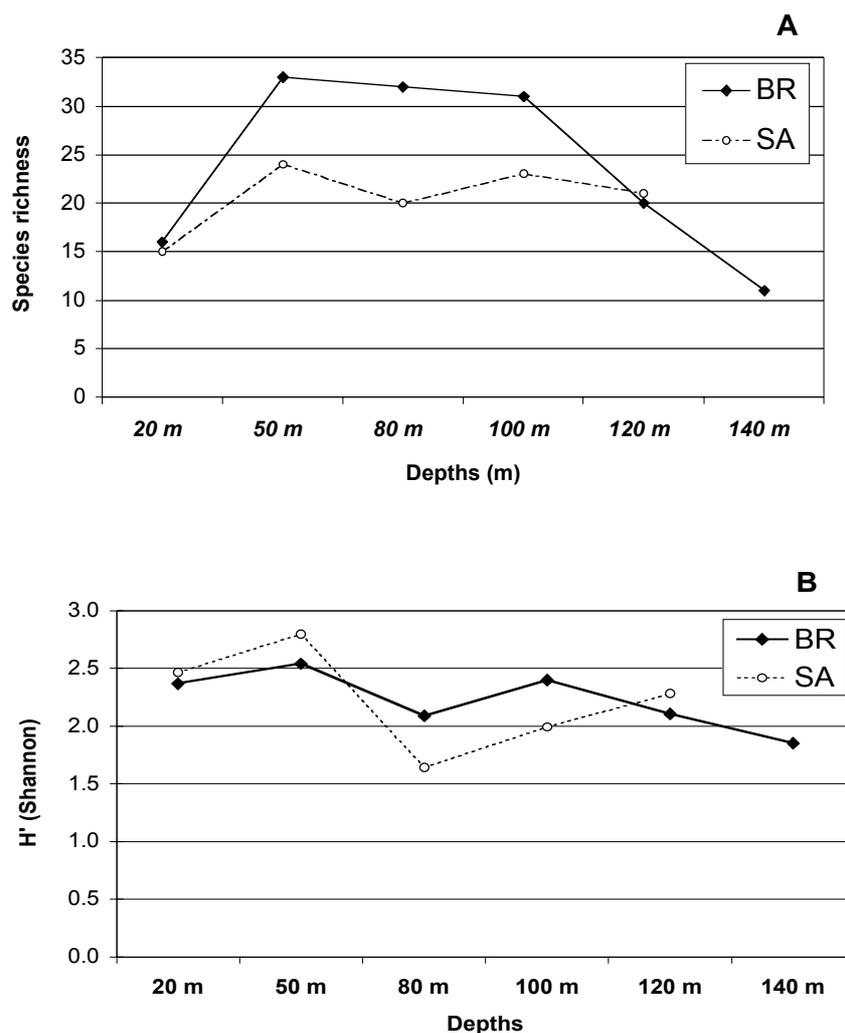


Figure 27: Spatial patterns of species richness (A) and diversity Shannon index (B) across a depth profile at BR and SA

Depth gradient

The MDS indicates the existence of three groups of stations (Figure 28): the first corresponds to the shallow stations (BR 1 and SA 1), the second to the intermediate (50 – 100 m depth) stations BR 2, 3, 4 and SA 2, 3, 4, and the third group to the deep (120 – 140 m depth) stations BR 5, 6 and SA 5. MDS configurations indicated that benthic communities changed following a gradual depth pattern, particularly marked for the BR site between 20 and 50 m and after 100 m. The Index of Multivariate Seriation (IMS) measures the degree to which the community changes (the breakdown of seriation between the different depths) conform to a linear standardised sequence.

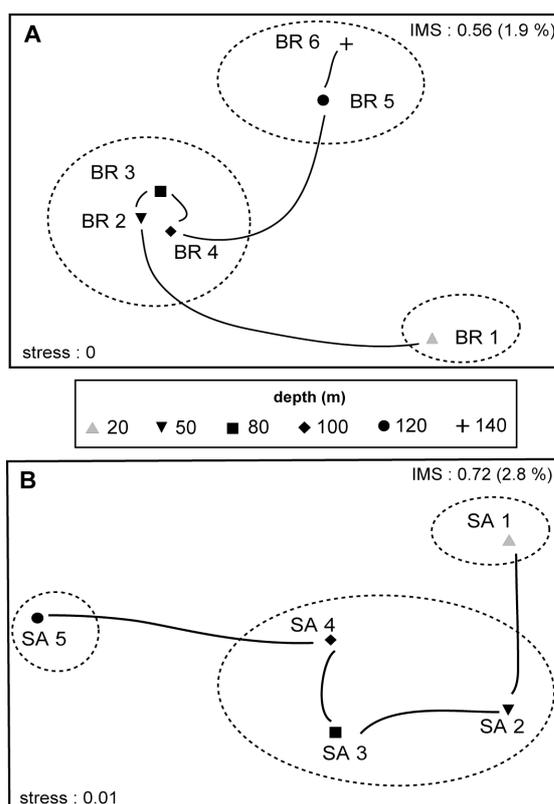


Figure 28: NMDS plots for square root transformed macrobenthos taxa / abundance data at BR (A) and SA (B) with the distinction of 3 groups of stations (shallow, intermediate, deep). The lines indicate the degree of seriation by linking successive points along the depth transect from shallow station (20 m) to deep station (>100 m). Index of Multivariate Seriation (IMS) values are at the top right. (Values) are the % significance levels in a permutation test for absence of seriation (T = 999).

The values of IMS are consequently high on both sites and show a significant correlation with a linear sequence at BR ($Rho = 0,56$; $p < 0.019$) and SA ($Rho = 0.72$; $p < 0.028$). Both BR and SA stations show significant depth patterns in the composition of macrobenthos assemblages (ANOSIM tests, $p < 0.001$ in both cases). More specifically, significant spatial patterns in the macrobenthos were noticed between BR 1 (20 m) and BR 2 (50 m) (ANOSIM pairwise tests, $p < 0.040$), and after 100 m (BR 5, $p < 0.029$).

Discussion

The two main objectives of the present study were to: (1) provide a first contribution on the knowledge soft-bottom subtidal communities off the East coast of Reunion Island, (2) describe their main bathymetric patterns in an open shore environment, before the onset of land based agro-industrial inputs.

Description of soft-bottom communities

In the Southern hemisphere, few studies describe the macrobenthic composition of subtropical and tropical open shore areas (Hylleberg & Nateewathana, 1984; Warwick & Ruswahyuni, 1987; Alongi 1990; Gray, 2002). The available information is often highly depending on ecosystems. In the Southwest Indian Ocean, studies on the composition of soft bottom macrobenthic communities around islands are reported mainly for coral reefs from Madagascar (Thomassin et al., 1976; Pichon, 1967), Mayotte (Gout, 1991) and Mauritius (Rullier, 1962). Recently, studies have been done on the mollusc communities in Seychelles (Mackie et al., 2005), East Africa open shore coasts (Mgaya et al., 2005, Samaai et al., 2005), South Africa tidal flats and estuaries (de Boer & Prins, 2002; Teske & Wooldrigde, 2001). Inventories and quantitative descriptions of the soft-bottom macrobenthic assemblages in Reunion Island have previously been limited to a few taxa: sipunculans (Saiz Salinas, 1993) echinoderms (Vadon & Guille, 1984; Jangoux & Aziz, 1988; Conand & Mangion, 2002), cnidarians and polychaetes (Bouchon et al., 1981; Faure, 1982), crustacean (S. Ribes, pers. com.) and molluscs (M. Jay, pers. com.; Deshayes, 1863) and a short term temporal sampling of coral reef communities (Taddei & Frouin, 2005). The present study recorded 81 taxa, 45 of them being new records for Reunion Island.

The macrobenthic assemblages are dominated by polychaetes (40 species, 77 % in abundance), but cnidarians, crustaceans, bivalves and sipunculans are also common. The dominance of polychaetes in tropical macrobenthos composition has already been described for coral reefs (Alongi, 1990; Frouin, 2000) or subtidal areas (McCarthy et al., 2000; Lancellotti & Stotz, 2004; Shin & Ellingsen, 2004). The abundance of cnidarians such as antipatharian (*Antipathes* sp) or free-living corals (*Heterocyathus aequicostatus*) are original in the context of Reunion Island and has mainly been described for other Indian Ocean locations such as Indonesia (Hoeksema & Best, 1991). This study therefore represents a contribution to the knowledge of macrobenthic biodiversity of Reunion Island, and more generally for the region.

The global community composition shows a traditional scheme assemblage with 20 to 30 common and abundant species (mainly polychaetes), widely distributed spatially, while species with low abundance represent an important part of the species richness, as described elsewhere (Ellingsen, 2002).

The mean abundances recorded during the present study vary between 107 (SA 1, 20 m) and 1133 ind. m⁻² (SA 4, 100 m) with a mean total abundance of 515 ind.m⁻². These values

are somewhat higher than those reported by Makarov & Averin (1968) for the Mozambique Channel (32 - 333 ind. m⁻²). Similar abundances were reported by Long & Poiner (1994) and Currie & Isaacs (2005) for open shore reference areas in Australia and by Warwick & Ruswahyuni (1987) for a subtidal area in Indonesia (422 ind. m⁻²). Frouin (2000) also reported a similar range of mean abundance for Tahiti (222 ind.m⁻²) but for macrofauna sorted on a 2 mm mesh. These abundances are in the lower range of the values reported by Taddei & Frouin (2005) for Reunion fringing reef (1160 – 2810 ind. m⁻²), or obtained for non-perturbed tropical benthic communities. Other studies reported much higher maximal abundances: up to 4000 ind. m⁻² in Hawai (McMarty et al., 2000; Dreyer et al., 2005), but for macrofauna sorted on a 0.5 mm mesh; up to several thousands ind.m⁻² were found in Chile and Australia (Lancellotti & Stotz, 2004; Cruz-Motta & Collins, 2004; Alongi, 1990).

The mean biomasses recorded during the present study ranged from 107 (BR 1, 20 m) to 4711 mg AFDW m⁻² (BR 4, 100 m). These values are in the same range as those reported by Makarov & Averin (1968) for the Mozambique Channel (0.7 - 3 g AFDW m⁻²), by Alongi (1989c) in the North-East Australia (0.9 - 3.4 g AFDW m⁻²) or by McCarthy al. (2000) in Hawai (0.3 – 0.5 g. m⁻²) for a shallow area (10 m). In comparison to temperate areas, tropical communities are generally lower in abundance and biomass (Maurer & Vargas, 1984; Warwick & Ruswahyuni, 1987; Alongi, 1989c, 1990). In this sense, abundances and or biomasses are in a lower range of the values reported for the same depths by Gremare et al. (1998) for the Mediterranean coast (respectively, 3448 ind. m⁻²; 4.13 g. m⁻²), by Rosenberg et al. (2002) for the Gullmarfjord in Sweden (respectively, 3610 ind. m⁻²; 10 g. m⁻²) or by Warwick et al. (2002) for the Bay of Tees in England (5000 to 60000 ind. m⁻²).

Our results support this statement in undisturbed conditions, though high diversities can be locally found in specific habitats such coral reefs, seagrasses or mudflats (Alongi, 1990). Explain why such Reunion island macrobenthic parameters (abundance, biomass) are not higher is complex and should be linked to different kinds of indicators of environmental conditions (biological response variables, exposure variables or watershed variables) (Dauer et al., 2000). In this context, one hypothesis should be proposed in relation to the exposure variables of the water column. Our results should be interpreted according to the oligotrophic conditions of Reunion island coastal waters (mean annual value of 0.4 µMol.l⁻¹ for water column concentration of total nitrogen; 0.2 µg.l⁻¹ for chlorophyll *a* in 2001-2002) as reported by a recent monitoring study (Ecomar / Arvam, unpublished data). Such

exposure variables are known to measure the occurrence or magnitude of physical, chemical or biological stress, and are commonly used as indicators of eutrophication for higher values.

Bathymetric spatial patterns of sediment and macrobenthos

The spatial analysis clearly shows the role of depth as one of the primary factor organizing the coastal macrofauna assemblage, which is often the case in other contexts (Snelgrove, 1999). It also integrates the effects of the hydrodynamism, the importance of sediment grain size and the amount of available organic materials in sediment, which act as primary driving forces structuring the macrofaunal communities (Snelgrove and Butman, 1994; Rosenberg, 1995; Karakassis & Eleftheriou, 1997; Ellingsen, 2002). Although the role of these variables is often reported for the Northern Hemisphere (Oug, 1998; Ellingsen, 2002), few studies exist to confirm this for the Southern hemisphere (Gray et al., 1997). In our context, the strong hydrodynamic conditions together with the narrow insular shelf and steepness of the slope result in a marked sorting of sediments with a strong granulometric gradient, with mixed coarse and fine sand fractions in shallow sediments and a progressive increase of silts below 50 meter depth. This pattern is fully coherent with the faunal distinction between shallow, intermediate and deep station groups resulting from the MDS. A similar pattern has been described in the Southern Californian coast with a shallow water assemblage (10-32 m), a mid-depth assemblage (32 to 115 m) and a deep-water assemblage (115 – 200 m) (Bergen et al., 2001).

At Reunion Island, changes in the macrobenthos composition relative to depth seem clearly related to changes in sediment granulometry. A Canonical Correspondences Analysis ordination (CCA) on BR-SA macrobenthos data shows that 16.3 % of faunistical variance is explained by the environmental variables (depth, medium sediment grain size, silt-clay fraction and total organic matter) (Bigot et al., in prep). Similar values were described for other North hemisphere sites by Ysebaert & Herman (2002). The shallow assemblage is characterized by a pool of species including many carnivores and / or scavengers such as gastropods (*Hastula matheroniana*), crustaceans (*Ogyrides* sp, *Leptochelia* spp), many Corophiidae (*Siphonoecetes* sp.), nemerteans and few polychaetes (*Phyllodoce malmgreni*, *Sthenelais boa*, *Sigalion mathildae*). These groups are often found in sandy habitats where strong hydrodynamic conditions prevail (Alongi, 1990; Frouin, 2000; Bergen et al., 2001). Low species richness and abundance were found here in shallow areas subjected to regularly fluctuating environmental conditions or stress

conditions, swell generated by high trade winds or hurricanes, important back-wash and sediment removal as described in other areas (Gray, 2002). Such hydrodynamic conditions generate poor food availability in sediments and are not in favour of the establishment of stable macrobenthic communities. From our results and according to Taddei & Frouin (2005) for Reunion fringing reefs, we suggest that the resistance of such assemblages is an important factor in the global stability of macrobenthos in these shallow and stressful ecosystems. In such context, species-poor systems were both more resistant and more resilient than species-rich systems (Pfisterer & Schmid, 2002). In the intermediate and deep station groups, macrofauna abundance and diversity were higher and generally dominated by surface deposit feeders, this also being consistent with previous observations by Bergen et al. (2001) for the Southern Californian coast. In Reunion Island, these deposit feeders were mainly polychaetes of the families of Spionidae (e.g *Prionospio steenstrupi*, *P. ehlersi*, *Laonice quadridentata*), Capitellidae (e.g *Notomastus* spp.), Ampharetidae (e.g *Samytha* sp.); sipunculans of the Aspidosiphonidae (*Aspidosiphon muëlleri*) and echinoderms (*Lovenia elongata*). Carnivorous species belonging to Pilargidae (*Ancistrosyllis parva*), Glyceridae (*Glycera prashadi*, *Goniada emerita*) and Eunicidae (e.g *Lumbrineris* spp, *Diopatra cuprea*, *Oenone fulgida*) were also well represented. Moreover, suspension feeders such as the free-living corals *Heterocyathus aequicostatus* and the cnidarians (*Antipathes* sp.) were characteristic of the intermediate depth group (50 to 100 m). In the deepest and muddy habitats (>140 m), the faunal diversity and biomass were the lowest, probably because of lower food resources or food availability (Rosenberg, 1995), which support smaller population sizes compared with the shallowest coastal areas (Gray, 2002).

In conclusion, this study has shown the occurrence of a classic pattern of change in species assemblages along the depth gradient off the coast of a tropical Indian Ocean island, exposed to strong hydrodynamic conditions. It has also contributed to improve the knowledge of soft-bottom macrobenthos for south-western Indian Ocean islands and provided relevant informations for further biodiversity studies and monitoring programmes in such open tropical environments.

Acknowledgements

We are indebted to all people who provided assistance during fieldwork. This study is part of L Bigot PhD thesis, carried out in collaboration between the Laboratory for Marine Ecology (ECOMAR) of the University of Reunion Island and the “Agence pour la Recherche et la Valorisation Marine” (ARVAM). This study was financed by “Distillerie de Savanna” (L. Broc and staff), with additional supports from local councils, the European Union and the French Ministry of Environment, obtained through an environmental monitoring program conducted by ARVAM between 1994 and 2003.

References

- Agard, J. B. R., Gobin, J. & Warwick, R. M. (1993) Analysis of marine macrobenthic community structure in relation to pollution, natural oil seepage and seasonal disturbance in a tropical environment (Trinidad, West Indies). *Marine Ecology Progress Series* 92: 233-243.
- Alongi, D. M. (1989c) Benthic processes across mixed terrigenous-carbonate sedimentary facies on the central Great Barrier Reef continental shelf. *Continental Shelf Research* 9: 629-663.
- Alongi, D. M. (1990) The ecology of tropical soft-bottom benthic ecosystems. *Oceanography and Marine biology: an Annual Review* 28: 381-496.
- Bailey-Brock, J. H., Paavo, B., Barrett, B. M. & Dreyer, J. (2002) Polychaetes Associated with a Tropical Ocean Outfall: Synthesis of a Biomonitoring Program off O'ahu, Hawai'i. *Pacific Science* 56: 459-479.
- Bergen, M., Weisberg, S. B., Smith, R. W., Cadien, D. B., Dalkey, A., Montagne, D. E., Stull, J. K., Velarde, R. W. & Ranasinghe, J. A. (2001) Relationship between depth, sediment, latitude, and the structure of benthic infaunal assemblages on the mainland shelf of southern California. *Marine Biology* 138: 637-647.
- Bigot, L. (2003) Suivi environnemental du milieu marin profond - Distillerie de Savanna- Bois Rouge- St André / la Réunion, ARVAM. St Denis - La Réunion 41 pp
- Bigot, L., Conand, C., Amouroux, J., Frouin, P., Bruggemann, H. & Gremare, A. (In press) Effects of industrial outfalls on tropical macrobenthic sediment communities in Reunion Island (Southwest Indian Ocean). *Marine Pollution Bulletin*.
- Boer, W. F. d. & Prins, H. H. T. (2002) The community structure of a tropical intertidal mudflat under human exploitation. *ICES journal of marine science* 59: 1237-1247.
- Bouchon, C., Bouchon-Navaro, Y. & Faure, G. (1981) Etude d'environnement de la baie de La Possession. La Réunion, Contrat DDE - Université de La Réunion. 30 pp
- Brown, B. E., Clarke, K. R. & Warwick, R. M. (2002) Serial patterns of biodiversity change in corals across shallow reef flats in Ko Phuket, Thailand, due to the effects of local (sedimentation) and regional (climatic) perturbations. *Marine biology* 141: 21-29.
- Clarke, K. R. & Warwick, R. M. (1994) Changes in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation Plymouth Marine Laboratory, 144 pp.
- Clarke, K. R. & Gorley, R. N. (2001) PRIMER v5: User manual, (PRIMER - E Ltd, Plymouth, United Kingdom) Plymouth, 91 pp.
- Conand, C. & Mangion, P. (2002) Sea cucumbers on La Reunion Island fringing reefs: Diversity, distribution, abundance and structure of the populations. *SPC Beche-de-mer Information Bull.* 17 : 27-33.
- Constable AJ (1999) Ecology of benthic macro-invertebrates in soft sediment environments: a review of progress towards quantitative models and predictions. *Australian Journal of Ecology* 24: 452-476.
- Cruz-Motta, J. J. & Collins, J. (2004) Impacts of dredged material disposal on a tropical soft-bottom benthic assemblage. *Marine Pollution Bulletin* 48, 270-280.
- Currie, D. R. & Isaacs, L. R. (2005) Impact of exploratory offshore drilling on benthic communities in the Minerva gas field, Port Campbell, Australia. *Marine Environmental Research* 59: 217-233.
- Deshayes, G.P. (1863) Catalogue des Mollusques de l'île de La Réunion (Bourbon). Extrait des notes sur l'île

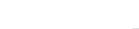
- de La Réunion par L. Maillard. (Paris : Dentu Editeur), 144 pp.
- Dauer, D. M., Weisberg, S. B. & Ranasinghe, J. A. (2000) Relationships Between Benthic Community Condition, Water Quality, Sediment Quality, Nutrient Loads, and Land Use Patterns in Chesapeake Bay. *Estuaries* 23: 80-96.
- Dreyer, J., Bailey Brock, J. H. & McCarthy, S. (2005) The immediate effects of Hurricane Iniki on the intertidal fauna on the south shore of O'ahu. *Marine environmental research* 59, 367-380
- Ellingsen, K. E. (2002) Soft-sediment benthic biodiversity on the continental shelf in relation to environmental variability. *Marine Ecology Progress Series* 232: 15-27
- Faure, G. (1982) Recherche sur les peuplements de Sclérectinaires des récifs coralliens de l'archipel des Mascareignes (Océan Indien occidental). Thèse d'Etat - Sciences, Université d'Aix-Marseille II. 206 p.
- Folk, R. & Ward, N. (1957) Brazos River Bar : A study of the significance of grain size parameters. *Journal of Sedimentology and Petrology* 27: 3-26.
- Frouin, P. (2000) Effects of anthropogenic disturbances of tropical soft-bottom benthic communities. *Marine Ecology Progress Series* 194: 39-53.
- Gremare, A., Amouroux, J. M. & Vétion, G. (1998) Long-term comparison of macrobenthos within the soft bottoms of the Bay of Banyuls-sur-mer (northwestern Mediterranean Sea). *Journal of Sea Research* 40: 281-302
- Gout, B. (1991) Influence des apports terrigènes dans les écosystèmes lagunaires de Mayotte et de Nouvelle Calédonie (Province Indopacifique). Impact sur les peuplements benthiques. PhD thesis, Montpellier II. 1-251 pp.
- Gray, J. S., Poore, G. C. B., Uglund, K. I., Wilson, R. S., Olsgard, F. & Johannessen, O. (1997) Coastal and deep-sea benthic diversities compared. *Marine Ecology Progress Series* 159: 97-103.
- Gray, J. S. (2000) The measurement of marine species diversity, with an application to the benthic fauna of the Norwegian continental shelf. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250: 23-49.
- Gray, J. S. (2002) Species richness of marine soft sediments. *Marine Ecology Progress Series* 244: 285-297.
- Hoeksema, B. & Best, M. (1991) New observations on Scleractinian corals from Indonesia : 2 Sipunculan associated species belonging to the genera *Heterocyathus* and *Heteropsammia*. *zoologische Mededelingen* 65: 221-245.
- Hylleberg, J. & Nateewathana, A. (1984) Temporal and spatial distribution of Nephtyid polychaetes at Phuket Island, Andaman Sea. In: Hutchings, P. A. (ed) *Proceedings of the First International Polychaete Conference, Sydney, Australia, 1983*, The Linnean Society of New South Wales, Sydney, p 292-302.
- Jangoux, M. & Aziz, A. (1988) les astérides (Echinodermata) récoltés autour de l'île de La Réunion par le N.O. "Marion Dufresne" en 1982. *Bull Mus Hist nat* 10: 631-650.
- Karakassis, I. & Eleftheriou, A. (1997) The continental shelf of Crete: structure of macrobenthic communities. *Marine Ecology Progress Series* 160: 185-196.
- Lancellotti, D. A. & Stotz, W. B. (2004) Effects of shoreline discharge of iron mine tailings on a marine soft-bottom community in northern Chile. *Marine Pollution Bulletin* 48: 303-312.
- Long, B. G. & Poiner, I. R. (1994) Infaunal Benthic Community Structure and Function in the Gulf of Carpentaria, Northern Australia. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 45: 293-316.
- Mackie, S. Y. A., Oliver, G., Darbyshire, T. & Mortimer, K. (2005) Shallow marine benthic invertebrates of the Seychelles Plateau: high diversity in a tropical oligotrophic environment. *Phil Trans R Soc A* 363: 203-228.
- Makarov, Y. N. & Averin, B. S. (1968) Quantitative distribution of zoobenthos in the shelf waters of the Mozambique Channel. *Oceanology* 8: 845-848.
- Maurer, D. & Vargas, J. (1984) Diversity of soft-bottom benthos in a tropical estuary: Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Marine Biology* 81: 97-106.
- Martial, J.S., Bigot, L. & Join, J.L. (1984) Are subsurface injections an hydrogeological solution for preserving vulnerable marine ecosystems from urban liquid wastes in coastal areas. In Wiomsa (ed) *Fourth Scientific Symposium, Grand Baie, Mauritius, Abstract*.
- McCarthy, S. A., Laws, E. A., Estabrooks, W. A., Bailey-Brock, J. H. & Kay, E. A. (2000) Intra-annual

- Variability in Hawaiian Shallow-water, Soft-bottom Macrobenthic Communities Adjacent to a Eutrophic Estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 50: 245-258.
- Mgaya, Y. D., Frederk, G. & Chingege, J. (2005) The negative impacts of raw sewage discharge at Ocean Road area, Dar es Salaam: Coastal management in crisis. In: Wiomsa (ed) Fourth Scientific Symposium, Grand Baie, Mauritius, Abstract.
- Oug, E. (1998) Relating species patterns and environmental variables by canonical ordination: An analysis of soft-bottom macrofauna in the region of Tromsø, northern Norway. *Marine Environmental Research* 45: 29-45.
- Paiva, P. C. (2001) Spatial and Temporal Variation of a Nearshore Benthic Community in Southern Brazil: Implications for the Design of Monitoring Programs. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 52: 423-433.
- Pichon, M. (1967) Contribution à l'étude des peuplements de la zone intertidale sur sables fins et sables vaseux non fixés dans la région de Tuléar. *Recueil Travaux Station Marine Endoume (Fasc Hors Série)* 7: 57-100.
- Piton, B. & Taquet, M. (1992) Océanographie physique des parages de l'île de La Réunion (Océan Indien). Doc Scientifique de l'ORSTOM: 39.
- Pfisterer AB. & Schmid B. (2002) Diversity-dependent production can decrease the stability of ecosystem functioning. *Nature* 416: 84-86.
- Rosenberg, R. (1995) Benthic marine fauna structured by hydrodynamic processes and food availability. *Netherlands Journal of Sea Research* 34: 303-317.
- Rosenberg, R., Agrenius, S., Hellman, B., Nilsson, C. & Nordling, K. (2002) Recovery of marine benthic habitats and fauna in a Swedish fjord following improved oxygen conditions. *Marine Ecology Progress Series* 234: 43-53.
- Rullier, F. (1962) Une petite collection d'Annélides Polychètes de l'île Maurice. *Bulletin de la Société zoologique de France* 5-6: 471-481.
- Saiz Salinas, J. (1993) Sipuncula from Reunion Island (Indian Ocean). *Journal of Natural History* 27: 535-555.
- Samaai, T., McClurg, T., Blair, A. & Weert, S. (2005) An assessment of benthic changes during 4 years of organic enrichment by effluent discharges off Kwazulu-Natal south coast. In: Wiomsa (ed) Fourth Scientific Symposium, Grand Baie, Mauritius, Abstract.
- Shin, P. K. S. & Ellingsen, K. E. (2004) Spatial patterns of soft-sediment benthic diversity in subtropical Hong Kong waters. *Marine Ecology Progress Series* 276: 25-35.
- Snelgrove, P. V. R. & Butman, C. A. (1994) Animal sediment relationships revisited : cause vs effect. *Oceanography and Marine Biology* 32: 111-177.
- Snelgrove, P. V. R. (1999) Getting to the bottom of marine biodiversity: sedimentary habitats. *BioScience* 49: 129-138.
- Taddei, D. & Frouin, P. (2005) Short-term temporal variability of macrofauna reef communities (Reunion Island, Indian Ocean). *Proceedings of 10th International Coral Reef Symposium (ICRS)*. Japanese Coral Reef Society, Okinawa, Japan, 52-57.
- Teske, P. R. & Wooldridge, T. H. (2001) A comparison of the macrobenthic faunas of permanently open and temporarily open / closed South African estuaries. *Hydrobiologia* 464: 227-243.
- Thomassin, B. A., Vivier, M.-H. & Vitiello, P. (1976) Distribution de la meiofaune et de la macrofaune des sables coralliens de la retenue d'eau épéicifale du grand récif de Tuléar (Madagascar). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 22: 31-53.
- Vadon, C. & Guille, A. (1984) Les Ophiuridae (Ophiuroidea, Echinodermata) de la campagne MD 32 du "Marion-Dufresne" autour de l'île de la Réunion. *Bull Mus natn Hist nat, Paris* 6: 583-615.
- Warwick, R. M. & Ruswahyuni, (1987) Comparative study of the structure of some tropical and temperate marine soft-bottom macrobenthic communities. *Marine Biology* 95: 641-649.
- Warwick, R. M., Ashman, C. M., Brown, A. R., Clarke, K. R., Dowell, B., Hart, B., Lewis, R., E., Shillabeer, N., Somerfield, P. J. & Tapp, J. F. (2002) Inter-annual changes in the biodiversity and community structure of the macrobenthos in Tees Bay and the Tees estuary, UK, associated with local and regional

- environmental events. *Marine Ecology Progress Series* 234: 1-13.
- Wentworth, C. K. (1922) A scale of grade and class terms for clastic sediments. *Journal of Geology* 30: 377-392
- Ysebaert, T. & Herman, P. M. J. (2002) Spatial and temporal variation in benthic macrofauna and relationships with environmental variables in an estuarine, intertidal soft-sediment environment. *Marine Ecology Progress Series* 244: 105-124.
- Zmarzly, D. L., Stebbins, T. D., Pasko, D., Duggan, R. M. & Barwick, K. L. (1994) Spatial Patterns and Temporal Succession in Soft-Bottom Macroinvertebrate Assemblages Surrounding an Ocean Outfall on the Southern San Diego Shelf - Relation to Anthropogenic and Natural Events. *Marine Biology* 118: 293-307.

Appendix

Annex 3. List of species and taxa recorded during the study at each station and sites (presence / absence).  SA site;  BR site * new record for Reunion island. See Table 1 for taxa.

Taxa	Family	Species	Stations						
			1	2	3	4	5	6	
ANN	Ampharetidae	* Ampharete cf. acutifrons (Grube, 1860)							
ANN	Ampharetidae	Samytha sp (Malmgren, 1866)							
ANN	Ampharetidae	* Samythella affinis (Day, 1963)							
ANN	Amphinomidae	* Eurythoe parvecarunculata (Horst, 1912)							
ANN	Aphroditidae	* Pareulepsis gaeyi (Fauvel, 1918)							
ANN	Aphroditidae	* Sigalion mathildae (Audouin & Milne Edwards, 1832)							
ANN	Aphroditidae	* Sthenelais boa (Johnston, 1839)							
ANN	Aphroditidae	* Sthenelais limicola (Ehlers, 1864)							
ANN	Capitellidae	Notomastus sp (Sars, 1851)							
ANN	Capitellidae	* Dasybranchus caducus (Grube, 1846)							
ANN	Capitellidae	Notomastus sp (Sars, 1851)							
ANN	Chaetopteridae	* Mesochaetopterus minutus (Potts, 1914)							
ANN	Eunicidae	* Diopatra cuprea cuprea (Bosc, 1802)							
ANN	Eunicidae	* Lumbrineris latreilli (Audouin & Milne Edwards, 1834)							
ANN	Eunicidae	* Oenone fulgida (Savigny, 1818)							
ANN	Eunicidae	* Onuphis eremita (Audouin & Milne Edwards, 1833)							
ANN	Glyceridae	* Glyceria prashadi (Fauvel, 1932)							
ANN	Glyceridae	* Goniada emerita (Audouin & Milne Edwards, 1833)							
ANN	Mageloniidae	* Magelona cf. americana (Müller, 1858)							
ANN	Nephtyidae	* Nephtys (Aglaophamus) dibranchis (Grube, 1877)							
ANN	Orbinidae	* Scoloplos madagascariensis (Fauvel, 1919)							
ANN	Owenidae	* Myriochele cf. picta (Southern, 1921)							
ANN	Owenidae	undet. Sp							
ANN	Paralacydoniidae	* Paralacydonia paradoxa (Fauvel, 1913)							
ANN	Phyllococidae	* Phyllococe malmgreni (Gravier, 1900)							
ANN	Pilargidae	* Ancistrosyllis parva (Day, 1963)							
ANN	Sabellidae	* Potamilla linguicollaris (Day, 1961)							
ANN	Serpulidae	* Ditrupa gracillima (Grube, 1878)							
ANN	Serpulidae	* Serpula vermicularis vermicularis (Linnaeus, 1767)							
ANN	Serpulidae	* Vermiliopsis babylonia (sp. nov.)							
ANN	Spionidae	* Aonides oxycephala (Sars, 1862)							
ANN	Spionidae	* Laonice cirrata (Sars, 1851)							
ANN	Spionidae	* Laonice quadridentata (Blake & Kudenov, 1978)							
ANN	Spionidae	* Malacoceros indicus (Fauvel, 1928)							
ANN	Spionidae	* Prionospio cf. pinnata (Ehlers, 1901)							
ANN	Spionidae	* Prionospio ehlersi (Fauvel, 1928)							
ANN	Spionidae	* Prionospio steenstrupi (Malmgren, 1867)							
ANN	Spionidae	* Spio pacifica (Blake & Kudenov, 1978)							
ANN	Syllidae	* Syllis (Typosyllis) variegata (Grube, 1860)							
ANN	Terebellidae	Melinna sp (Malmgren, 1866)							
ANN	Terebellidae	* Thelepus ehrembergi (Leuckart, 1849)							
ANN	Terebellidae	* Terrebellides stroemi (Sars, 1835)							
ANN	Trophiochaethidae	* Poecilochaetus serpens (Allen, 1904)							
CRU	Nannastacidae	Campilaspis sp (Sars, 1865)							
CRU	Portunidae	undet. Sp							
CRU	Processidae	Processa sp (Leach, 1815)							
CRU	Thalassinidae	Upogebia sp (Leach, 1814)							
CRU	Alpheidae	Alpheus sp (Fabricius, 1798)							
CRU	Ampeliscidae	Ampelisca sp (Kroyer, 1842)							
CRU	Anthuridae	Calathura sp (Nordman & Stebbing, 1886)							
CRU	Caprellidae	Phtisica sp (Slabber, 1749)							
CRU	Caridae	Ogyrides sp (Stebbing, 1914)							
CRU	Corophiidae	* Erichthonius brasiliensis (Dana, 1852)							
CRU	Corophiidae	Siphonocetes sp (Koyer, 1845)							
CRU	Goneplacidae	* Xenophthalmodes moebi (Richters, 1880)							
CRU	Hippidae	Albunea sp (Weber, 1795)							
CRU	Isaidae	* Photis cf. longicaudata (Bate & Westwood, 1862)							
CRU	Gammaridae	undet. sp							
CRU	Lysiosquillidae	Lysosquilla sp							

Annex 3 (continued)

Taxa	Family	Species	Stations						
			1	2	3	4	5	6	
BIV	Cardiidae	<i>Frigidocardium centumviratum</i> (Melvill & Standen, 1899)							
BIV	Cuspidaridae	<i>Pseudonearea thaumasya</i> (Sturany, 1902)							
BIV	Lucinidae	<i>Pillucina neglecta</i> (Habe, 1960)							
BIV	Modiolidae	<i>Amygdalum soyoae</i> (Habe, 1958)							
BIV	Cardiidae	<i>Microcardium</i> sp							
BIV	Poromyidae	<i>Poromya (tenuiconcha) soyoa</i> (Kira, 1952)							
BIV	Tellinidae	<i>Tellina</i> sp							
BIV	Veneridae	<i>Dosinia minor</i> (Deshaye, 1863)							
BIV	Veneridae	<i>Lioconcha philipinarum</i> (Hanley, 1844)							
BIV	Veneridae	<i>Timoclea concinna</i> (Viader, 1951)							
GAS	Actaeocinidae	<i>Cylichna collyra</i> (Melvill, 1906)							
GAS	Cerithiidae	<i>Cerithium</i> sp							
GAS	Nassaridae	<i>Cyllene concinna</i> (A.Adams, 1851)							
GAS	Nassaridae	<i>Nassarius novaehollandiae</i> (Reeve, 1845)							
GAS	Naticidae	<i>Naticarius</i> sp							
GAS	Terebridae	<i>Cancilla salisburyi</i> (Drivas & Jay, 1990)							
GAS	Terebridae	<i>Hastulla matheroniana</i> (Deshayes, 1859)							
GAS	Turritellidae	<i>Turitella auricincta</i> (Von Martens, 1875)							
CNI	Antipatharian	* <i>Antipathes</i> sp							
CNI	Actiniaria	undet. Sp							
CNI	Dendrophyllidae	<i>Heterocyathus aequicostatus</i> (Milne Edwards & Haime, 1848)							
CNI	Pennatulidae	* <i>Pennatula inflata</i> (Kükenthal, 1910)							
ECH	Amphiuridae	<i>Amphiura</i> sp							
ECH	Brissidae	* <i>Brissopsis luzonica</i> (Gray, 1851)							
ECH	Loveniidae	* <i>Lovenia elongata</i> (Gray, 1845)							
ECH	Goniasteridae	<i>Ogmaster capella</i> (Müller & Troschel, 1842)							
NEM	Anopla	<i>Baseodiscus</i> sp							
SCA	Siphonodentaliidae	<i>Polychides arnaudi</i> (Scarabino, 1995)							
SIP	Aspidosiphonidae	<i>Aspidosiphon (Aspidosiphon) mülleri</i> (Diesing, 1851)							
SIP	Golfingiidae	<i>Phascolion</i> sp. (Théel, 1875)							

3. ANALYSE SYSTEMATIQUE ET FONCTIONNELLE DE LA VARIABILITE SPATIALE DES COMMUNAUTES DE MACROFAUNE BENTHIQUE

3.1. Introduction

L'objectif de cette seconde partie est d'étendre l'analyse des communautés à tous les sites d'études (de St Paul à St Benoît), et plus précisément :

- de confirmer le schéma structurel qui régit l'organisation des communautés, établi précédemment sur la zone littorale de Bois Rouge ;
- de mettre en évidence l'existence de communautés spécifiques et, ou communes à chacun des sites étudiés, en fonction des facteurs de milieu. Cette analyse prend en considération l'environnement sédimentaire et les communautés de macrofaune associée.

Elle fait l'objet d'une publication actuellement en cours de rédaction².

3.2. Matériels et méthodes

3.2.1. Contexte géographique - Rappels

Quatre secteurs géographiques différents ont été échantillonnés en 1996 : Saint Paul (SP), La Possession (LP), Ste Marie (SM), Bois Rouge (BR), St André (SA) et un cinquième Beaufonds / St Benoît (BF) en 1998. Des données concernant 2 stations supplémentaires sur le site de BR ont également été incluses dans cette analyse. Ces 2 stations situées à -160 et -190 mètres permettent d'améliorer notre connaissance du milieu sédimentaire et de la structure des communautés inféodées à des zones profondes.

Au total, 5 secteurs d'étude répartis du nord-ouest à l'est de l'île, et couvrant l'essentiel des zones de substrats meubles non récifaux rencontrés à La Réunion, ont ainsi été définis dans cette analyse spatiale. Les différents éléments exposés sur les figures 6 et 18 sont repris et synthétisés sur la Figure 29. Sur les 32 stations échantillonnées, 29 stations étaient situées entre -20 et -120 mètres, et 3 entre -140 et -190 mètres.

² **Publication 2:** « Soft-bottom macrobenthic communities in Reunion Island (Southwest Indian Ocean): Is it possible to identify spatial patterns due to environment variables at a regional scale ? » par Bigot L., Gaertner J.C., Grémare A. , Amouroux J.M.

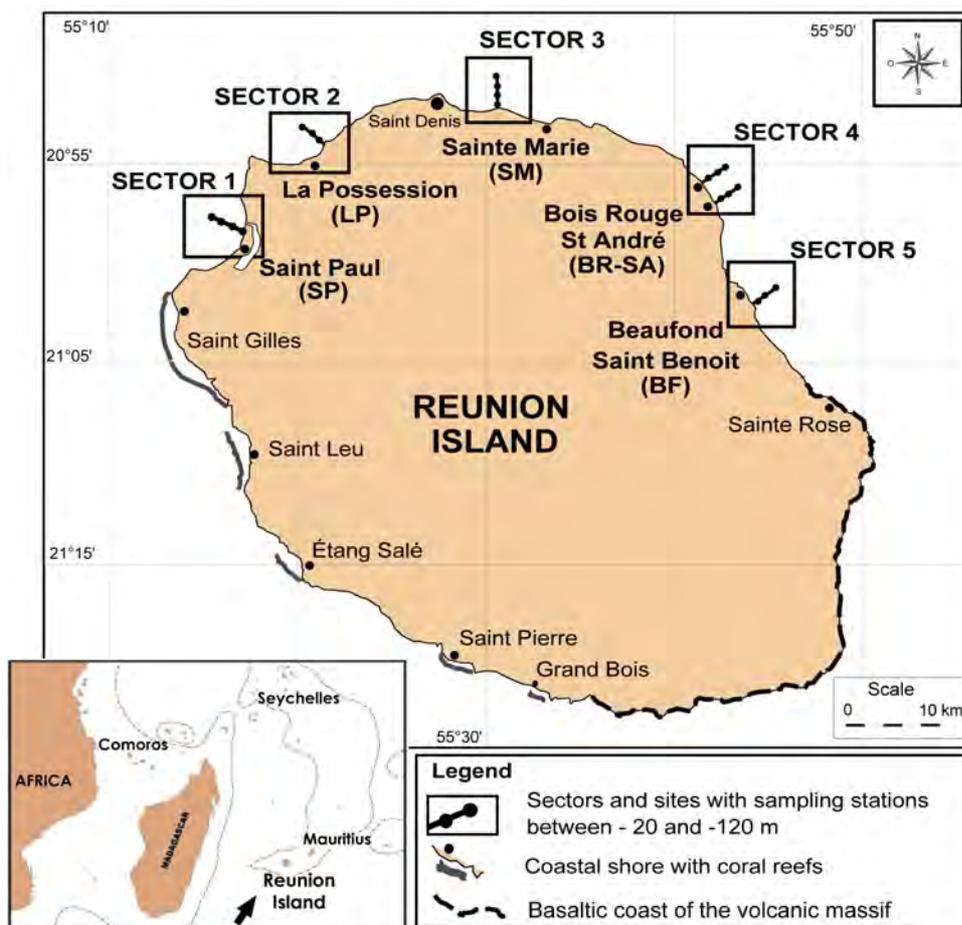


Figure 29: Localisation géographique des secteurs et des sites étudiés lors de l'analyse spatiale. Les stations d'échantillonnages sont situées le long d'un gradient bathymétrique entre -20 et -190 mètres de profondeur.

3.2.2. Traitements des prélèvements

Les prélèvements ont été effectués à la benne Van Veen 0.1 m². Sur chacune des stations, 3 répliquats ont été collectés. Au total, 96 prélèvements ont été effectués pour l'analyse de la macrofaune et 31 pour l'analyse du sédiment. Le macrobenthos a été tamisé sur 1 mm de vide de maille et fixé dans un mélange d'eau de mer et de formaldéhyde à 5 %. Il a été identifié en laboratoire au plus bas niveau taxonomique possible, puis dénombré. Les biomasses ont été calculées et exprimées en poids sec (AFDW). Les sédiments ont fait l'objet d'une analyse granulométrique et ont été classés en suivant l'échelle de Wentworth (1922). Le taux de fractions fines inférieures à 63 µm a été déterminé après séchage et tamisage d'une aliquote de sédiment. La Matière Organique Totale (MOT) a été déterminée par calcination à 450 ° C pendant 5 h, et le Carbone Organique Total (COT) en utilisant une

méthode d'oxydation à l'acide suflochromique (Anne, 1945). Le détail de ces différents modes opératoires est présenté dans le chapitre I.

3.2.3. *Analyse des données*

Les outils de traitement de données utilisés dans ce chapitre sont de type univariés et multivariés. Les analyses univariées s'appuient sur des tests paramétriques (ANOVA à un ou deux facteurs contrôlés pour les données faunistiques) et non paramétriques (tests de Kolmogorov-Smirnov et de Kruskal-Wallis pour les données granulométriques).

Différents indices ont été utilisés : l'indice de diversité H' de Shannon-Weaver (1949) ; les indices de diversité taxonomiques (Δ et Δ^*) (Clarke et Warwick, 1994 ; Warwick et Clarke, 1998; Clarke et Warwick, 2001, Ellingsen, 2002).

Des ANOVA ont été utilisées pour tester la significativité des variations spatiales des communautés. Les critères de normalité de distribution, et notamment l'homogénéité des variances ont été vérifiés *à priori* grâce à un test de Levene. Lorsque cette homogénéité des variances n'était pas respectée, les données ont été transformées en $\log(x)$ pour les abondances et les biomasses. Lorsque des différences significatives entre les groupes d'échantillons ont été mises en évidence, la détection des sources de variations préalablement testées, est effectuée *à posteriori* à l'aide d'un test de comparaison multiple de Tukey.

Un test non paramétrique de rang de Kruskal-Wallis, a été utilisé pour tester les différences observées entre les taux de MOT et de COT des sédiments. La majorité des tests ont été réalisés à l'aide du logiciel SPSS (version 7.5.2F, 1997).

Les analyses multivariées mises en oeuvre dans le cadre de ce chapitre sont :

- (1) le NMDS (Shepard, 1962 ; Kruskal, 1978 ; Field et al., 1982 ; Clarke et Warwick, 1994),
- (2) l'ACP (Hotelling, 1933 ; Gower, 1966),
- (3) l'AFC interclasse (Dolédec et Chessel, 1990),
- (4) l'ACC (Ter Braak, 1986; Lebreton et al., 1988 ; Palmer, 1993).

Les différents outils mentionnés ci-dessus ont pour la plupart fait l'objet d'une description théorique détaillée dans le chapitre I.

Plus spécifiquement, les AFC interclasse effectuées dans le cadre de l'analyse spatiale reposent sur le choix des facteurs de discrimination suivants :

- La répartition géographique en 6 sites (SP, LP, SM, BR, SA et BF),
- La bathymétrie, décomposée en 5 niveaux (-20 ; -50 ; -80 ; -100 ; -120 m). Afin d'homogénéiser l'AFC interclasse, les données faunistiques correspondant aux niveaux bathymétriques inférieurs (-140 à -190 m) uniquement disponibles sur BR n'ont pas été pris en considération dans l'analyse.

Conformément aux procédures techniques de mise en œuvre de l'Analyse Canonique des Correspondances (chapitre II), la méthodologie relative au choix préalable des variables (biologiques et explicatives) intervenant dans l'analyse est fondamentale, avant d'effectuer la régression multiple entre les matrices (Ter Braak, 1986 ; Ter Braak, 1988 ; Poore et Mobley, 1980). Dans le cadre de ce travail, cette méthodologie repose sur les éléments suivants :

- La sélection des variables explicatives (environnementales) non redondantes. Des variables fortement corrélées peuvent générer, le cas échéant, un bruit de fond important lors de l'analyse et être à l'origine d'une interprétation incorrecte de l'ACC comme cela est souligné par McCune (1997).
- La sélection des variables faunistiques (dépendantes) susceptibles de répondre au mieux aux fluctuations des variables environnementales. Afin d'optimiser l'analyse, les singletons ont été exclus du tableau de données conformément à l'usage dans la majorité des travaux d'ordination spatio-temporelle (Turner et al., 1995 ; Oug, 1998; Ysebaert et Herman, 2002).

3.3. Résultats

3.3.1. *Étude de l'environnement sédimentaire*

L'analyse du milieu sédimentaire a été réalisée sur 31 stations réparties sur les 5 secteurs géographiques et les 6 sites analysés lors de l'étude spatiale (Figure 29, Annexe 4).

a) Granulométrie et contenu organique

Une première approche spatiale de la granulométrie par niveau bathymétrique croissant (Figure 30) a mis en évidence une disparité des composantes sédimentaires selon les secteurs :

- Les **zones littorales** (-20 m) sont caractérisées par une dominance de sables très fins ou de sables fins, par des taux de pélites ($< 63 \mu\text{m}$) de l'ordre de 20 à 30 % et des concentrations en matière organique de 0.16 à 1 %. Une station située sur le secteur SA présente en revanche une proportion élevée d'éléments plus grossiers. Ceci est lié à l'hydrodynamisme qui caractérise ces secteurs très exposés de La Réunion. Ces secteurs sont soumis à un lessivage très important et rapide, vers les zones plus profondes et présentent donc une certaine instabilité sédimentaire. Les secteurs SP et LP sont caractérisés par des sédiments plus stables, même s'ils sont soumis à l'incidence des houles cycloniques (SP et LP) et australes (SP).
- Les **zones intermédiaires** (-50 et -80 m) présentent des composantes sédimentaires homogènes d'un secteur à l'autre, ce qui souligne le caractère plus stable de ces niveaux. Elles forment ainsi des habitats de transition entre les zones littorales et des zones plus profondes dont les caractéristiques sont plus proches de sédiments sablo-vaseux (taux moyen de pélites de 28 à 46 %).
- Les **zones profondes** (\geq à -100 m) présentent deux types de profils sédimentaires en fonction des secteurs étudiés:
 - La majorité des stations profondes présente un profil caractéristique des zones à forte dominance de fractions sédimentaires fines et très fines (taux de pélites $< 63 \mu\text{m}$ de 36 à plus de 56 %) qui traduit une très forte stabilité sédimentaire et une action prépondérante de la sédimentation des éléments les plus fins provenant des horizons sus-jacents (cas de BR, SA, BF).
 - Les stations situées entre -100 et -120 mètres de profondeur dans les secteurs SP, LP et SM ont des profils atypiques, où les sables grossiers et très grossiers sont prépondérants, en association avec des taux de pélites importants (classiques à ces profondeurs).
 - Cette spécificité sédimentaire a également été notée lors des suivis temporels effectués sur le site de BR, dans la zone des -120 m située face au complexe industriel. Elle est alors liée à la présence localisée de « quais rocheux basaltiques profonds » (cf. figures 13 et 14, chapitre I) dont la présence est connue des pêcheurs locaux.

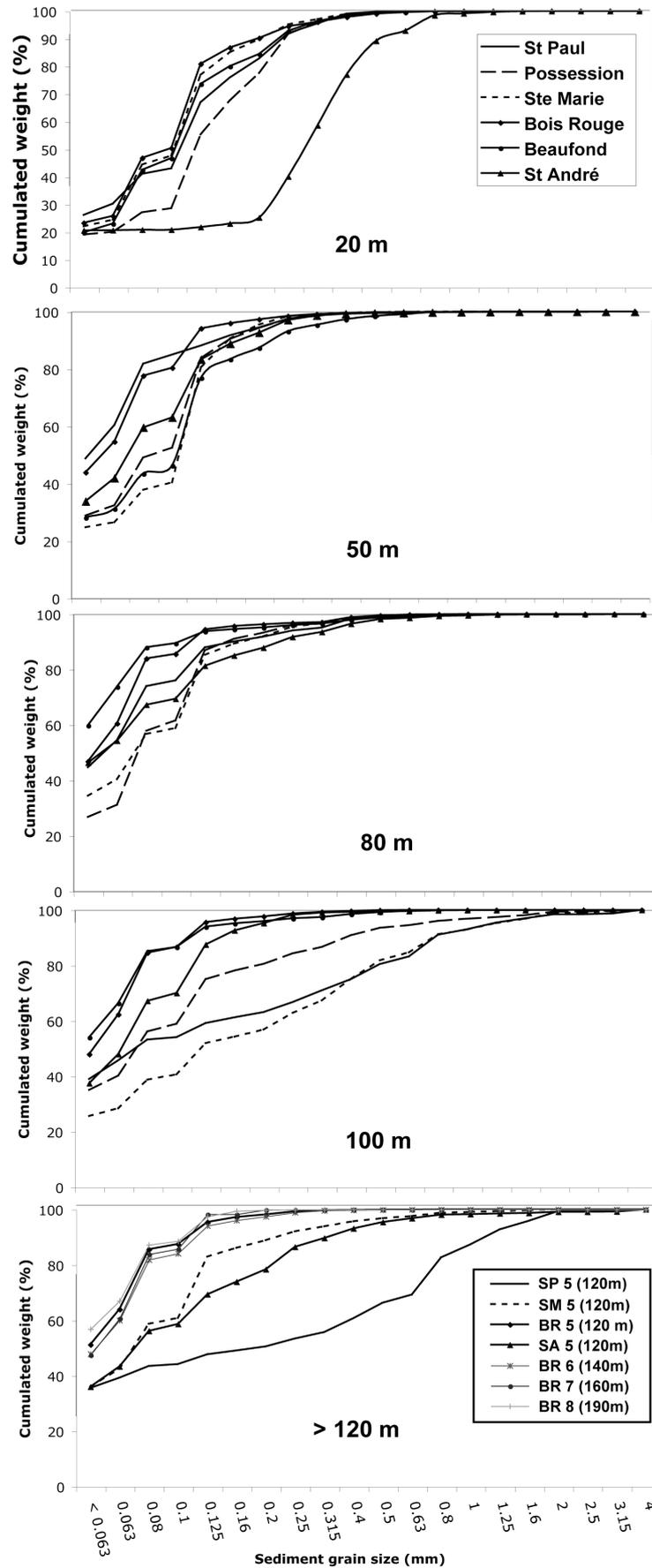


Figure 30 : Granulométrie des sédiments - courbes de fréquences cumulées par fractions granulométriques par profondeur et par sites échantillonnés.

- Cette discontinuité topographique et géomorphologique semble en revanche prépondérante dans le nord et le nord-ouest de l'île comme le montrent les analyses granulométriques des sites de SP, LP et SM. Elle est confirmée vers les -120 m à LP et SM, où il n'a pas été possible de réaliser les prélèvements faunistiques représentatifs à la benne Van Veen (prélèvement incomplet formé par des fragments rocheux et de la macrofaune fixée).

Les valeurs de MOT et de COT sont assez faibles (de 0.16 à 4.60 % pour la MOT et de 0.18 à 1.35 % pour le COT). Pour ces deux paramètres, il n'existe pas de différence significative entre les secteurs, à niveau bathymétrique équivalent (Tableau 5).

Tableau 5: Résultats des tests de Kruskal Wallis relatifs à la comparaison du contenu organique moyen par niveau bathymétrique (NS : Non Significatif, N = nombre d'échantillons).

	20 m	50 m	80 m	100 m	120 m
MOT (en %)	n= 13 ; p= 0.119 NS	N=9 ; p=0.202 NS	N=8 ; p=0.349 NS	N=7 ; p=0.350 NS	N=5 ; p=0.406 NS
COT (en %)	N=13 ; p=0.060 NS	N=9 ; p=0.276 NS	N=8 ; p=0.254 NS	N=6 ; p=0.416 NS	N=4 ; p=0.392 NS

b) Ordination spatiale des stations

La caractérisation spatiale des stations du point de vue de leurs composantes sédimentaires a été réalisée à l'aide d'une Analyse en Composantes Principales basée sur les variables quantitatives TOM, TOC, et sur l'ensemble des fractions granulométriques (Figure 31, Annexe 4).

La première composante qui représente 39,4 % de la variance totale met en évidence la spécificité des stations profondes des secteurs nord-ouest et nord de l'île (groupe SP 4, SM4, LP 4, SP 5) et la station littorale SA 1. En ce sens, elle traduit l'originalité sédimentaire de ces stations qui sont toutes caractérisées par l'importance des fractions granulométriques intermédiaires (sables Grossiers et sables Très Grossiers), et ceci pour des raisons différentes :

- Les stations profondes sont situées à proximité directe d'affleurements rocheux qui génèrent des fractions sédimentaires spécifiques via des phénomènes d'altération.
- La station littorale SA est soumise à un très fort hydrodynamisme, et au lessivage sélectif des matériaux les plus fins sous l'action de la houle et des courants littoraux.

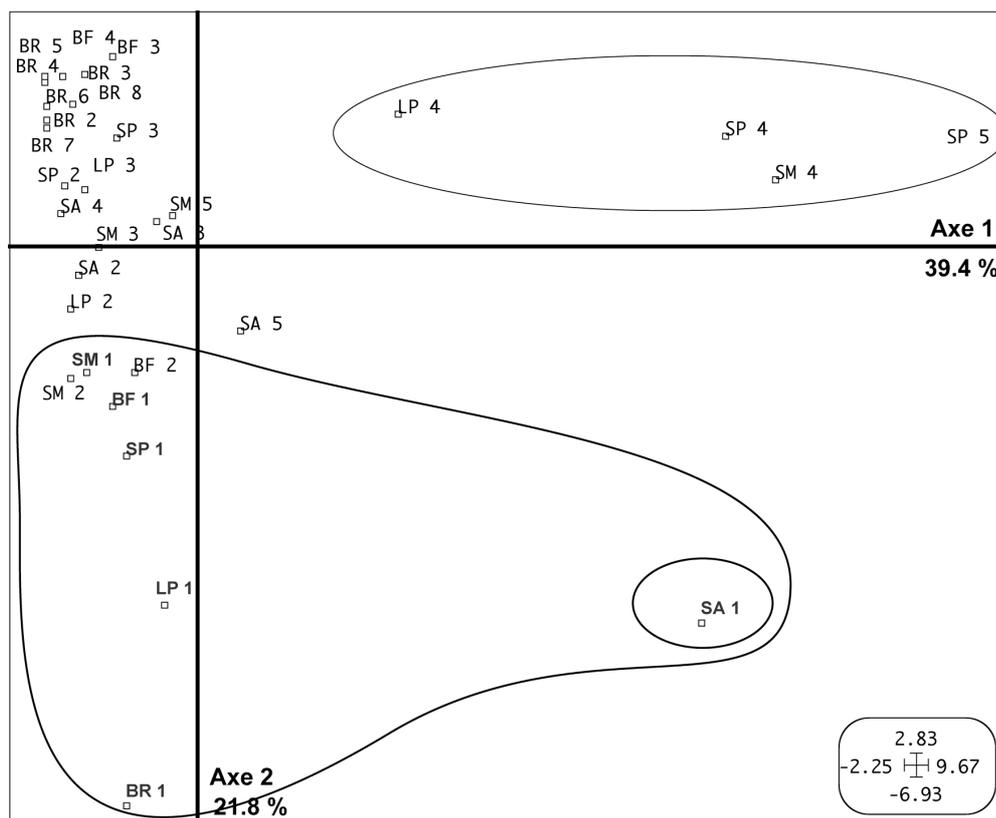


Figure 31: Analyse en Composantes Principales sur la totalité des variables sédimentaires des 32 stations. Les stations associées aux sites (2 lettres) sont référencées de la manière suivante: 1 pour 20 m ; 2 pour 50 m ; 3 pour 80 m ; 4 pour 100 m ; 5 pour 120 m ; 6 pour 140 m ; 7 et 8 pour 160 et 190 m.

La seconde composante qui représente 21.8 % de la variance totale est typiquement un axe « bathymétrique » qui oppose les stations littorales aux stations les plus profondes :

- Les stations littorales toutes zones confondues (groupe BF 1, SM 1, LP 1, BR 1, BF 2, SM 2) ont une contribution élevée sur l'axe 2. Elles s'opposent aux stations les plus profondes (contribution positive), le long d'un gradient bathymétrique net.
- Les stations situées entre -80 et -100 m (SP 2, SA 2, LP 2, LP 3, SA 3, SM 3) sont caractérisées par une contribution moyenne sur l'axe 2, et occupent une position intermédiaire sur cet axe bathymétrique. Elles constituent un groupe relativement homogène préférentiellement caractérisé par la dominance d'éléments fins.
- Les stations les plus profondes (> à 100m) sont caractérisées par une prédominance de fractions granulométriques fines et les taux de MOT les plus importants, même s'il restent relativement faibles (de 3 à 6 %).

3.3.2. Caractéristiques générales des communautés par secteur géographique

a) Caractérisation globale

Un total de 7724 individus appartenant à 195 espèces a été collecté. Les annélides polychètes sont majoritaires sur tous les sites étudiés (Figure 32) et représentent entre 36 % (SM) et 55 % (SA) des taxons répertoriés.

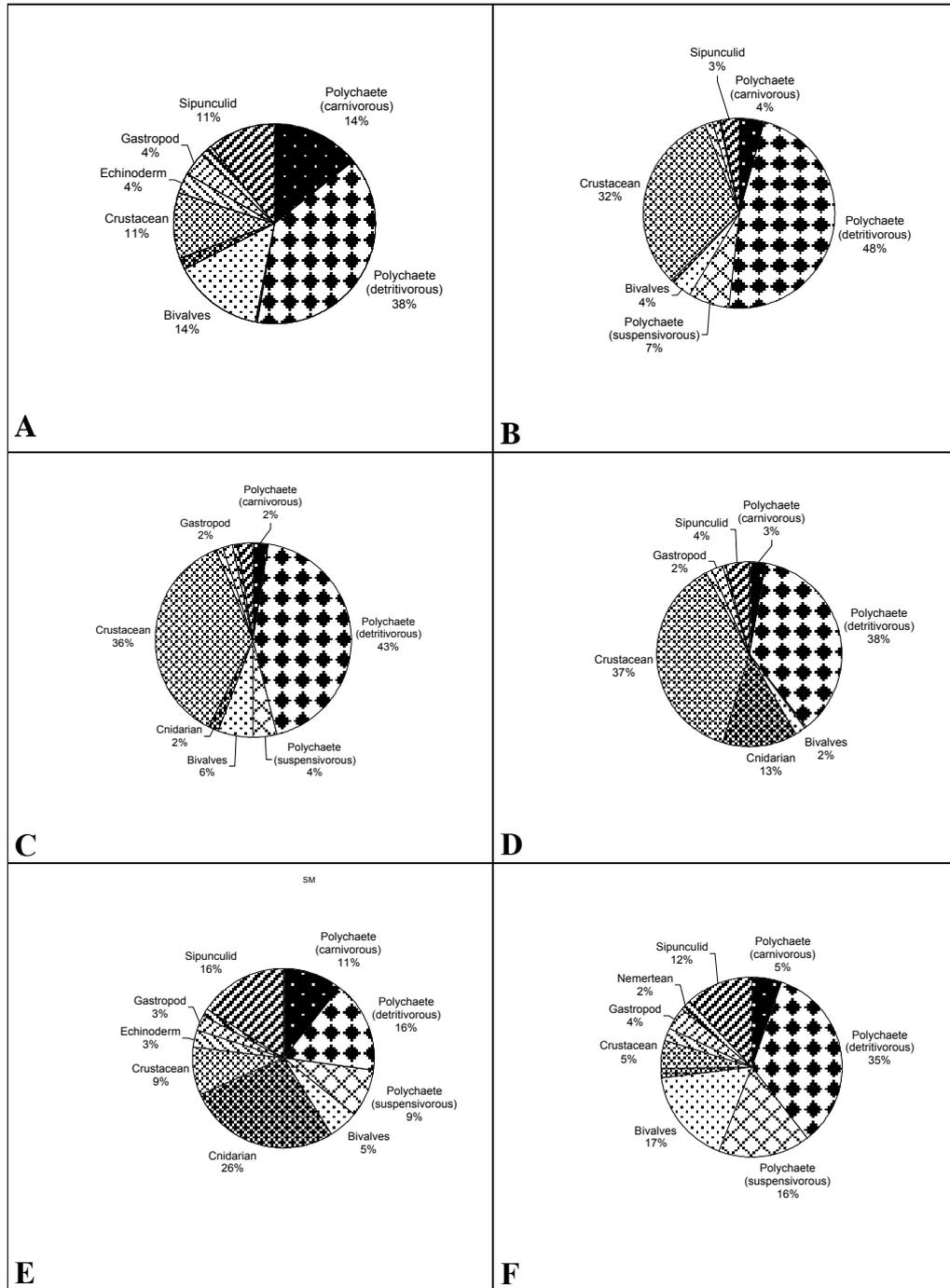


Figure 32 : Répartition des principaux taxons et des régimes alimentaires des annélides polychètes à chacun des sites étudiés (A: Beaufonds ; B: Saint André ; C: Bois Rouge ; D: La Possession ; E: Sainte Marie ; F: St Paul).

Une première originalité est l'abondance des crustacés, qui sont représentés essentiellement par des amphipodes aux sites BR (36 %), SA (32 %) et LP (37 %). L'analyse détaillée des espèces impliquées montre qu'il s'agit majoritairement de Corophiidae (*Siphonocetes sp*, *Erichthonius spp*) qui sont connus pour pulluler de manière ponctuelle en fonction de certaines conditions de milieu. Enfin, on notera la forte représentation des cnidaires aux sites SM (26 %) et LP (13 %), et celle de mollusques bivalves à SP (17 %), ce qui semble constituer une originalité faunistique dans l'organisation taxonomique globale par rapport aux autres sites.

Les principaux résultats relatifs à la diversité, à l'abondance et à la biomasse globale par site, et par station, sont présentés dans le Tableau 6.

Tableau 6: Variations spatiales de la richesse spécifique, de l'abondance moyenne \pm SD, de la biomasse moyenne \pm SD, de la diversité (H') et de la diversité taxonomique inter individus Δ^* sur toutes les stations. *: Valeurs mesurées sur les 2 stations échantillonnées en 2003 à BR.

Sectors	Stations	depth (m)	Species richness	Abundance (ind. m ⁻²) \pm SD	Biomass (mg.m ⁻²) \pm SD	Diversity (H' loge)	Taxonomic Distinctness (Delta*)
6 (Beaufonds) BF	BF 1	20	20	133.3 \pm 15.3	217.8 \pm 215.4	2.73	85.81
	BF 2	50	21	153.3 \pm 35.1	2361.1 \pm 2492.0	2.83	94.72
	BF 3	80	30	406.6 \pm 338.2	769.2 \pm 727.1	2.79	90.88
	BF 4	100	37	606.6 \pm 316.2	1299.8 \pm 816.5	3.05	85.00
	BF 5	120	28	373.3 \pm 255	588 \pm 705.5	2.79	81.41
4 (St André) SA	BR 1	20	50	3866.6 \pm 428.6	2591.9 \pm 2933.3	1.77	89.84
	BR 2	50	29	426.6 \pm 271.5	787.0 \pm 834.1	2.69	90.39
	BR 3	80	44	716.6 \pm 532.9	528.2 \pm 377.1	2.73	85.88
	BR 4	100	42	1143.3 \pm 141.5	1813.9 \pm 2711.5	2.16	60.86
	BR 5	120	33	570 \pm 240.2	2306.8 \pm 3126.8	2.92	79.61
	BR 6	140	25	423.3 \pm 128.9	226.5 \pm 38.9	2.52	70.65
	BR 7 (*)	160	32	320 \pm 173.4	632.8 \pm 473.9	2.79	60.20
	BR 8 (*)	190	25	170 \pm 45.8	326.6 \pm 243.1	1.53	74.96
5 (Bois Rouge) BR	SA 1	20	5	23.3 \pm 23.0	109.7 \pm 143.9	1.55	92.98
	SA 2	50	60	4450 \pm 2776.6	2961.1 \pm 2457.2	1.89	86.78
	SA 3	80	43	446.6 \pm 155.3	713.4 \pm 965.3	3.30	82.12
	SA 4	100	21	240 \pm 166.4	73.3 \pm 14.0	2.53	86.37
	SA 5	120	22	310 \pm 127.6	1377.9 \pm 1413.1	2.79	89.01
2 (Possession) LP	LP 1	20	18	310 \pm 115.3	2889.4 \pm 75.4	2.23	96.54
	LP 2	50	36	4243.3 \pm 1240.2	17339.3 \pm 12581.2	1.97	89.33
	LP 3	80	34	756.6 \pm 120.1	3234.6 \pm 499.7	2.22	94.34
	LP 4	100	57	503.3 \pm 285.3	860.9 \pm 442.8	3.61	82.70
3 (Ste Marie) SM	SM 1	20	20	333.3 \pm 173.8	16520.3 \pm 7402.9	1.88	97.82
	SM 2	50	21	576.6 \pm 60.2	27530 \pm 13755.5	1.89	97.28
	SM 3	80	43	513.3 \pm 75.7	4565.2 \pm 3096.9	3.18	88.80
	SM 4	100	40	373.3 \pm 251.4	869.9 \pm 683.0	3.01	75.72
	SM 5	120	23	153.3 \pm 41.6	674.6 \pm 504.8	2.97	80.57
1 (St Paul) SP	SP 1	20	13	363.3 \pm 205.5	19226.1 \pm 9686.0	1.53	64.11
	SP 2	50	37	1046.6 \pm 639.5	4620.1 \pm 2603.0	1.71	74.49
	SP 3	80	43	560 \pm 120	1922.3 \pm 2257.0	3.16	83.21
	SP 4	100	19	176.6 \pm 126.6	116.6 \pm 80.7	2.54	91.65
	SP 5	120	23	303.3 \pm 55.0	145.9 \pm 67.2	2.22	86.91

La richesse spécifique augmente progressivement avec la profondeur sur tous les sites, à l'exception de BR où un nombre élevé d'espèces est noté dès -20 m. Ceci est essentiellement dû à une modification progressive de la structure des communautés

littorales, liée à l'enrichissement organique et terrigène qui caractérise ce secteur perturbé par les rejets littoraux du complexe industriel. Cette dynamique a fait l'objet d'une analyse spécifique qui sera présentée en détail dans le chapitre suivant. La richesse spécifique augmente progressivement avec la profondeur et atteint des valeurs maximales entre 50 et 100 mètres de profondeur selon les stations. Elle semble en revanche toujours diminuer au-delà de la zone des 100 m.

L'abondance totale varie de 23.3 ± 23 à 4450 ± 2776 ind.m⁻². Les valeurs diffèrent significativement selon les sites et les niveaux bathymétriques considérés (ANOVA à 2 facteurs contrôlés, $p=0.016$ et $p=0.002$, respectivement pour les facteurs « sites » et « profondeur » avec une interaction très significative entre les deux facteurs, $p<0.001$).

- Les zones littorales (-20 m) présentent des abondances qui varient considérablement d'un site à l'autre (de 23 à 3866 ind.m⁻²). Les différences les plus importantes sont enregistrées entre les 2 secteurs nord-ouest (SP et LP) et le secteur est (BR et SA). Le site de BR se caractérise par un niveau d'abondance élevé pour une zone littorale probablement liée à l'amorce d'une perturbation environnementale associée aux rejets littoraux.
- La zone des -50 m présente également des valeurs très différentes d'un secteur à l'autre (de 153 à 4450 ind.m⁻²) sans que des sites particuliers ne puissent pour autant être identifiés les uns par rapport aux autres.
- La zone des -80 m ne montre par contre pas de différence marquée entre les abondances moyennes par site.
- La zone des -100 m présente à nouveau des différences significatives des abondances moyennes par site, ce qui n'est pas le cas à -120 m.

Les biomasses moyennes varient de 0.073 ± 0.014 à plus de 27.53 ± 13.75 gPSSC.m⁻² selon les sites étudiés. Elles sont significativement affectées par les facteurs « sites et profondeur » (ANOVA à 2 facteurs contrôlés $p<0.001$ dans les deux cas, avec une interaction significative $p<0.001$). De manière générale, il existe de très fortes disparités des biomasses moyennes à -20 m et -50 m, et des disparités moindres à -80 m et -100 m. Ces disparités proviennent essentiellement de différences entre le secteur nord-ouest et les secteurs nord-est et est. En revanche, les zones profondes (> à -120 m) ne semblent pas présenter de différences marquées. Les plus fortes valeurs (de l'ordre de 17 gPSSC.m⁻²) ont été mesurées entre -20 et -80 mètres de profondeur sur les secteurs nord-ouest (SP et LP) et

nord (SM). Les biomasses sont globalement plus faibles sur les secteurs nord-est (BR et SA) et est (BF) (de l'ordre de 2.9 gPSSC.m⁻²). Les très fortes biomasses des secteurs nord et nord-ouest sont directement liées à la présence de quelques espèces à forte valeur pondérale comme des cnidaires (*Heterocyathus aequicostatus*) pour LP et SM, ou bien des mollusques Veneridae (*Lioconcha philipinarum*, *Dosinia minor*, *Callista costata*) pour SP.

L'indice de Shannon suit globalement la même tendance et atteint des valeurs maximales (2.92 à 3.61) aux environs de -80 à -100 m, selon les sites. Sa valeur moyenne ne semble pas présenter de différence significative d'un secteur à l'autre (ANOVA à un facteur contrôlé, p= 0.668).

Les valeurs moyennes de la diversité taxonomique inter individus (Δ^*) ne semblent pas significativement différer entre sites (ANOVA à 1 facteur contrôlé, p = 0.088). De manière générale, ceci suggère que les différentes espèces recensées appartiennent à des groupes taxonomiques très différents, ce qui constitue un indice de stabilité de l'écosystème benthique (Clarke et Warwick, 2001). Des valeurs inférieures à 70 ont toutefois été mesurées sur les zones profondes de BR et sur les zones littorales de SP. Ces communautés profondes sont dominées par des polychètes Spionidae (*Prionospio spp*), et sur SP par des bivalves appartenant à la famille des Veneridae (*Lioconcha philipinarum*, *Dosinia minor*, *Callista costacallista*).

b) Courbes ABC par secteur

Les courbes ABC et le calcul de la statistique W qui leur est associée ont été réalisés par secteur géographique (Figure 33). Cet outil est généralement utilisé pour mettre en évidence l'effet de pollution organique sur les communautés (Warwick, 1986 ; Dauer, 1993 ; Clarke et Warwick, 1994), je l'utilise ici pour tester l'existence d'un éventuel « effet perturbation » susceptible d'interagir avec la structuration « naturelle » des communautés benthiques. Les résultats mettent en évidence plusieurs éléments :

- Globalement, sur 4 des 5 secteurs étudiés (SP, LP, SM, BF), l'organisation des courbes d'abondance et de biomasse et les valeurs de W supérieures à 0.2 reflète des schémas standard de milieu non perturbé, au sens de Clarke et Warwick (1994),

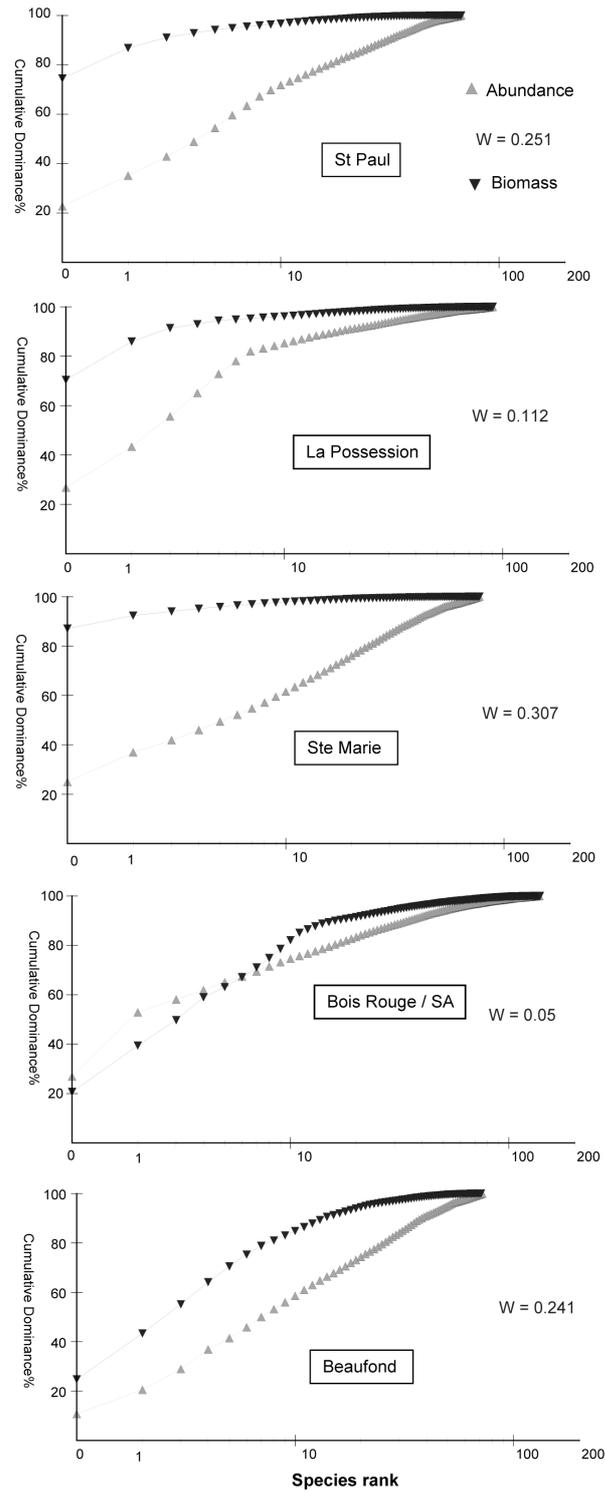


Figure 33: Courbes ABC et valeurs de la statistique W associée pour chaque secteur d'étude.

- Sur le secteur nord-est de Bois Rouge / St André, le chevauchement des courbes et les valeurs de « W statistic » proches de 0 laissent supposer une amorce de perturbation des communautés. Elle correspond effectivement à une dynamique de perturbation progressive de la macrofaune du secteur littoral de BR, observée entre

1996 et 2003. Cette situation environnementale est présentée et discutée en détail dans le chapitre IV.

- Enfin sur les secteurs « non perturbés », on note une différence de profil des courbes de biomasses entre les secteurs nord-ouest (SP et LP) et nord (SM) et le secteur est (BR, SA et BF):
 - Sur les sites SP, LP et SM, moins de 5 espèces représentent plus de 80 % de la biomasse globale, sans pour autant que cela soit associé à une perte de diversité. Ceci correspond à l'établissement d'un schéma structurel spécifique à chacun de ces sites. Pour SP, ce schéma est lié à l'abondance de mollusques Veneridae de grande taille, rencontrés principalement en zone littorale. Pour LP et SM, il est lié à l'abondance de coraux solitaires (*Heterocyathus aequicostatus*) associés à des sipunculiens (*Aspidosiphon müelleri*) qui représentent des biomasses importantes (plus de 17 g.m⁻² sur les secteurs mentionnés ci-dessus).
 - Sur le site BF, ce ratio est beaucoup plus équilibré, et 80 % de la biomasse est représentée par une vingtaine d'espèces de grande taille.

3.3.3. Variabilité de la structure des communautés

Les données brutes relatives à la matrice faunistique initiale sont présentées en Annexe 2. Le choix d'une analyse simultanée de la structure spatiale des communautés, en abondance, et en biomasse a été privilégié, afin de disposer de deux approches complémentaires des variations faunistiques.

a) Variabilité inter-site

Approche exploratoire :

La première approche basée sur l'utilisation du NMDS met en évidence un « effet profondeur » sur les stations les plus littorales (SA1, BF1, SM1, SP1, LP1), aussi bien en abondance qu'en biomasse. En revanche, cet effet ne semble pas prédominant pour les autres stations (Figure 34).

Un test ANOSIM à 2 facteurs contrôlés a néanmoins mis en évidence des différences significatives entre sites d'une part, et profondeurs d'autre part ($p = 0.001$ dans les deux cas). Ceci suggère que le NMDS utilisé dans le contexte exploratoire de cette analyse spatiale ne constituait pas nécessairement l'outil le plus approprié pour analyser ces différences.

Approche finale:

Une nouvelle analyse spatiale basée sur un outil différent (AFC interclasse) a donc été mise en œuvre.

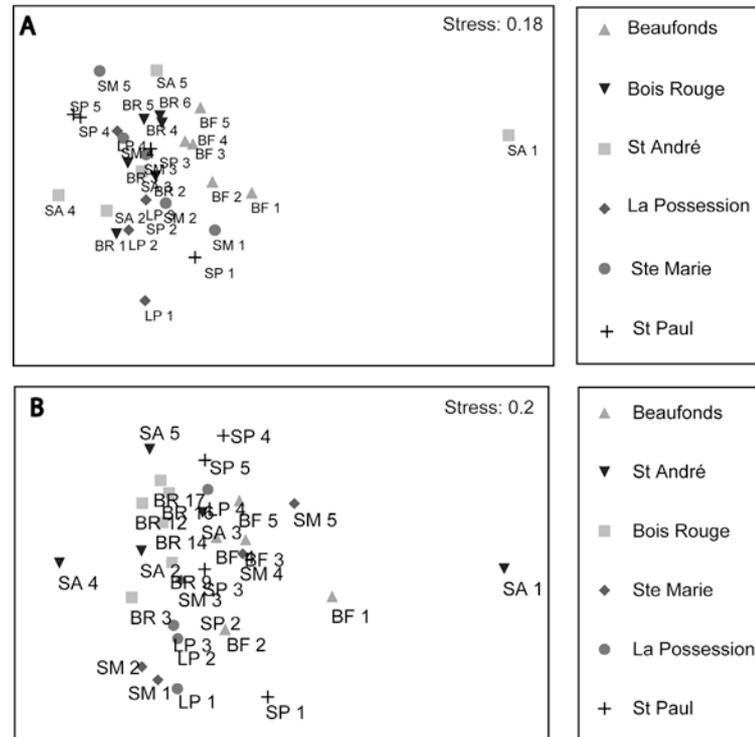


Figure 34: NMDS effectué sur les données d'abondance (A), et sur les données de biomasses (B) après transformation racine carrée.

Les AFC interclasses ont été successivement effectuées en cherchant à discriminer d'une part, l'importance du facteur « site », et d'autre part le facteur « bathymétrie » sur l'ordination spatiale des stations et des espèces qu'elles abritent. Elles prennent respectivement en considération les matrices faunistiques en abondance puis en biomasse.

L'AFC interclasse effectuée sur les données d'abondance (figure 35 A) discrimine nettement :

- Le secteur est de l'île (BF) sur l'axe 1 (30.9 % de la variance totale), qui présente un cortège faunistique abritant des espèces assez originales (figure 35 B) en plus des espèces communes trouvées sur tous les sites,
- Le secteur nord-est de BR-SA qui apparaît comme très homogène d'un point de vue de la structure des communautés (axe 2 ; 25.1 % de la variance totale),
- Les secteurs nord et nord-ouest (LP, SP, SM) qui forment un ensemble relativement homogène sur l'axe 2.

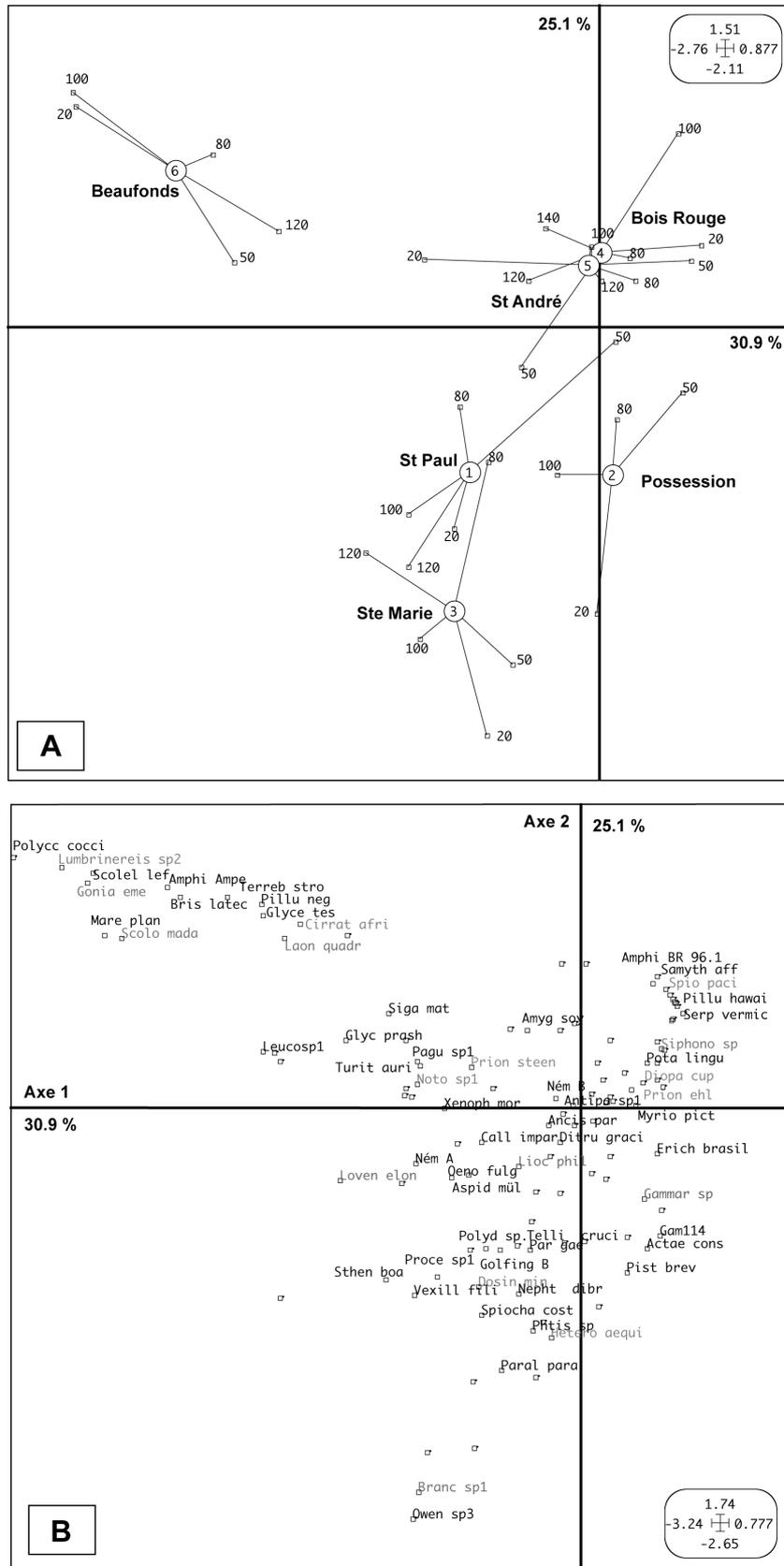


Figure 35: AFC inter classe (COA) effectuée sur les données d'ABONDANCE et utilisant le facteur discriminant "SITES". La projection des stations autour de leur centre de gravité (les sites) est visualisée en (A). La projection des espèces à fortes contributions relatives par rapport à ces sites, est visualisée en (B). La liste complète des espèces associées aux AFC (représentées par 4 lettres pour les noms de Genre / Espèce) est fournie en annexe 5.

L'analyse effectuée sur les données de biomasse (figure 36 C) confirme la discrimination est, nord-est / nord, nord-ouest, mais apporte des informations supplémentaires, notamment :

- une affinité assez importante des communautés de macrofaune situées sur les secteurs est de l'île (axe 1, 31.5 % de la variance totale), BF n'occupant plus la position excentrée qui était la sienne dans l'analyse basée sur les abondances ;
- les secteurs nord et nord-ouest qui présentent toujours l'homogénéité communautaire mise en évidence précédemment (cf. projection sur l'axe 2), se caractérisent par la spécificité du site SP qui résulte largement de la composition faunistique de ses deux stations littorales (SP1 et SP2).

Pour faciliter le travail d'interprétation, seules les espèces présentant les contributions relatives les plus fortes sur les axes factoriels ont été représentées (espèces en gras). La représentation des espèces traduit comment s'établit leur profil de distribution. Du point de vue de l'autécologie des espèces associées à ces ordinations spatiales (Figure 36 D), il ressort de cette analyse que certaines espèces sont plus représentatives de certains secteurs :

- le site SP se caractérise par la présence de mollusques bivalves (*Lioconcha philipinarum*, *Tellina sp*, *Dosinia minor*, *Callista costacallista*) et de polychètes carnivores (*Lepidonotus purpureus*, *Pareulepsis gaeyi*) qui présentent des contributions absolues élevées sur les 3 premiers axes ;
- les secteurs LP et de SM se caractérisent par une nette dominance de coraux solitaires (*Heterocyathus aequicostatus*) associés à des sipunculien (*Aspidosiphon mülleri*) ainsi que par des oursins irréguliers (*Lovenia elongata*). La communauté de ces secteurs est également marquée par une représentation importante de polychètes (*Spio pacifica* ; *Sthenelais boa* ; *Nephtys dibranchis* ; *Spiochaetopterus costarum*) et des amphipodes (*Siphonoecetes sp* ; *Erichthonius sp* ; *Gammaropsis sp*, *Phtisica sp*).
- Les sites BR et SA se caractérisent par un cortège d'espèces assez communes, où les formes détritivores sont bien représentées. Les polychètes y sont majoritaires et sont représentées par de nombreux Spionidae (*Prionospio ehlersi*, *Prionospio steenstrupi*, *Laonice quadridentata*), des Capitellidae (*Notomastus spp*, *Dasybranchus caducus*), des Ampharetidae (*Samytha spp*, *Ampharete spp*) et des Eunicidae (*Diopatra cuprea*, *Lumbrineris spp*). On note aussi la présence d'espèces plus originales comme des bivalves détritivores (*Amygdalus soyae*, *Poromya sp*) ou des antipathaires (*Antipathes sp*) vivant en zone profonde.

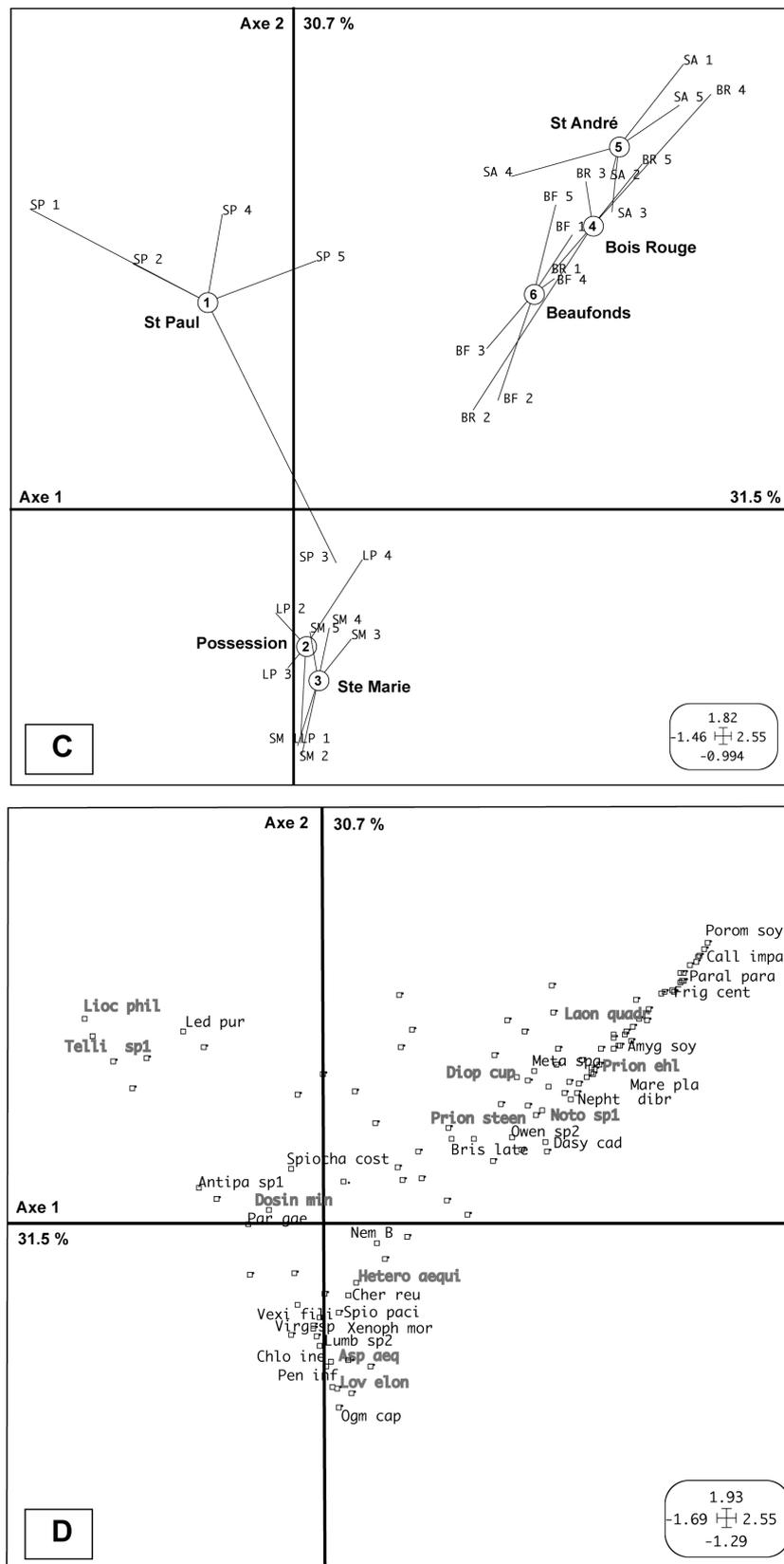


Figure 36: AFC inter classe (COA) effectuée sur les données de biomasse et utilisant le facteur discriminant “sites”. La projection des stations autour de leur centre de gravité (les sites) est visualisée en (A). La projection des espèces à fortes contributions relatives par rapport à ces sites, est visualisée en (B). La liste complète des espèces associées aux AFC (représentées par 4 lettres pour les noms de Genre / Espèce) est fournie en annexe 5.

- Le site BF se caractérise également par les espèces communes rencontrées à BR et SA. Il s'en démarque néanmoins par la présence de certaines autres espèces de polychètes détritivores (*Terebellides stroemi* ; *Polycirrus sp* ; *Scolelepsis sp*), des Glyceridae (*Glycera tessellata* ; *Goniada emerita*), et des échinodermes tels que *Brissus latecarinatus*, *Maretia planulata*.

b) Variabilité en fonction de la profondeur

Quel que soit le secteur géographique concerné, la distribution spatiale de la macrofaune se fait le long d'un gradient bathymétrique (figure 37) depuis la zone littorale des -20 m aux zones les plus profondes (< à -120 m). La zone -100 m se démarque clairement du gradient général (axe 2), probablement du fait de la présence d'affleurements rocheux, et de peuplements qui leurs sont inféodés (cf. § 3.3.1).

- L'AFC montre par ailleurs que les zones les moins profondes (-20 m) présentent de fortes affinités avec la zone intermédiaire des -50 m.
- En revanche, la zone intermédiaire des -80 m est distincte des précédentes et abrite un cortège faunistique spécifique,
- Enfin, les zones profondes (-100 m et plus) constituent un ensemble homogène sur le premier axe factoriel. L'analyse met cependant également en évidence l'existence de spécificités au niveau des zones profondes, qui semblent présenter des cortèges faunistiques légèrement différents entre 100 et 120 m de profondeur (axe 2), surtout lié à 2 stations (LP 4 et BR 4).

Cette structuration globale des communautés de macrofaune en fonction de la profondeur est mise en évidence pour la première fois à la Réunion, même si elle a été évoquée sur un des secteurs de l'île à l'aide d'indices faunistiques synthétiques (H', richesse spécifique, abondance moyenne) (Bigot et al., 2006).

D'un point de vue faunistique, les espèces déterminantes présentant les contributions absolues et relatives les plus élevées à l'AFC interclasse, sont généralement identiques pour les analyses effectuées par site et par profondeur (figure 36 D) :

- les coraux solitaires (*Heterocyathus aequicostatus*) qui constituent une des composantes majeures des sites de LP et SM sont principalement inféodés aux zones littorales comprises entre -20 et -50 m, où des valeurs d'abondance et de biomasse élevées ont été rapportées ;

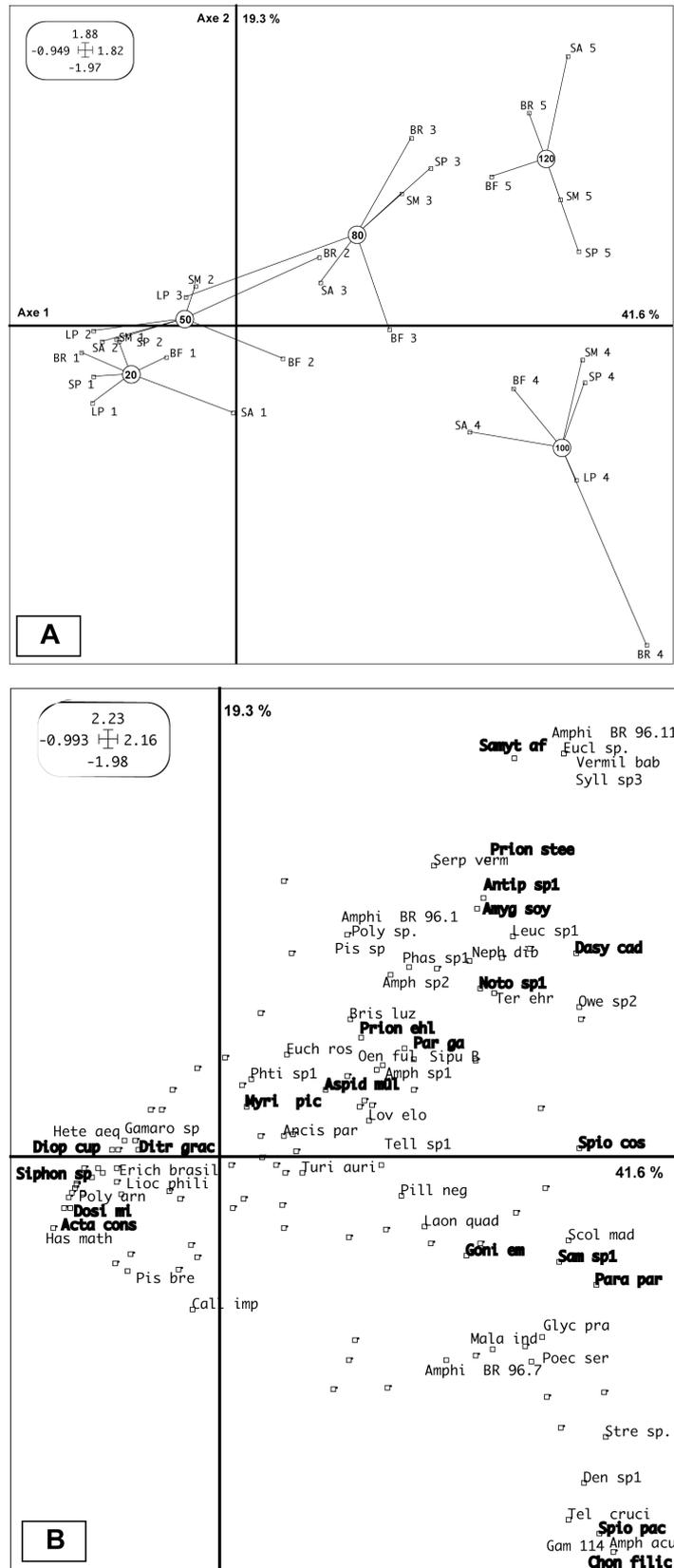


Figure 37: AFC inter classe (COA) effectuée sur les données d’abondance et utilisant le facteur discriminant “profondeur” (20 ; 50 ; 80 ; 100 ; 120 m). La projection des stations autour de leur centre de gravité (les profondeurs) est visualisée en (A). La projection des espèces à fortes contributions relative (en gras) par rapport à ces profondeurs, est visualisée en (B). La liste des espèces associées aux AFC est fournie en annexe 5.

- la présence d'amphipodes appartenant principalement à la famille des Corophiidae (*Siphonocetes sp.*, *Erichthonius spp.*) et des Isaidae (*Gammaropsis sp.*) qui forment des pullulations épisodiques (SA, LP), est également caractéristique des zones de hauts niveaux ;
- les faciès à mollusques Veneridae (*Lioconcha philipinarum*, *Dosinia minor*, *Callista costacallista*) caractéristiques de la baie de St Paul sont également inféodés à ces zones de hauts niveaux compris entre -20 et -50 m de profondeur. De même, de nombreux gastéropodes carnivores (*Actaeocina smithii*, *Hastula matheroniana*, *Natica spp.*), ainsi que des polychètes suspensivores (*Diopatra cuprea*) sont associés aux sables fins trouvés dans la zone des -20 m. En milieu subtidal, cette zone est souvent caractérisée par des conditions de fort hydrodynamisme, et abrite majoritairement des espèces carnivores ou nécrophages ;
- la zone des -80 m de profondeur abrite essentiellement des espèces détritivores, notamment de nombreux polychètes. Plusieurs espèces d'Owenidae (*Myriochele sp.*), de Spionidae (*Prionospio ehlersi*) et de Paraonidae (*Paraonis gracilis*) y sont notamment recensées. D'autres taxons dominés par des détritivores de surface comme des échinodermes (*Lovenia elongata*, *Brissopsis luzonica*, *Amphiura spp.*), des sipunculien (*Aspidosiphon spp.*) ou des mollusques (*Turitella auricincta*, *Tellina sp.*), semblent également inféodés à ces zones marquées par un envasement important. Ce cortège faunistique est complété par des espèces carnivores (*Oenone fulgida*, *Ancistrosyllis parva*) qui entretiennent des liens trophiques avec les détritivores mentionnés ci-dessus ;
- les zones les plus profondes (< à -100 m), sont caractérisées par une nette dominance de formes détritivores. Les polychètes sont majoritairement représentées par un Spionidae de grande taille (*Prionospio steenstrupi*) que l'on trouve préférentiellement dans la zone des -100 m, ainsi que par des Capitellidae (*Notamastus spp.* ; *Dasybranchus caducus*) et des Ampharetidae (*Samytha sp.*). D'autres organismes inhabituellement trouvés à ces profondeurs complètent ce peuplement original comme des bivalves détritivores (*Amygdalus soyoae*, *Tellina crucigera*) ou des antipathaires (*Anthipates sp.*) fichés dans les fonds vaseux.

D'autres espèces détritivores semblent coloniser préférentiellement les zones plus profondes (-120 m). Il s'agit majoritairement de polychètes Spionidae (*Spio pacifica*, *Malacoceros indicus*), d'Ampharetidae (*Ampharete acutifrons*), d'Orbinidae (*Scoloplos madagascariensis*) ou de Trochiochaetidae (*Poecilochaetus serpens*). De

manière similaire à ce qui a été observé sur la zone des -80 m, on observe entre -100 et -120 m de profondeur des espèces prédatrices, notamment des polychètes Nephthyidae (*Nephtys dibranchis*), des Syllidae (*Syllis spp*), mais également des Glyceridae (*Glycera prashadi*, *Goniada emerita*), qui là encore, complètent le cortège des espèces détritivores dont elles se nourrissent.

3.3.4. *Étude des interactions entre facteurs du milieu et communautés benthiques*

Indépendamment de leurs valeurs descriptives spécifiques du milieu physique, les différentes variables liées au milieu sédimentaire sont couramment utilisées dans le cadre des analyses faunistiques comme des variables explicatives. Elles constituent alors des variables déterminantes utilisées dans les analyses d'ordination comme les ACC ou dans les analyses similaires comme la procédure « BIO-ENV » (Clarke & Ainsworth , 1993). Le choix des variables à utiliser dans l'ACC concerne d'une part, les espèces, et d'autre part les variables explicatives les plus pertinentes et / ou les plus représentatives de l'état du milieu.

a) Pré-sélection des variables

Les variables explicatives utilisées dans le cadre de notre analyse sont susceptibles de présenter des degrés de corrélation qu'il est fondamental de déterminer pour éviter notamment les redondances. Un des moyens possibles consiste alors à calculer un indice synthétique comme le Tm (Taille granulométrique moyenne). Les résultats relatifs à ce paramètre ne montrent que très peu de variations d'une station à l'autre, ou d'un secteur géographique à un autre (annexe 4). Ce paramètre est donc peu discriminant au regard des fluctuations spatiales susceptibles d'exister au niveau de la macrofaune. En conséquence, j'ai pris en compte les valeurs de **toutes** les fractions granulométriques (annexe 4). Le cercle de corrélation ainsi obtenu est présenté en figure 38.

Sur cette base, j'ai représenté les données granulométriques à partir de l'utilisation de 4 classes granulométriques correspondant aux 4 types sédimentaires principaux de la classification de Wentworth, à savoir :

- (1) Les vases (< 63 μm),
- (2) Les sables fins et très fins (> 63 et < 200 μm),
- (3) Les sables moyens (> 250 μm et < 400 μm),
- (4) Les sables grossiers et très grossiers ainsi que les granules (> 500 μm).

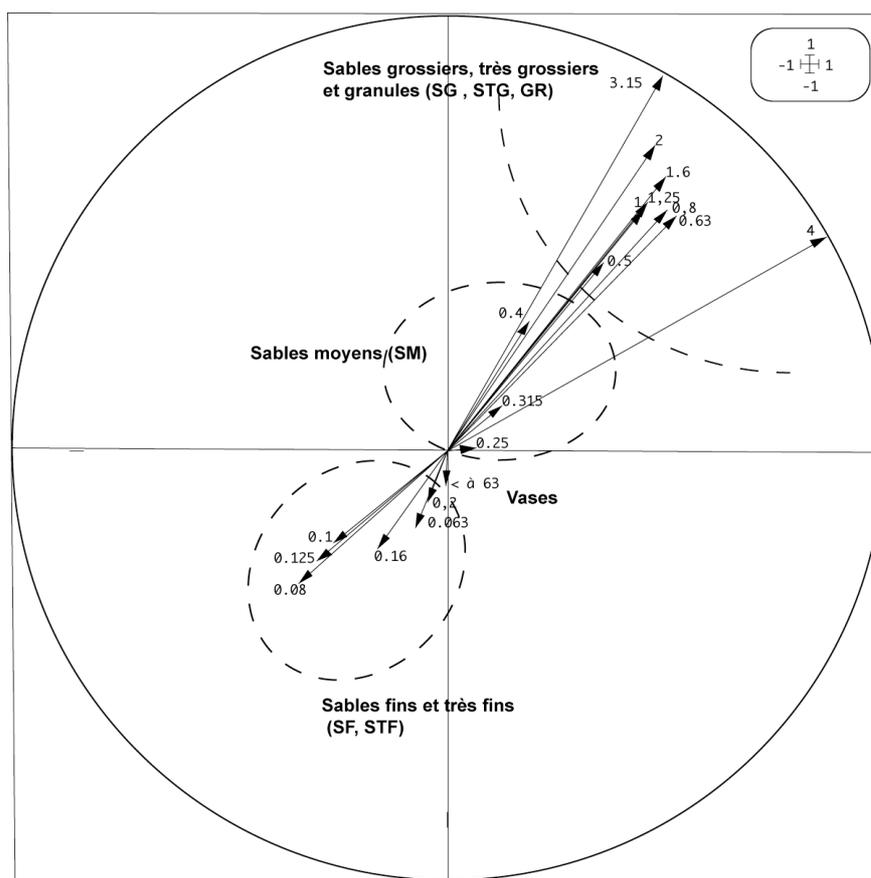


Figure 38 : Cercle des corrélations des fractions granulométriques de l'ensemble des stations utilisées lors de l'analyse spatiale. Les valeurs correspondent à la taille des fractions granulométriques de moins de 63 µm à 4 mm.

Choix des variables explicatives définitives :

Une démarche identique à la précédente est mise en œuvre sur toutes les variables explicatives : (1) la profondeur, (2) le contenu organique (MOT et COT), (3) les fractions granulométriques. Le cercle des corrélations de ces variables et leurs corrélations sont présentées en figure 39.

Cette méthode d'approche permet d'optimiser les futurs résultats de l'ACC en ne cherchant pas à prendre en compte toutes les variables explicatives, mais seulement celles qui ne sont pas redondantes. Les résultats montrent :

- (1) la très forte corrélation entre les variables « Profondeur », et « taux de pélites » (< 63 µm) ($r = 0.692^{**}$) ;
- (2) les corrélations, par contre très moyennes, qui relient « profondeur - Corg » d'une part ($r = 0.192$), « MO - Corg » d'autre part ($r = 0.452^*$) ;

- (3) le positionnement spécifique de la fraction la plus grossière (sables grossiers et granules) qui est relativement bien corrélée aux sables moyens ($r = 0.519^{**}$), et inversement corrélée aux sables fins et très fins ($r = -0.767^{**}$).

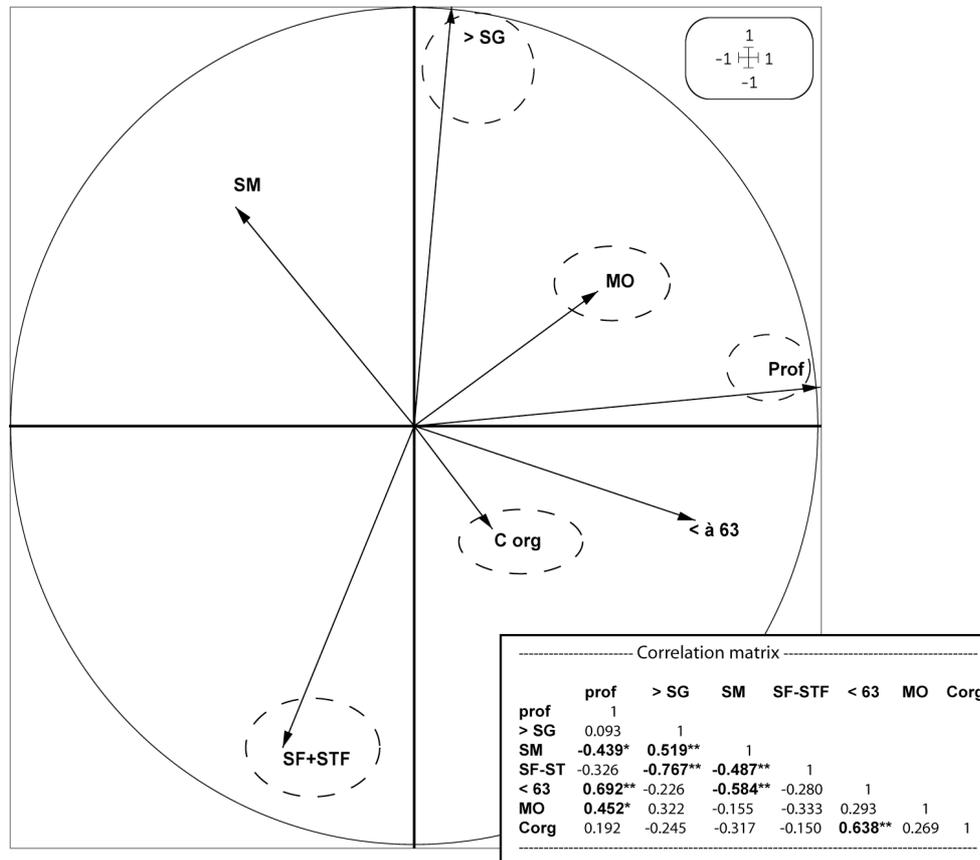


Figure 39: Cercle et matrice de corrélations entre les différentes variables explicatives. Les corrélations significatives sont en gras (*seuil de 5% ; **seuil de 1%). Les variables dans les cercles sont celles sélectionnées pour l'ACC.

Sur la base des considérations précédentes, le choix final des variables instrumentales à utiliser dans l'ACC est le suivant (figure 39) :

- la variable «**Profondeur** » qui présente un poids relatif élevé sur les 2 axes de l'analyse, et qui est connue pour être une variable majeure dans la structuration des communautés ;
- la variable «**Sables Grossiers** » qui prend en considération les éléments sédimentaires les plus grossiers ;
- la variable «**Sables Fins - Sables Très Fins** », qui est inversement corrélée à la précédente ;

- une des 2 variables d'enrichissement organique : le « **Corg** », qui présente des corrélations modérées avec la profondeur, mais constitue une composante essentielle du fonctionnement des écosystèmes benthiques.

Choix des variables dépendantes (faune) :

D'un point de vue méthodologique, les espèces présentant les effectifs les plus faibles ont été exclus de l'analyse. La matrice faunistique d'abondance finale comporte ainsi 176 espèces réparties sur 32 stations (3 réplicats par station) et 5 secteurs géographiques.

b) Analyse Canonique des Correspondances (ACC)

L'analyse montre que les 4 premiers axes représentent respectivement 40.6 % pour l'axe 1, 24.9 % pour l'axe 2, 18.9 % pour l'axe 3 et 16 % sur l'axe 4 (Figure 40).

Plus de 65 % de la variance expliquée se distribue sur les 2 premiers axes de l'analyse, ce qui est considérable. La décomposition de l'inertie sur chacun des axes de l'ACC montre que les quatre variables environnementales expliquent **20.09 %** des variations faunistiques. 20 % de la structuration spatiale des peuplements macrobenthiques est donc expliquée par les variables environnementales « profondeur », « Carbone organique », « sables fins », « fractions grossières ». C'est une valeur moyenne qui s'accompagne d'une forte variation selon les espèces considérées. Un test de permutation permet de montrer que ce pourcentage, bien que modéré, est significatif ($p = 0015$).

Ceci conduit à poursuivre l'analyse et à visualiser graphiquement l'ordination des espèces vis-à-vis des variables explicatives, et d'analyser le pourcentage d'inertie relatif à chacune des espèces.

On projette sur cette analyse, les espèces qui contribuent le plus aux variations expliquées par le modèle de régression linéaire, notamment celles qui présentent un pourcentage d'inertie supérieur à la moyenne (20 %) (Tableau 7).

On propose ainsi de regrouper un certain nombre d'espèces sur la base des connaissances bionomiques et d'une de leur principale caractéristique fonctionnelle (caractéristique trophique) (Figure 40).

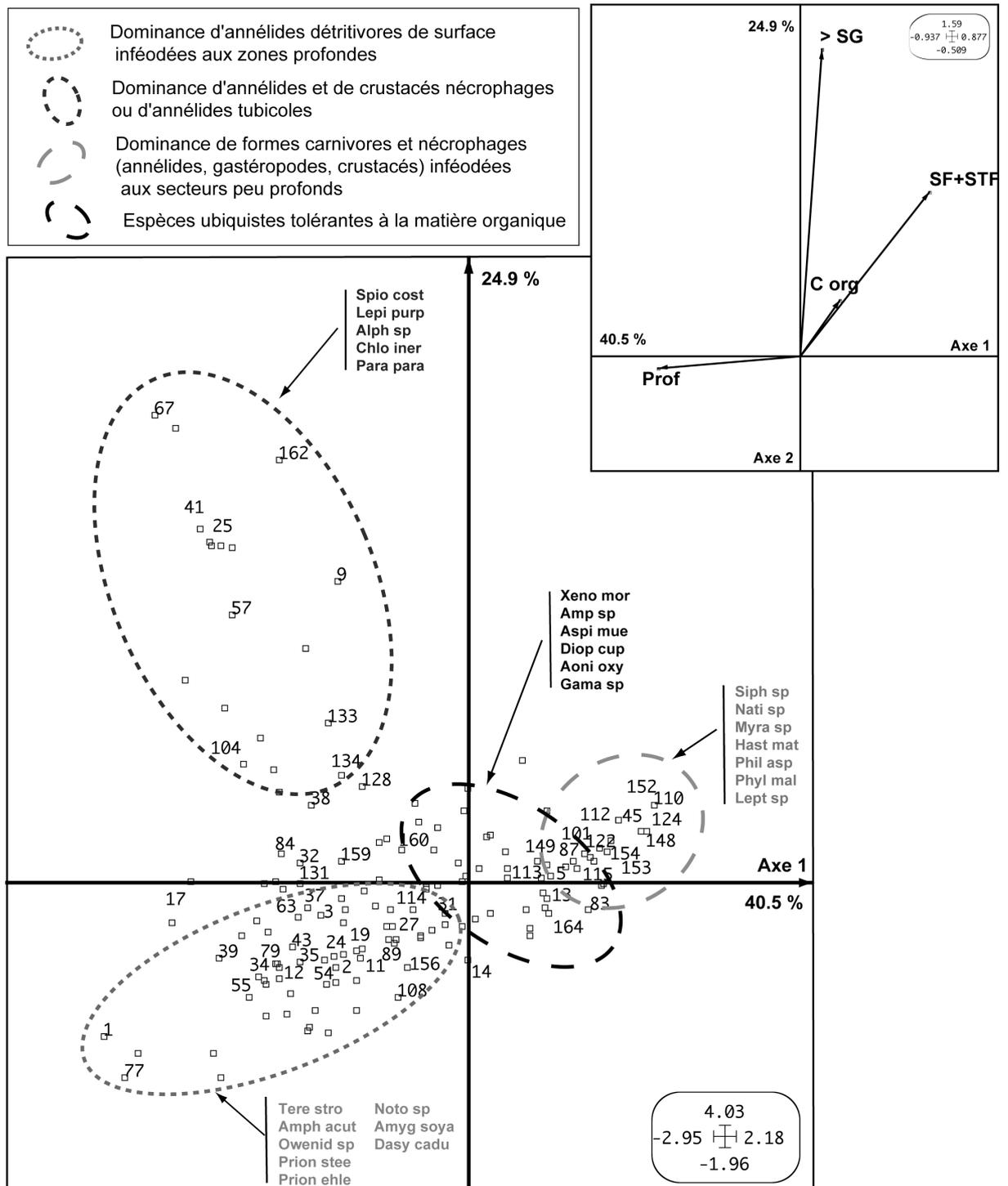


Figure 40: Diagrammes de l'Analyse Canonique des Correspondances (ACC) relatifs aux données faunistiques d'abondance et projection des variables instrumentales. Les principales espèces ayant une inertie supérieure à l'inertie moyenne de l'ACC (20.09 %) sont indiquées et répertoriées par 8 lettres, 4 pour le genre et 4 pour l'espèce. Le nom complet de ces espèces et leurs pourcentages d'inertie sont fournis dans le Tableau 7.

Tableau 7: Liste des principales espèces de l'ACC présentant les pourcentages d'inertie les plus élevés (à gauche) et les plus bas (à droite) vis-à-vis des 4 variables instrumentales « profondeur, sables grossiers, sables fins et très fins, Carbone organique ». Le numéro des espèces (N°) correspond à celui de l'ACC.

Espèces présentant des variances > à l'inertie moyenne (20.09 %)			Espèces présentant des variances faibles (< à 5 %)		
Espèces	N°	% variance expliquée	Espèces	N°	% variance expliquée
<i>Spiochaetopterus costarum</i>	67	78.5	<i>Branchiomma</i> sp1	7	3.1
<i>Goniada emerita</i>	19	75.5	<i>Chloeia fusca</i>	8	2.6
<i>Samytha</i> sp1	57	67.2	<i>Pista brevibranchia</i>	46	3.9
<i>Laonice quadridentata</i>	24	63.7	<i>Pista</i> sp indet.	47	6.9
<i>Scoloplos madagascariensis</i>	63	60.5	<i>Polycirrus</i> cf. <i>coccineus</i>	49	0.8
<i>Lepidonotus</i> cf. <i>purpureus</i>	25	59.6	<i>Potamilla linguicollaris</i>	52	2.7
<i>Leptochelia</i> sp2	122	56.0	<i>Prionospio</i> cf. <i>queenslandica</i>	53	5.6
<i>Tellina asperina</i>	93	54.4	<i>Sabella fusca</i>	56	2.6
<i>Pillucina neglecta</i>	89	52.8	<i>Scolecopsis viridis</i>	62	3.8
<i>Siphonocetes</i> sp	112	51.5	<i>Serpula vermicularis</i>	64	4.2
<i>Aonides oxycephala</i>	5	46.0	<i>Sigalion mathildae</i>	65	4.0
<i>Amphiura</i> sp1	134	45.3	<i>Sthenelais boa</i>	68	1.2
<i>Prionospio steenstrupi</i>	55	45.0	<i>Syllis spongicola</i>	71	4.8
<i>Notomastus</i> sp1	34	43.1	<i>Syllis</i> sp2	74	2.2
<i>Paralacydonia paradoxa</i>	41	39.8	<i>Syllis</i> sp3	75	5.0
<i>Xenopthalmodes morsei</i>	133	37.8	<i>Vermiliopsis babylonica</i>	78	5.0
<i>Alpheus</i> sp	104	36.7	<i>Frigidocardium centumviratum</i>	84	3.1
<i>Hastulla matheroniana</i>	148	35.2	<i>Albunea</i> sp1	103	3.2
<i>Némertien</i> indet	159	35.1	<i>Calathura</i> sp1	118	5.2
<i>Ditrupa gracillima</i>	14	34.0	<i>Echinodiscus bisperforatus</i>	139	3.8
<i>Mitra</i> sp1	149	32.8	<i>Actaeocina conspicua</i>	143	3.9
<i>Diopatra cuprea</i>	13	32.6	<i>Vexillum filistriatum</i>	157	3.4
<i>Philine aperta</i>	153	32.3			
<i>Myra</i> sp1	124	32.2			
<i>Natica</i> sp1	152	32.2			
<i>Ampharete</i> cf. <i>acutifrons</i>	1	31.8			
<i>Ampharete</i> sp.	2	29.1			
<i>Amphicteis gunneri</i>	3	24.4			
<i>Amygdalum soyoae</i>	79	30.3			
<i>Oenone fulgida</i>	37	27.7			
<i>Prionospio ehlersi</i>	54	27.7			
<i>Erichthonius</i> sp	115	26.7			
<i>Gammaropsis</i> sp	113	25.4			
<i>Dasybranchus caducus</i>	12	25.0			
<i>Terrebellides stroemi</i>	77	23.9			
<i>Turitella auricincta</i>	156	22.9			
<i>Glycera prashadi</i>	17	22.6			
<i>Heterocyathus aequicostatus</i>	101	22.6			
<i>Chloeia inermis</i>	9	22.4			
<i>Aspidosiphon mülleri</i>	160	20.7			

Les principaux résultats de cette analyse sont les suivants:

- l'incidence de la variable « profondeur » est caractérisée par un vecteur assez important sur l'axe 1 et explique donc une part importante des variations faunistiques. Dans le cadre de notre analyse, elle se confond avec la variable « taux de fines » (pélites) qui lui est étroitement corrélée et qui a été volontairement enlevé de l'analyse. Les principales espèces associées à cette composante sont majoritairement des organismes détritivores et notamment des annélides polychètes (*Spionidae*, *Ampharetidae*, *Capitellidae*), inféodées préférentiellement aux zones profondes ;
- la composante « Sables Grossiers » constitue également un paramètre important de l'ACC, notamment sur le second axe factoriel. Elle est associée à une majorité

d'espèces caractéristiques présentant un régime alimentaire de type nécrophage (annélides, crustacés Alpheidae), ou de polychètes tubicoles (Chaetopteridae) qui utilisent la fraction sableuse grossière des sédiments pour fabriquer leur tube ;

- la composante « Sables Fins et Très Fins » est également associée à une part importante des variations faunistiques sur les 2 axes de l'analyse. Elle s'oppose d'ailleurs à la composante profondeur, ce qui nous permet d'identifier un ensemble d'espèces présentant des affinités avec cette fraction sédimentaire spécifique. Il est caractérisé là aussi par une dominance d'organismes carnivores, aussi bien nécrophages que prédateurs, notamment des gastéropdes, des crustacés et quelques polychètes. Ces espèces sont principalement rencontrées dans les secteurs de hauts niveaux ;
- la variable « Carbone organique » semble avoir une contribution spécifique nettement moins prépondérante sur la macrofaune (premier axe factoriel) comparativement aux autres variables. Dans le contexte d'analyse d'un milieu non perturbé, elle ne semble pas constituer une composante discriminant particulièrement les espèces benthiques. Cependant, il est intéressant de noter que les organismes qui lui sont associés préférentiellement, sont des espèces assez ubiquistes et tolérantes à la présence de matière organique (sipunculien ; polychètes détritivores telle que *Diopatra cuprea* ou *Aonides oxycephala* ; amphipodes tels que des Ampeliscidae; décapodes brachyours tels que *Xenophthalmodes morsei*).

Par ailleurs, la mise en œuvre d'une ACC (non présentée) considérant la MO à la place du Corg (corrélation élevée) dans la matrice de variables explicatives ne modifie quasiment pas la distribution des espèces vis-à-vis des variables de milieu. Les variables environnementales choisies expliquent alors 19.5 % des fluctuations faunistiques, et sont aussi significatives sur la base d'un test de permutation ($p = 0.027$). Les principaux résultats décrits précédemment restent identiques dans cette configuration d'analyse.

- La valeur des 20 % de variance expliquée par les variables explicatives est élevée pour une ACC, ce qui prouve la pertinence de ces variables dans notre contexte. Cependant une part importante des variations faunistiques (80 %) reste donc expliquée par d'autres facteurs non pris en compte dans l'ACC, et qui sont encore difficiles à identifier.

Enfin, la mise en œuvre d'une ACC, basée sur les mêmes variables instrumentales que celles qui sont décrites ci-dessus, mais sur les données faunistiques en biomasse a également été réalisée. Elle montre que le pourcentage de variance faunistique expliquée par les variables instrumentales est faible (13.8 %) et non significatif ($p = 0.294$). Une analyse plus détaillée de l'incidence des facteurs de milieu sur la biomasse ne semble donc pas pertinente.

3.4. Discussion

3.4.1. *Le milieu sédimentaire*

L'analyse du milieu sédimentaire nous a permis de caractériser la typologie des habitats de substrats meubles non récifaux que l'on rencontre à La Réunion entre 20 et 190 mètres de profondeur. Une des bases majeures de l'étude sédimentaire est l'utilisation des fractions granulométriques à part entière. Elle rend notre analyse plus pertinente et plus précise par rapport à l'utilisation d'un indice synthétique comme le Tm qui a tendance à niveler l'information (Oug, 1998).

Les résultats de l'analyse granulométrique mettent en évidence une distribution assez classique des fractions sédimentaires dont le calibre diminue progressivement avec la profondeur. Les zones littorales de hauts niveaux sont caractérisées par des sables basaltiques fins à très fins (Troader, 1991). Ils peuvent être localement associés à une fraction plus grossière dans les environnements les plus instables et les plus exposés à l'hydrodynamisme comme cela a notamment été observé sur le secteur nord-est de BR-SA (Bigot et al. 2003 ; Bigot et al., 2006). Les secteurs littoraux situés au nord-ouest de l'île présentent en revanche des distributions plus homogènes correspondant à des sédiments mieux triés.

Les zones intermédiaires (50 – 80 m) et plus profondes (> 100 m) sont caractérisées par des taux de pélites importants (30 à plus de 50 %) qui augmentent avec la profondeur, traduisant ainsi un niveau de sédimentation élevé des matériaux les plus fins, issus des horizons supérieurs. En revanche, l'analyse inter-secteurs a mis en évidence une distribution granulométrique atypique associée aux stations profondes (SP 4, SM 4, LP 4, SP 5). Elles se caractérisent par la présence de fractions sédimentaires relativement grossières qui résultent de l'altération de matériaux rocheux sous-jacents. Elle pourrait correspondre à la présence d'un ancien niveau marin (paléobathymétrie) datant de la période glaciaire (-60 000 / -25

000 ans) (Colonna, 1994). Durant cette période, la formation de terrasses sous-marines entre -90 et -120 m (paléoniveaux marins) est rapportée par de nombreux auteurs dans la zone océan Indien (Bard et al., 1990 ; Colonna, 1994 ; Dullo et al., 1995). Cette formation serait intervenue lors du phénomène très progressif de baisse du niveau marin qui a atteint son maximum, il y a environ 18 400 ans (-145 à -155 m), avant de remonter jusqu'au niveau actuel lors de la phase interglaciaire.

Le contenu organique mesuré par les taux de MOT et de COT dans les sédiments est assez faible (de 0.16 à 4.60 % pour la MOT et de 0.18 à 1.35 % pour le COT), et semble plus important en zone profonde. Ils sont cependant en accord avec les valeurs d'autres environnements sédimentaires tempérés et tropicaux non perturbés, en milieu non récifal (Heip, 1995 ; Rosenberg, 1995 ; Oug, 1998 ; Ellingsen, 2002 ; Mendez, 2002 ; Diaz-Castaneda et Harris, 2004), ou récifal (Riddle, 1988 ; Frouin et Hutchings, 2001).

3.4.2. Description globale et éléments de structuration spatiale des communautés

Une analyse globale de la richesse spécifique cumulée sur l'ensemble des secteurs échantillonnés au cours de l'analyse spatiale (Figure 41), montre que la majorité des espèces les plus communes rencontrées dans les communautés benthiques ont été recensées au cours de l'analyse spatiale.

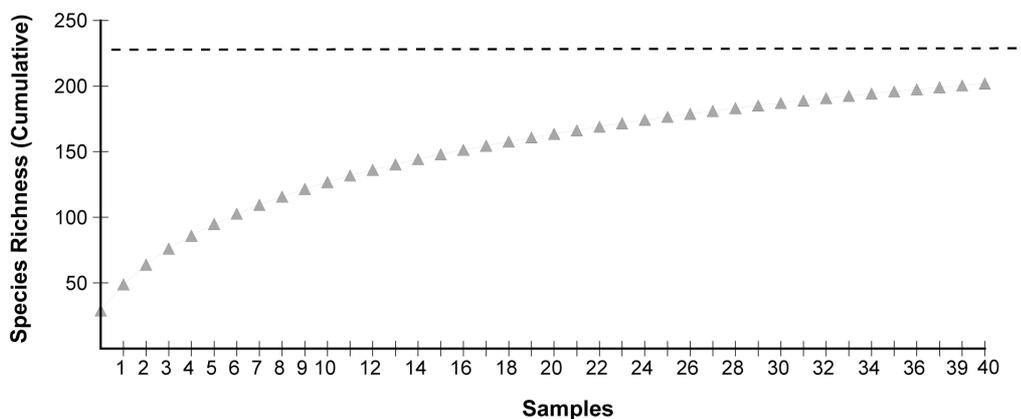


Figure 41: Analyse de la richesse spécifique cumulée (tous taxons confondus) en fonction de l'effort d'échantillonnage sur les 5 secteurs d'études de l'analyse spatiale.

La configuration de la courbe au voisinage de l'asymptote (cf. pente) montre qu'un accroissement de l'effort d'échantillonnage permettrait d'augmenter légèrement le nombre total d'espèces recensées, probablement constituées majoritairement par des espèces rares (Gray, 2002 ; Ellingsen, 2002). Cependant, dans notre contexte d'étude, ces premiers résultats tendraient à montrer qu'en faisant abstraction de l'hétérogénéité des habitats

(source d'augmentation de la richesse spécifique), une estimation globale du nombre d'espèces caractéristiques des communautés de macrofaune de substrats meubles pourrait se situer entre 230 et 280 espèces. Une analyse ultérieure permettrait d'affiner cette analyse préliminaire.

L'abondance et la biomasse moyennes des communautés varient considérablement en fonction de la bathymétrie et des secteurs géographiques étudiés. Les plus faibles valeurs d'abondance ont été mesurées dans les secteurs littoraux de l'est de l'île (23 ind. m⁻²), alors que les secteurs littoraux nord et nord-ouest semblent caractérisés par des niveaux d'abondances élevés (> à 4000. ind. m⁻²). Indépendamment de ces extrêmes, les valeurs moyennes mesurées sont de l'ordre de 150 à 700 ind. m⁻², et sont légèrement plus importantes sur les secteurs nord et nord-ouest que sur l'est de l'île. Ces valeurs restent comparables à celles mesurées dans les zones subtidales par Makarov et Averin (1968) pour le canal du Mozambique (32 - 333 ind. m⁻²), par Long et Poiner (1994) et Currie et Isaacs (2005) pour le nord de l'Australie ou par Warwick et Ruswahyuni (1987) pour l'Indonésie (422 ind. m⁻²). Exceptées les valeurs les plus élevées, les valeurs moyennes des zones intertidales non récifales semblent en revanche plus faibles que celles mesurées en zone récifale sur l'écosystème de St Gilles / La Saline (1160 – 2810 ind. m⁻²) (Taddei et Frouin, 2005).

De même, les biomasses moyennes peuvent être très variables selon les secteurs étudiés. Si les plus fortes valeurs peuvent atteindre plus de 17 g.m⁻² sur les secteurs nord-ouest et nord de l'île, elles sont globalement plus faibles sur les zones nord-est et est (de l'ordre de 2.9 g.m⁻²). Ces dernières valeurs sont proches de celles obtenues par Makarov et Averin, (1968) pour la zone est africaine, par Parulekar et Ansari, (1981b) pour les côtes indiennes. Des valeurs de biomasses moyennes supérieures à 10 g. PSSC m⁻², comme celles mesurées sur les secteurs nord et nord-ouest de La Réunion, hors perturbations, sont plus communes en zone tempérée (Rosenberg et al., 2002 ; Warwick et al., 2002), même si dans notre contexte elles proviennent d'organismes caractérisés par de fortes valeurs pondérales (cnidaires - sipunculien).

La description des communautés benthiques des différents secteurs a globalement montré la dominance des annélides polychètes par rapport aux autres taxons. Cette dominance des polychètes et plus spécifiquement l'abondance des espèces détritivores dans les environnements sablo-vaseux est analogue à celle décrite pour d'autres zones subtidales en milieu tempéré (Pardal et al. 1993 ; Grémare et al., 1998 ; Holte et Gulliksen, 1987 ; Oug, 2001 ; Dauvin et al., 2004). En milieu tropical, Dos Santos Brazil et Da Silva (2000) et

Diaz-castaneda et Harris (2004) pour le Brésil, Rodriguez-Villanueva et al. (2000) pour le Mexique, ou Mc Carthy et al. (2000) pour Hawaï, montrent que les polychètes représentent plus de 60 % de la macrofaune totale. En Polynésie Française, Frouin (2000) ; Frouin et Hutchings (2001) montrent que ce taxon est également dominant en zone corallienne (75 % en biomasse). Une seconde originalité est liée aux crustacés, notamment amphipodes qui peuvent localement représenter des peuplements importants (32 à 37 %). L'analyse détaillée des espèces impliquées montre qu'il s'agit majoritairement de Corophiidae (*Siphonoecetes sp*, *Erichtonius spp*).

Le premier facteur de structuration spatiale de la macrofaune en zone subtidale mis en évidence par les AFC interclasse est lié à la bathymétrie. Il est décrit pour la première fois à la Réunion, même s'il constitue une variable déterminante connue de la structuration de la macrofaune en zone subtidale, aussi bien en zone tempérée (Amouroux, 1974; Snelgrove, 1999 ; Oug, 1998 ; Ellingsen, 2002 ; Holte et al., 2004), que tropicale (Carrasco et Carbajal, 1998 ; Bergen et al. 2001; Cruz-Motta et Collins, 2004; Diaz-Castaneda et Harris, 2004 ; Lu, 2005 ; Bigot et al., 2006). Dans le cadre de ce travail, un des résultats de l'analyse des interactions faune – facteur de milieu, montre que ce paramètre explicatif majeur est directement corrélé aux taux de pélites. De ce point de vue, il nous permet d'identifier quelles sont les communautés préférentiellement inféodées aux zones profondes caractérisées par une forte sédimentation terrigène.

Le second facteur de structuration spatiale des communautés mis en évidence par les AFC semble lié à l'hydrodynamisme, qui oppose les secteurs au vent, à ceux sous le vent. Il est intéressant de voir que d'un point de vue faunistique, le secteur de SM présente ainsi plus d'affinités avec LP qu'avec BR – SA.

Dans les environnements caractérisés par des contrastes climatiques importants, ce facteur est décrit comme prépondérant (Rhoads et Young, 1970 ; Alongi et Christoffersen, 1992), même si certains auteurs ont montré qu'il pouvait aussi être indirectement corrélé au milieu sédimentaire dont il traduit la résultante (Snelgrove et Butman, 1994 ; Karakassis et Eleftheriou, 1997). À ce titre, l'analyse des interactions entre macrofaune et variables du milieu met en évidence le rôle fondamental joué par la composition du milieu sédimentaire, tant du point de vue de ses caractéristiques physiques, que de sa composante organique.

L'influence de la fraction sédimentaire la plus grossière (sables grossiers, granules) sur certaines espèces, a été mise en évidence dans ce travail. Elle constitue un des éléments importants de structuration de communautés, comme cela a été décrit par Oug (1998) en

Norvège, par dos Santos et da Silva (2000) en baie de Rio au Brésil, ou par McCarthy et al. (2000) à Hawaï, notamment en ce qui concerne les espèces tubicoles. A La Réunion, les organismes préférentiellement associées à ces sédiments sableux de haut niveau, sont composés d'une majorité d'espèces présentant un régime alimentaire de type nécrophage (annélides, crustacés alpheidés), ou d'organismes particuliers comme des polychètes tubicoles (Chaetopteridae) qui utilisent la fraction sableuse grossière des sédiments pour fabriquer leur tube. Une hypothèse expliquant la dominance des carnivores nécrophages ou prédateurs dans ce type d'environnement sableux, est liée à la mobilité plus importante dont disposent ces espèces au niveau des espaces interstitiels (Carrasco et Carbajal, 1998). Une autre hypothèse liée à la dominance des nécrophages privilégie l'existence d'un milieu en cours de déséquilibre, avec une mortalité importante d'organismes. Elle peut aussi être simplement liée à un recrutement important spécifique à une ou à quelques espèces nécrophages opportunistes.

Dans notre contexte de zone non-perturbée, la composante liée à la charge organique des sédiments semble moins déterminante que les variables précédentes. Elle reste cependant un des « moteurs » du fonctionnement des écosystèmes benthiques (Snelgrove et Butman, 1994; Rosenberg, 1995; Bachelet et al., 1996 ; Karakassis et Eleftheriou, 1997; Ellingsen, 2002). Son incidence sur les communautés est largement développée dans le chapitre suivant, qui apporte des éléments de réflexion complémentaires en ce sens.

L'analyse des interactions entre les facteurs de milieu (bathymétrie, composition et enrichissement organique du milieu sédimentaire) et la macrofaune de milieu non perturbé, montre qu'elles expliquent environ 20 % de variabilité faunistique observée à La Réunion. Cette gamme de valeurs correspond à ce qui est rencontré en milieu tempéré. Oug (1998), montre ainsi qu'en Norvège, 26.4 % des variations faunistiques sont expliquées par les variables « profondeur, charge organique de polluant, taux de carbone total et fractions granulométriques ». Ysebaert et Herman (2002) ont évalué qu'en zone estuarienne aux Pays-Bas, 25.1 % des variations sont liées aux paramètres « salinité, taux de péliste, chlorophylle a, vitesse des courants et taille moyenne des sédiments ». Harkantra et Rodrigues (2004) ont montré pour l'Inde, que sur certains sites, la part des variations faunistiques liée aux paramètres « granulométrie, MOT, TOC, azote total » sont de l'ordre de 32 %. Cependant, nos résultats montrent qu'une part importante des variations faunistiques (79.9 %) restent inexpliquées, et que d'autres facteurs, non pris en compte dans l'ACC doivent exister (compétitions, inter et intra spécifiques, ...), mais restent encore difficiles à identifier.

3.4.3. *Réflexion sur l'autoécologie des espèces déterminantes et les faciès de peuplements*

Les différentes approches réalisées précédemment ont permis d'identifier un certain nombre d'espèces comme déterminantes au sein de secteurs géographiques ou de niveaux bathymétriques particuliers. Nous avons parfois utilisé le terme de « faciès de peuplement ou de communautés », au sens de communauté-type (Frontier et Pichod-Viale, 1993), défini par exemple par Pérès et Picard, (1964) ou Guille, (1971) pour la Méditerranée (cad faciès à *Venus ovata*, *Venus gallina*, à *Nephtys hombergii*, ...). Ceci peut paraître abusif car il n'existe pas encore de référentiel biocénotique pour l'océan Indien et pour La Réunion. Il doit être interprété ici comme résultant de la dominance d'espèce associée à une zone géographique donnée, sans que cela n'occulte le reste de la communauté, et le fait que le passage d'un habitat à un autre s'inscrit dans un continuum écologique (Boudouresque, 1970; Amouroux, 1974). En ce sens, il n'existe pas de « limite » stricte entre les populations et les communautés, mais des gradients variables entre ces biocénoses, ce qui reflète la réalité, notamment en terme d'habitats.

Les AFC interclasses ont ainsi mis en évidence l'originalité faunistique des stations littorales (20 m) et intermédiaires (50 m) du nord et de l'est de l'île, qui sont caractérisées par des cortèges d'espèces différentes, selon les sites (baie de St Paul (SP), La Possession (LP), Ste Marie (SM), ou dans l'est (BR – SA – BF). L'ACC a en revanche permis de préciser les affinités, susceptibles d'exister entre certaines composantes de milieu (sédimentaire notamment) et la macrofaune associée.

- Sur le secteur de SP, les communautés littorales sont marquées par la dominance de bivalves (*Lioconcha philipinarum*, *Dosinia minor*, *Callista costacallista*) qui constituent un faciès tout à fait caractéristique, en terme d'abondance et de biomasse (Figure 42). Celles-ci sont d'ailleurs parmi les plus importantes recensées en zone littorale à La Réunion ($> 15 \text{ g.m}^{-2}$). La dominance des mollusques bivalves en baie de St Paul n'est pas un épi-phénomène ou la conséquence d'un recrutement annuel particulier. Il a été confirmé par une seconde campagne effectuée en 1997 (Bigot, pers. observ.), en 1998 (Bigot et Capo, 1999) et en 2005 (Tessier, 2005). Ces éléments permettent de les identifier comme un faciès spécifique, inféodé à cette baie. Ces espèces représentent incontestablement un potentiel nutritif important dans les réseaux trophiques benthiques et nectobenthiques, pour les espèces de niveaux trophiques supérieurs (poissons). Les analyses factorielles multi-tableaux « faune-

environnement » n'ont pas identifié ces espèces comme déterminantes par rapport à leur environnement sédimentaire (Tableau 7), ce qui montre que leur présence dans ce secteur est plutôt liée à un autre facteur de milieu : l'hypothèse avancée à partir de l'AFC interclasse est celle du rôle prépondérant de l'hydrodynamisme comme facteur explicatif de cette organisation spatiale. L'intensité de l'hydrodynamisme, plus modéré que sur la côte au vent, et de surcroît tempéré par la baie de St Paul, pourrait ainsi être un facteur déterminant de la présence de ces Veneridae.

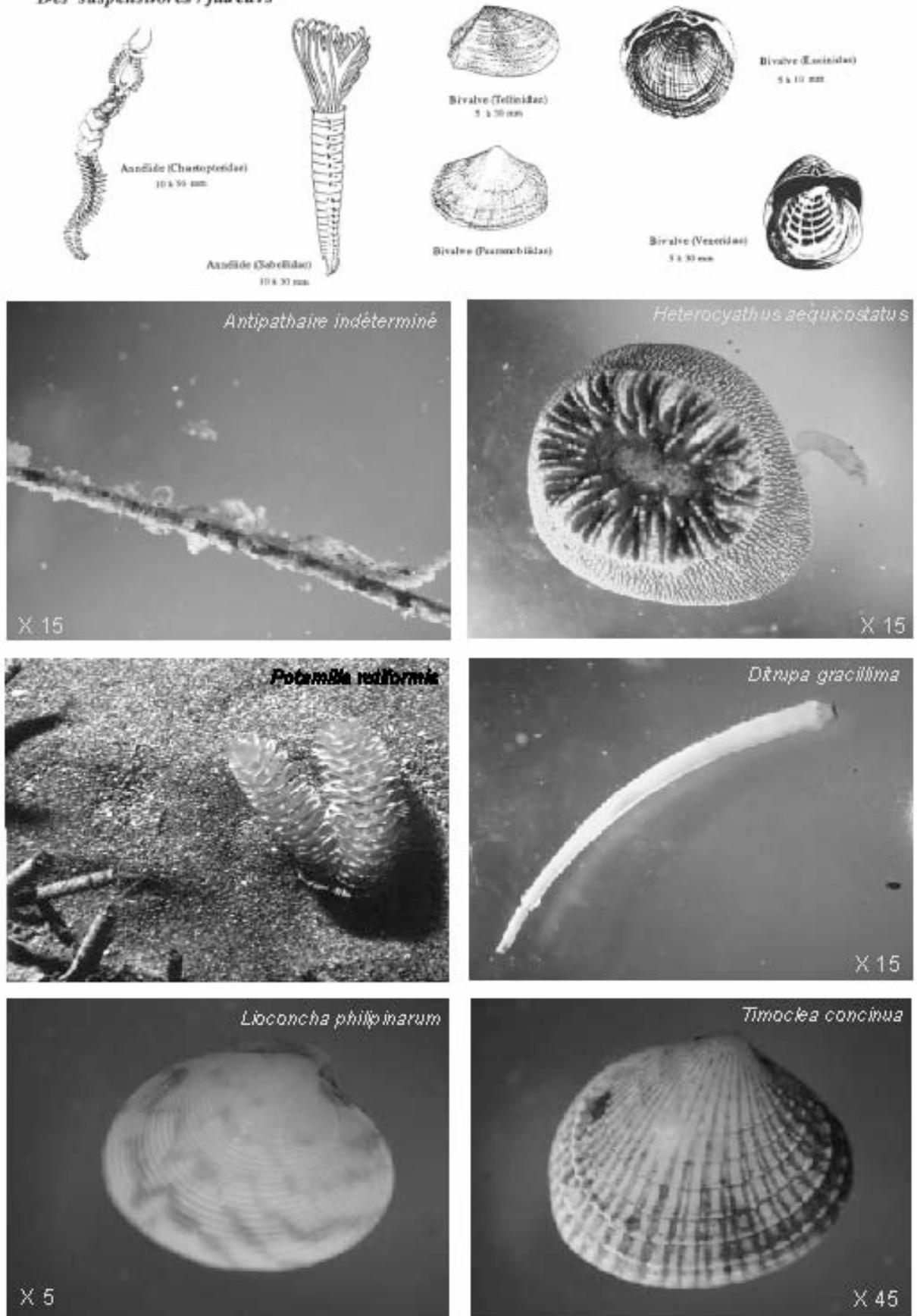
Un second point important, mais qui n'a malheureusement pas été quantifié, est lié à la présence de l'étang de St Paul et des apports nutritifs qu'il apporte aux communautés planctoniques marines littorales (Taylor, 1997). Les bivalves Veneridae sont en effet des filtreurs qui profitent de cette source alimentaire. Cette seconde hypothèse liant la présence d'un étang littoral à celle d'un faciès de communauté dominée par des bivalves Veneridae, a aussi été mise en évidence en Méditerranée, dans le Golfe du Lion en ce qui concerne les faciès à Veneridae dominés par *Venus ovata* et *Venus gallina* (Amouroux, Com. Pers.).

A La Réunion, où les eaux sont oligotrophes, seul le secteur de la baie de St Paul présente ce type de configuration, où les rares sources de phytoplancton pourraient être apportées par cet étang littoral. Les zones littorales de la baie de St Paul abritent un nombre très important d'individus de ces espèces, même si elles ont aussi été répertoriées sur les autres secteurs étudiés, où la taille des individus est cependant plus faible.

Dans la zone intermédiaire des 20 / 50 m de profondeur, ces espèces sont progressivement remplacées par des communautés d'annélides polychètes détritivores et carnivores (*Diopatra cuprea*), puis par des Spionidae (*Prionospio spp.*) entre -80 et -100 m, ce qui constitue un schéma classique (Word, 1990). Dans les zones les plus profondes, au-delà de -100 m, on note dans ce secteur la présence de nombreux sipunculien détritivores qui semblent dominer les communautés. Cette originalité faunistique a été notée essentiellement sur SP. Elle pourrait être liée à la présence d'affleurements rocheux, mis en évidence lors de l'analyse du milieu sédimentaire, qui modifierait la structure granulométrique des sédiments profonds, en privilégiant des taux de pélites (< à 63 μm) importants issus de la sédimentation naturelle des horizons supérieurs.

FIGURE 42 : Exemples d'espèces caractérisées par un régime alimentaire "SUSPENSIVORE ou FILTREUR" rencontrées à La Réunion

Des suspensivores / filtreurs



- Sur le secteur de LP et de SM, les communautés littorales de macrofaune sont marquées par la dominance de carnivores de hauts niveaux associés aux sables fins et grossiers (cf. ACC), mais surtout par des coraux solitaires (*Heterocyathus aequicostatus*) associés à un sipunculien (*Aspidosiphon cf. müelleri*) (Figure 42). Ils constituent un faciès tout à fait caractéristique, tant en terme d'abondance (> 50 ind. m^{-2}), que de biomasse (> 20 g. m^{-2}). Ce faciès est original et inhabituel à La Réunion, même s'il a fait l'objet de descriptions ponctuelles dans d'autres secteurs de la province Indo Pacifique (Gout, 1991 ; Hoeksema & Best, 1991). L'abondance de ces cnidaires, caractérisés par un régime alimentaire de type « carnivore – suspensivore », ne semble pas directement liée à la nature du milieu sédimentaire. Elle semble plutôt liée à une conjonction de facteurs entre lesquels l'hydrodynamique et la charge en éléments particuliers (MES, zooplancton, ...) présents dans la masse d'eau, conditionnent le développement de ces organismes. Indépendamment du niveau d'abondance élevé de ces organismes à La Réunion, leur originalité réside également dans l'association de ces deux espèces qui constitue une véritable symbiose. En effet, le sipuncle vit à l'intérieur d'une loge située à la base du polype corallien, que ce dernier a édifié tout au long de sa croissance. Ce sipuncle qui est une espèce détritivore de surface, assure par ses mouvements réguliers le maintien du polype à la surface des sédiments, lui évitant un enfouissement et une mort par asphyxie (organisme carnivore - suspensivore). Il est intéressant de noter que *Aspidosiphon cf. müelleri* a également été recensé sous forme libre ou associée à des coquilles mortes de gastéropodes, comportement tout à fait classique chez ces organismes. Cependant on peut se poser la question de savoir s'il s'agit de la même espèce que celle associée aux coraux solitaires (d'où notre réserve « cf. müelleri »), car cette espèce est très proche de celle observée en général. Un élément de réponse sur la symbiose entre ces 2 organismes est apporté par Amouroux (com. pers.) qui a mis en évidence la présence de restes de coquille de gastéropode à l'intérieur de la loge formée par le corail solitaire. Ceci a aussi été observé pour une autre espèce de cnidaire du genre *Heteropsamia*, très proche des *Heterocyathus* (Cutler, 1994). Si ce fait est confirmé, cela permettrait de retenir l'hypothèse d'une même espèce (*Aspidosiphon müelleri*) qui serait susceptible de vivre, sous forme libre, ou en utilisant des coquilles d'organismes benthiques morts, ou en vivant en symbiose avec les coraux solitaires. Ces 2 espèces étroitement liées ont donc été considérées comme

une seule entité écologique, lors de la mise en oeuvre des analyses multidimensionnelles en abondance, afin de ne pas amplifier leur « poids respectif » vis-à-vis des autres espèces. Elles ont en revanche été considérées distinctement lors des analyses de diversité, et lors des analyses effectuées sur les biomasses, où la masse respective des coraux solitaires représente environ 80 % de cette association.

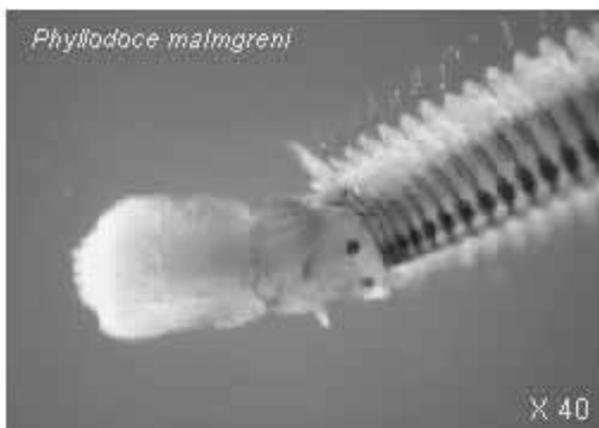
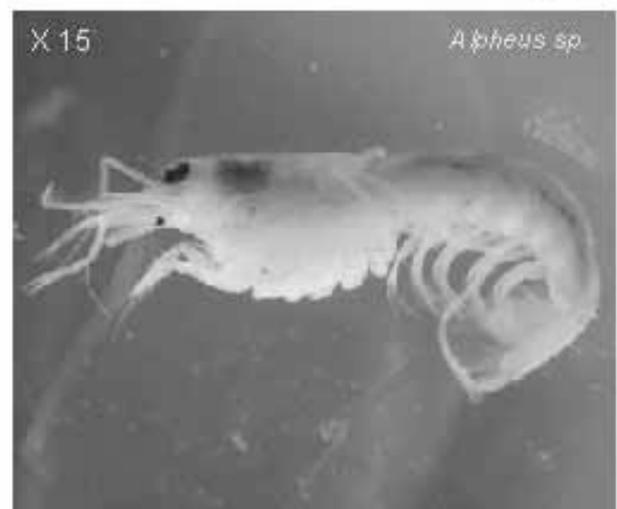
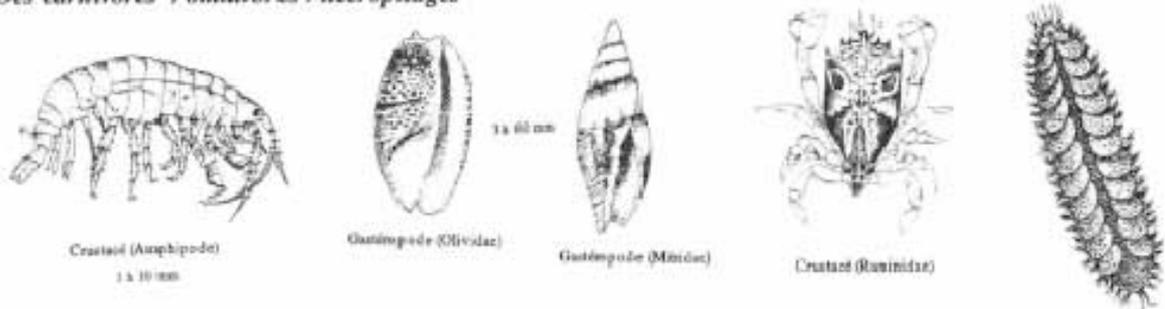
Remarque : De récentes expertises effectuées en baie de La Possession, ont montré que le faciès à *Heterocyathus aequicostatus* pouvait être localement associé à une autre espèce de cnidaire très proche, qui ne semble pas être un *Heteropsammia* (cf. Faure, 1982), mais une autre espèce d'*Heterocyathus*. Cette seconde espèce semble cependant assez peu abondante par rapport à la première (ratio de 1 pour 15), et ne remet pas en cause les analyses ultérieures, les deux espèces étant très proches.

- Indépendamment des espèces citées, les communautés de sables fins et très fins trouvées sur les zones de hauts niveaux, très exposées à l'hydrodynamisme, sont en général caractérisées par une dominance d'espèces carnivores prédatrices et / ou nécrophages appartenant à différents taxons. Cette structuration des communautés dans les secteurs de haut niveau a été montrée par de nombreux auteurs (McLachlan et al., 1984 ; Word, 1990 ; Alongi, 1990; Oug, 1998 ; Frouin, 2000; Bergen et al., 2001). A La Réunion, ce sont aussi bien des polychètes Aphroditidae (*Sthenelais boa*, *Sigalion mathidae*, *Phyllodoce malmgreni*), que des gastéropodes (*Hastulla matheroniana*, *Actaeocina smithii*, *Natica sp*, *Nassarius novahollandiae*), des crustacés tanaïdacés de la famille des Anthuridae (*Leptochelia sp*). Ces espèces très mobiles, sont inféodées à des milieux relativement instables, caractérisés par des remaniements sédimentaires importants dûs à l'important hydrodynamisme auquel ils sont soumis (McLachlan et al., 1984 ; Alongi, 1990, Frouin et Hutchings, 2001) (Figure 43).

Les espèces rencontrées dans ces niches écologiques sont, le plus souvent des prédateurs (cas de polychètes, de gastéropodes), ou des nécrophages qui se nourrissent de débris organiques d'animaux morts (cas de nombreux crustacés ou de gastéropodes) (Taylor, 1997). Les ressources alimentaires disponibles dans ces milieux à forte turbulence sont souvent assez faibles (McLachlan et al., 1984 ; Gray, 2002), ce qui explique les faibles niveaux d'abondance et de diversité observés sur les secteurs les plus exposés de l'est de l'île.

FIGURE 43 : Exemples d'espèces caractérisées par un régime alimentaire "CARNIVORE", représentatives de la macrofaune à La Réunion

Des carnivores / omnivores / nécrophages



Dans ces milieux peu profonds, les interactions entre organismes sont importantes, et jouent un rôle fondamental dans la structure des communautés (Commito, 1982 ; Fitzhugh, 1984). Ces relations interspécifiques sont renforcées lorsque surviennent des phénomènes de pullulation occasionnels qui accentuent la dominance d'une ou de quelques espèces (Flach, 1992 ; Norkko et al. 2006). Ceci a pu être observé localement dans la zone des 20-50 mètres de profondeur (LP et SA) à propos d'amphipodes détritivores appartenant à la famille des Corophiidae (*Siphonoecetes* sp, *Erichthonius* cf. *brasiliensis*) et de Gammaridae (*Gamaropsis* sp).

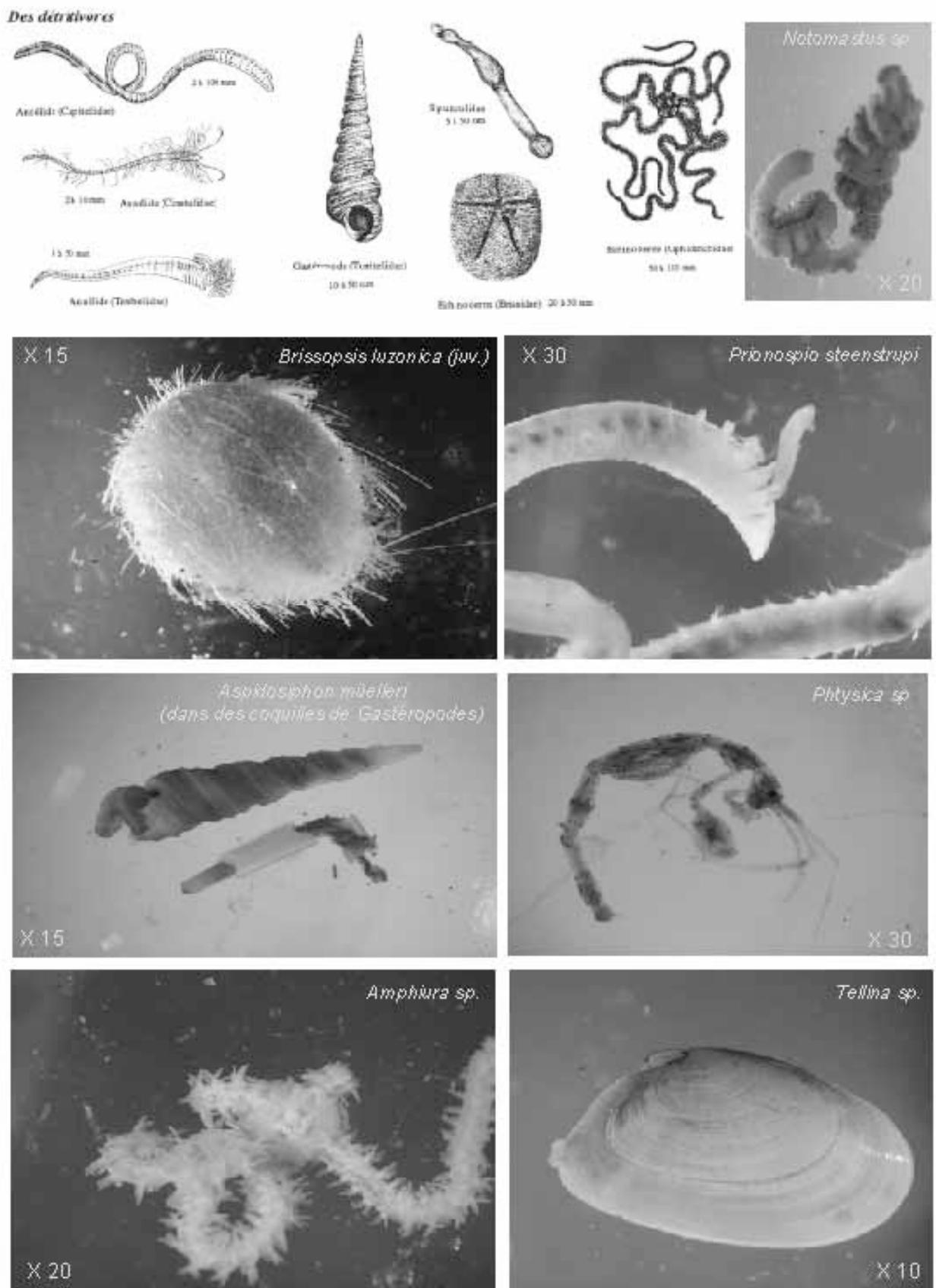
De telles pullulations impliquant des Corophiidae sont fréquemment décrites dans la littérature lors de changements saisonniers (Zajac et Whitlach, 1982; Cunha et al., 2000 ; Murdoch et al., 1986), ou de l'établissement de conditions environnementales particulières, comme des enrichissements organiques ponctuels (Kamenskaya, 1977 ; Grizzle, 1984). Ces espèces sont à l'origine d'interactions importantes avec les autres espèces et constituent une source nutritive pour de nombreuses espèces benthiques. A La Réunion, l'abondance des Corophiidae dans les communautés de sables fins, rencontrés aussi bien à LP (site non perturbé) qu'à BR (site présentant un début de perturbation), semble plus liée à la première hypothèse. En effet, leur abondance sur ces sites, en 1996, semble être plus une caractéristique ponctuelle, qu'une spécificité faunistique associée à un secteur géographique particulier.

- Les communautés de macrofaune rencontrées à partir de 50 m de profondeur et au-delà présentent une proportion croissante d'espèces détritivores, notamment sur les secteurs nord et est, où les milieux récepteurs ont des taux de pélites élevés. Ces vases sont principalement issues des apports terrigènes venant des rivières pérennes. Elles résultent, sur la totalité des secteurs étudiés, des phénomènes de sédimentation provenant des horizons sus-jacents et se surajoutent à la matière organique issue des processus de dégradation et des cycles de la matière complexes (décomposition de la microflore et de la microfaune) qui affectent les écosystèmes benthiques et pélagiques. Ces processus décrits par de nombreux auteurs (Tenore et Rice, 1980 ; Alongi, 1989 ; Alongi et McKinnon, 2005), expliquent partiellement la prédominance des formes détritivores dans les zones profondes au niveau desquelles le milieu récepteur est stable et propice au développement de la macrofaune (Rhoads et Young, 1970).

A La Réunion, la zone des 20-50 m apparaît comme une zone de transition entre les sédiments de hauts niveaux très instables et fréquemment soumis à l'action des houles (zone des -20 m), et des sédiments stabilisés plus structurés dès -30-40 mètres de profondeur. Les différentes analyses mettent en évidence une diversité croissante et des niveaux élevés d'abondance et de biomasse dès -50 m, et une dominance des détritivores (Rosenberg, 1995 ; Oug, 1998; Bergen et al, 2001 ; Bailey-Brock, 2002 ; Ysebaert et Herman, 2002). Ce schéma se précise notamment dès -80 m et au-delà, avec une forte représentation des polychètes Spionidae (*Prionospio ehlersi* et *Laonice quadridentata*, *Aonides oxycephala*) remplacées en zone plus profonde par *Prionospio steenstrupi* et *Spio pacifica*. Ils sont associés à de nombreux Capitellidae (*Notomastus spp.*), à des Ampharetidae (*Samytha sp.*, *Ampharete cf. acutifrons*, *Ampharete spp.*), des Terebellidae, des Orbinidae et des Owenidae. Ces espèces sont connues pour être des détritivores de surface (Fauchald et Jumars, 1979 ; Word, 1990), et s'ajoutent à d'autres espèces, notamment des sipunculien (*Aspidosiphon spp.*, *Golfingiidae* indet.), des échinodermes (*Lovenia elongata*, *Brissopsis luzonica*, *Maretia planulata*, *Amphiura spp.*), des antipathaires et des mollusques (*Turitella auricincta*, *Amygdalus soyoae*) qui complètent ce cortège faunistique (Figure 44). Toutes ces espèces jouent un rôle fondamental dans les processus de bioturbation et d'oxygénation des sédiments profonds. Elles utilisent la matière organique associée aux sédiments, et sont parfois capables de développer des stratégies de nutrition alternative dans certaines conditions de milieu (passage d'un régime détritivore à suspensivore - filtreur observé chez des Spionidae, ou de carnivore à détritivore chez certains Eunicidae). Dans certains contextes, des espèces (détritivores notamment) peuvent utiliser la matière organique de manière très opportuniste, en fonction de la nature et de l'intensité de perturbations de l'environnement (Norkko et al., 2006). Elles peuvent alors constituer des espèces dites « bio indicatrices » (cf. chapitre IV).

En zone profonde, les espèces détritivores précédentes sont associées à des organismes carnivores de différents taxons (polychètes, némerthes, gastéropodes). Certains prédateurs comme des Eunicidae (*Oenone fulgida*, *Lumbrineris spp.*), des Nephthyidae (*Nephthys dibranchis*), des Glyceridae (*Glycera prashadi*, *Goniada emerita*), des Pilargidae (*Ancistrosyllis parva*) ou des syllidiens (Fauchald et Jumars, 1979) sont fréquemment rencontrés en milieu profond. Ils se nourrissent des espèces détritivores, selon un schéma trophique classique (Paiva, 1991 ; Rosenberg, 1995 ; dos Santos Brasil et da Silva, 2000).

FIGURE 44 : Exemples d'espèces caractérisées par un régime alimentaire de "DÉTRITIVORE" fréquemment rencontrées à La Réunion



4. SYNTHÈSE DE L'APPROCHE SPATIALE

Les principaux résultats que l'on peut retenir de cette approche spatiale sont les suivants.

- Le milieu sédimentaire associé à la macrofaune a été étudié, ce qui a permis de caractériser la typologie des habitats rencontrés à différentes profondeurs entre -20 et -190 mètres. Elle a mis en évidence une diminution classique du calibre des sédiments sableux avec la profondeur, qui est associée à l'augmentation du taux de pélites et de la charge organique. Cette structuration sédimentaire est typiquement liée à l'incidence de l'hydrodynamisme qui joue un rôle déterminant dans les zones de hauts niveaux. Cette analyse a également permis de mettre en évidence un ancien niveau marin (paléobathymétrie), dans la zone des -100 /-120 mètres (secteurs nord-ouest, nord et nord-est).
- L'étude du secteur de BR-SA, puis des autres secteurs géographiques de l'île a permis de réaliser une première description des principales espèces constituant le macrobenthos en zone subtidale à La Réunion. 228 espèces ont ainsi été recensées et 14632 individus dénombrés sur les 5 secteurs étudiés. Près de la moitié de ces espèces, dont de nombreuses annélides polychètes, n'avaient jamais été observées à La Réunion. Cet inventaire constitue ainsi une contribution significative à la biodiversité et à la connaissance des espèces vivant en zone subtidale non récifale. Il constitue également une contribution aux rares travaux effectués à l'échelle régionale et plus généralement dans les zones tropicales.
- L'analyse spatiale effectuée sur tous les secteurs a mis en évidence des différences importantes dans la composition faunistique, liées en partie à l'hydrodynamisme, et en partie à l'environnement sédimentaire qui en résulte. Une certaine homogénéité des peuplements a ainsi été observée sur les secteurs nord-est (Bois Rouge-St André) et est de l'île (Beaufonds), notamment en terme de biomasse. Les communautés sont différentes sur les secteurs nord (Ste Marie) et nord-ouest de l'île (St Paul-La Possession) qui forment un autre ensemble homogène, même si des disparités ont été observées entre St Paul et les autres secteurs.
- La première analyse spécifique du secteur de BR-SA a mis en évidence une structuration classique des communautés, le long d'un gradient bathymétrique croissant allant de la côte vers le large. Il a été confirmé systématiquement sur les 4 autres secteurs de l'île. La composition faunistique associée aux différents niveaux bathymétriques est assez spécifique, et peut varier selon les secteurs étudiés.

- La zone littorale est souvent caractérisée par une diversité biologique assez faible et la présence de peuplements spécifiques selon les secteurs géographiques. Si les zones est et nord-est sont caractérisées par un cortège d'espèces carnivores et nécrophages appartenant à plusieurs taxons, celles du nord et du nord-ouest présentent des communautés tout à fait originales : (1) le secteur de St Paul est ainsi caractérisé par de nombreux bivalves Vénéridae qui sont inféodés à des sables fins et très fins ; (2) les secteurs littoraux de La Possession et de Ste Marie par de nombreux coraux solitaires qui vivent à la surface des sédiments.
 - Les zones intermédiaires situées entre -80 et -120 mètres sont caractérisées par des communautés nettement plus diversifiées et abondantes, dominées par des espèces détritivores de milieux sablo-vaseux (annélides polychètes, échinodermes, amphipodes, mollusques). On observe une certaine homogénéité de ces zones intermédiaires entre les différents secteurs, ce qui tend à montrer la stabilité de ces écosystèmes dès -50 mètres de profondeur.
 - Les zones plus profondes semblent présenter une diversité qui diminue progressivement en allant vers les milieux plus profonds, même si cette tendance reste à vérifier.
- L'analyse des relations existant entre la macrofaune et les variables environnementales a confirmé la prépondérance de la profondeur comme un facteur majeur de la distribution des espèces benthiques. Elle a également permis de confirmer que certaines espèces semblaient être préférentiellement inféodées à des composantes sédimentaires spécifiques. La distribution d'autres espèces comme les coraux solitaires rencontrés en baie de La Possession et à Ste Marie, ou les Vénéridae dominants à St Paul dans les zones de sable fin, est en revanche plus liée à l'hydrodynamisme ou à d'autres facteurs plus complexes à définir.

CHAPITRE III

ANALYSE SPATIO-TEMPORELLE DES COMMUNAUTÉS DE DEUX ZONES PERTURBÉES



1. INTRODUCTION DE L'ANALYSE TEMPORELLE

Depuis ces vingt dernières années, l'étude des impacts des activités humaines sur les écosystèmes marins côtiers et plus spécifiquement sur les environnements benthiques a fait l'objet de très nombreux travaux scientifiques. Ils ont en général pour finalité de rechercher la meilleure approche méthodologique et financière possible permettant d'optimiser les expertises (Warwick, 1986 ; Kingston et Riddle, 1989 ; Ferraro et Cole, 1995 ; Somerfield et Clarke, 1995 ; Olsgard et al., 1998 ; Karakassis et Hatziyanni, 2000 ; Lampadariou et al., 2005), ou s'attachent à établir des diagnostics environnementaux des effets induits par de telles perturbations (Dauer et al., 1993; Clarke et Warwick, 1994 ; Morrisey et al., 1994; Ysebaert et Herman, 2002, parmi d'autres). Les études réalisées s'appuient souvent sur des mesures et des suivis de paramètres physico-chimiques (Daskalakis et O'Connor, 1995). Par ailleurs, depuis ces vingt dernières années, elles intègrent de plus en plus fréquemment des paramètres de suivi biologique et plus spécifiquement la macrofaune benthique associée aux substrats meubles qui permet de caractériser la qualité écologique de ces habitats (Pearson et Rosenberg, 1978 ; Grall et Glémarec, 1997 ; Borja et al., 2000 ; Lindegarth et Hoskin, 2001). L'originalité du suivi de ces communautés est liée au fait que ces organismes sont assez peu mobiles (stabilité à petite échelle) (Olsgard et Gray, 1995 ; Shin et al., 2004) et qu'ils reflètent assez fidèlement les conditions environnementales du milieu. Ils sont en ce sens de véritables sentinelles vis-à-vis des modifications des conditions de milieu et ont, le cas échéant, la capacité de les intégrer et de s'adapter pour répondre aux nouvelles conditions environnementales (Ferraro et al., 1991 ; Ferraro et Cole, 1995 ; Paiva, 2001 ; Lancellotti et Stotz, 2004). La structure des communautés intègre ainsi des espèces qui présentent des niveaux de sensibilité écologique et de tolérance différents face aux facteurs de risques environnementaux. Cette sensibilité est d'ailleurs utilisée pour établir des indices biologiques et s'intégrer dans les stratégies de définition de standards internationaux de qualité de milieu (Borja et al. 2003 ; Rosenberg et al., 2004). Ce thème est développé dans le chapitre IV.

Il est important de souligner que les impacts liés à l'homme et à ses activités économiques se surajoutent aux impacts induits par le milieu naturel (climat), et qu'il est souvent difficile de différencier les deux (Bellan et Bourcier, 1990 ; Ferraro et al., 1991 ; Bourcier, 1996 ; Maurer et al., 1998 ; Morrisey et al., 2003). L'action de certains facteurs climatiques peut, dans certaines circonstances être déterminante, notamment en zone tropicale soumise à des phénomènes météorologiques exceptionnels de grande ampleur (cyclones et dépressions). Si de tels événements génèrent essentiellement des apports terrigènes massifs, issus du lessivage

des sols des bassins versants (les « MES »), ils apportent également des quantités importantes de matière organique, qui se surajoutent aux apports liés aux activités humaines (Heip, 1995; Miller et al., 2002 ; Lohrer et al., 2004 ; Lohrer et al., 2006).

Les changements spatio-temporels observés sur la macrofaune sont à l'origine d'une structuration des communautés benthiques qui s'établit alors en suivant un schéma type de succession écologique secondaire, décrit initialement par Pearson et Rosenberg (1978) et repris par la suite par de nombreux auteurs (Zmarsly et al., 1994; Trueblood et al., 1994; Nilsson et Rosenberg 2000; Rosenberg, 2001; Bolam, 2004). Si les stratégies développées par le macrobenthos, pour répondre aux perturbations organiques sont souvent similaires (zones estuariennes, zones subtidales, intertidales,...), elles peuvent en revanche présenter des spécificités suivant les zones tempérée ou tropicale, où les espèces et les communautés sont différentes (Warwick et Rushwahyuni, 1987; Alongi, 1990 ; Frouin, 2000 ; Gray, 2002 ; parmi d'autres).

Ce chapitre est consacré à l'étude de deux secteurs littoraux différents de l'est de La Réunion. Ils sont soumis à des perturbations environnementales d'origine anthropique assez proches (rejets industriels de sucrerie, distillerie, centrale thermique), mais rejetés selon des stratégies différentes (rejet direct à la côte, par émissaire sous-marin, par forage d'injection).

- Le secteur nord-est (Bois Rouge-St André) est situé au niveau d'un complexe industriel de grande taille qui regroupe plusieurs unités de production (sucrerie, distillerie et centrale thermique). Il est caractérisé par l'existence de plusieurs sources de perturbations du milieu côtier qui sont de nature et de charges polluantes différentes. Cette zone a été étudiée sur une période de 9 années consécutives (1994 à 2003) dans le cadre d'une étude d'impact environnemental (EIE), et de suivis environnementaux réguliers.
- Le secteur est (Beaufonds-St Benoît) est situé au niveau d'un complexe qui abrite actuellement une distillerie industrielle. Cette structure produit des déchets (vinasses) qui ont été rejetés en mer selon différentes alternatives. Ils ont dans un premier temps été rejetés directement à la côte (1994-1997), puis par un système d'émissaire sous-marin profond construit en 1998-1999. C'est pourquoi ce secteur a été étudié, sur une période de 7 années consécutives entre 1998 et 2004. Cette seconde étude nous a permis de suivre l'évolution d'une zone perturbée dans un contexte de rejet en mer: (1) basé sur l'utilisation d'un émissaire sous-marin unique à La Réunion, (2) qui a été déplacé dans l'espace (profondeur) et dans le temps entre 1999 et 2004.

L'objectif principal de ce chapitre est d'analyser l'évolution spatio-temporelle du milieu sédimentaire et de la macrofaune de deux secteurs géographiques différents, soumis à des perturbations environnementales importantes, sur une période de plusieurs années (respectivement 9 et 6 années). Ce suivi à long terme s'inscrit dans une procédure d'étude environnementale classique de type BACI (« Before-After-Control-Impact design ») (Ferraro et al., 1991; Underwood, 1996, 1997) et dans un contexte de milieu ouvert, soumis à un très fort hydrodynamisme.

2. RESULTATS DE LA PREMIERE ETUDE: LE SITE DE BOIS ROUGE

Le secteur de BR-SA a fait l'objet d'une publication dans **Marine pollution Bulletin** (Bigot et al., 2006 sous press). Elle s'appuie principalement sur l'analyse temporelle des perturbations faunistiques qui affectent ce secteur. Elle rappelle également quels sont les principaux facteurs environnementaux qui sont à l'origine de l'organisation spatiale des communautés benthiques à La Réunion (bathymétrie, sédiments).

2.1. Publication 2 : « Effects of industrial outfalls on tropical macrobenthic sediment communities in Reunion Island (Southwest Indian Ocean)»

Effets de rejet industriel sur les communautés macrobenthiques de substrats meubles à La Réunion (sud-ouest ocean Indien)

Lionel Bigot³, **Chantal Conand**¹, **Amouroux Jean Michel**², **Frouin Patrick**¹,
Bruggemann Henrich¹, **Gremare Antoine**²

¹ Laboratoire d'Ecologie Marine, ECOMAR, Université de La Réunion, Av. René Cassin - BP 7151, 97715 Saint Denis Cedex, La Réunion – France

² Observatoire Océanologique de Banyuls, Laboratoire d'Océanographie Biologique de Banyuls, UMR 7621, CNRS-UPMC, BP 44, 66651, Banyuls Cedex, France.

Résumé

Les changements temporels de la composition des communautés de macrofaune des sédiments ont été étudiés dans le contexte d'un programme de suivi environnemental, à long terme, étudiant notamment les impacts de rejets issus de l'activité sucrière. Ces divers effluents sont rejetés en mer en zone littorale et en milieu profond en utilisant différents moyens: rejets à la côte et rejet par forage d'injection en milieu souterrain profond. Sept stations situées entre -20 et -160 m de profondeur ont été suivies au niveau de la zone industrielle entre 1994 et 2003. Une station littorale supplémentaire a été suivie sur un site de référence. Les variations spatio-temporelles de composition des communautés macrobenthiques ont été analysées, en utilisant divers indices de diversité, des courbes ABC, des MDS et des tests ANOSIM. Parmi les 171 taxons collectés, les polychètes ont constitué le groupe dominant (87 espèces), suivi par les crustacés, et les mollusques. L'analyse des variations spatiales, de la composition du macrobenthos a montré l'existence de communautés macrobenthiques distinctes, qui se répartissent le long d'un gradient bathymétrique. Les changements temporels de la composition du macrobenthos sont les plus marqués sur la station littorale de Bois Rouge. Ils correspondent à la disparition de plusieurs taxons initialement dominants, et à l'abondance spécifique de polychètes Eunicidae (*Diopatra cuprea*). Cette station est d'ailleurs caractérisée par des augmentations d'abondance et de biomasse de la macrofaune, ainsi que par un accroissement du contenu organique des sédiments, concomitants à une diminution de la granulométrie. Les stations les plus profondes sont quant à elles marquées par des variations temporelles beaucoup plus faibles. L'abondance et de la richesse spécifique du macrobenthos ont progressivement augmenté dans le temps, suggérant ainsi un impact modéré des rejets sur les écosystèmes benthiques, résultant d'enrichissements organiques diffus. Nos résultats mettent en évidence une réponse originale du macrobenthos, encore non décrite dans la littérature, face à différents types de perturbations. Elle concerne notamment une espèce opportuniste de polychète de la famille des Eunicidae (*Diopatra cuprea*). Les résultats permettent de plus de comparer l'évolution de la structure des communautés macrobenthiques affectées par des effluents industriels rejetés en mer, selon différentes modalités, dans un environnement tropical côtier marqué par un fort hydrodynamisme.

Mots Clés : communautés macrobenthiques, variations temporelles, sédiments, rejets industriels, impact environnemental, matière organique, pollution, zones tropicales (non récifales), océan Indien, La Réunion.

Abstract

*Temporal changes in the composition of soft bottom macrobenthic assemblages at Reunion Island (Southwest Indian Ocean) were studied in the context of a long-term environmental monitoring programme studying the impacts of effluents of industrial sugar cane refineries that are transferred to shallow and deep coastal environments by different pathways: surface discharge and deep underground injection. Seven stations (between 20 and 160 m depth) were surveyed between 1994 and 2003 on the industrial zone. One additional station was surveyed on a reference site. Spatio-temporal changes in the composition of macrobenthic communities were assessed using several diversity indices, ABC curves, MDS and associated ANOSIM tests and biotic indices. Among the 171 taxa recorded, polychaetes were dominant (87 species), followed by crustaceans and molluscs. The analysis of spatial changes in the composition of macrobenthos showed the existence of distinct benthic communities along the depth gradient. Temporal changes in macrobenthos composition were most prominent at the shallowest station. They mainly corresponded to the decline of several initially dominant taxa and the increase of the Eunicid polychaete *Diopatra cuprea*. This station further showed increasing macrofaunal abundance, biomass and sediment organic content over time, concomitant with decreasing sediment grain sizes. In deeper environments, temporal changes were much smaller. Macrofaunal abundance and species richness increased progressively, suggesting a moderate impact on benthic ecosystems resulting from slight enrichments due to effluents rich in organic matter. Our results highlight an original response to disturbance pattern involving opportunistic Eunicidae species (*Diopatra cuprea*) not previously described. Moreover, they allow for the comparison of the impact on macrofauna caused by industrial effluents exported by two distinct and different pathways in a tropical coastal high-energy marine environment.*

Key words : Macrobenthic communities, temporal change, sediments, industrial wastewater, environmental impact, organic matter, pollution, tropical shores (non reef), Indian Ocean, Reunion Island

Introduction

Human disturbance in marine ecosystems can be assessed directly from physical and chemical parameters (Daskalakis and O'Connor, 1995), or indirectly using communities of macrobenthic organisms that characterize the ecological quality of their habitats (Pearson and Rosenberg, 1978; Lindegarth and Hoskin, 2001; Cruz-Motta and Collins, 2004; Currie

and Isaacs, 2005). Macrobenthic species are of special interest in this context because: (1) most of them are sessile or have a limited mobility (Olsgard and Gray, 1995; Rosenberg, 2001; Shin et al., 2004,) and are thus directly depending on environmental conditions, and (2) they show marked responses to environmental changes depending on their species-specific sensitivity/tolerance levels (Ferraro and Cole, 1995; Paiva, 2001; Mendez, 2002; Lancellotti and Stotz, 2004). Moreover, macrobenthic community analysis provides an instantaneous both snapshot assessment of current disturbance effects, much as most chemical and physical analyses can provide, as well as an integrated response of the disturbance effects over the lifespan of the studied organisms. These assets have resulted in macrobenthic community analysis to become part of international standards for the assessment of marine habitat quality, such as the European Union Water Framework Directive (Borja et al., 2003; Rosenberg et al., 2004).

Spatio-temporal changes in soft bottom macrobenthic communities along gradients of organic enrichment follow the typical secondary succession model initially described by Pearson and Rosenberg (1978) and then subsequently adopted by many others (e.g. Zmarsly, 1994; Trueblood, 1994; Nilsson and Rosenberg 2000; Rosenberg, 2001; Bolam, 2004). According to this model, macrobenthic species richness and abundance tend to decrease with increasing organic enrichment. However, abundance and biomass may also show marked peaks in early stages of succession due to the proliferation of opportunistic species. From a qualitative standpoint, the whole sequence of succession is characterized by the transition in the dominance from sensitive to tolerant species (Pearson and Rosenberg, 1978; Grall and Glemarec, 1997; Karlson et al., 2002). Another factor controlling the secondary succession may be the surrounding fauna recolonising open space (Zajac et al., 1998; Snelgrove et al., 2001).

The quantitative study of macrobenthic communities results in large species/abundance tables. Numerous analytic procedures have been developed to render this information in an interpretable form, both in terms of spatio-temporal changes in community composition and in terms of habitat quality. Examples of procedures that have been used widely in assessing the effects of both natural and anthropogenic disturbances are multivariate analyses, ABC curves and biotic indices (Clarke, 1993, Dauer et al., 1993; Clarke and Warwick, 1994; Borja et al., 2000). All these approaches clearly present advantages and drawbacks. Multivariate analyses, for example, provide a better description of initial data sets but are less readily interpretable in terms of habitat quality due to the absence of a scale owing for

the conversion of the obtained results in ecological quality classes. Univariate biotic indices, on the other hand, have the merit of simplicity of presentation.

Impact assessment studies based on the analysis of benthic macrofauna ideally encompass the analysis of the initial (i.e., before disturbance) composition of the studied community (Underwood, 1997). This often serves as a basis for long-term environmental monitoring programs (Ferraro et al., 1991; Morrisey et al., 1994; Ysebaert and Herman, 2002).

Such information is often largely lacking for sub-tropical and tropical areas (Alongi, 1990; Gray, 2002). and varies with ecosystem type. Benthic communities are reasonably well known in coral reefs and mangroves (Riddle, 1988; Alongi, 1990; Warwick and Ruswahyuni, 1987; Garrigue, 1998; Frouin, 2000). Tidal flats and estuaries have been less studied (Dittman and Vargas, 2001; Lindegarth and Hoskins, 2001; Mendez, 2002; Boer and Prins, 2002), while tropical open shore habitats have been mostly studied along continental margins (Long and Poiner, 1994; Paiva, 2001; Cruz-Motta and Collins, 2004; Diaz-Castaneda, 2004; Currie et Isaacs, 2005). Very few data are available from tropical islands (Agard, 1993; McCarthy et al., 2000; Bailey-Brock, 2002; Dreyer et al., 2004). This is particularly true for the islands in the Southwest Indian Ocean. Macrobenthic community compositions in open-shore soft-bottom habitats have been reported from Madagascar (Pichon, 1967; Thomassin et al., 1976), Mayotte (Gout, 1991), Seychelles (Mackie et al., 2005) and the Mozambique Channel (Makarov and Averin, 1968). From Reunion Island, the available inventories of soft-bottom benthic fauna are from coral reefs and adjacent areas only (Faure, 1982; Vadon and Guille, 1984; Saiz Salinaz, 1993, Taddei and Frouin, 2005). No information is available on the composition of soft bottom non-reefal benthic communities even though anthropogenic activities and induced coastal inputs (e.g., urban wastewaters runoff, industrial sugar mill and distillery outfalls) have drastically increased during the last 20 years (SDAGE, 2001).

In this context the two main objectives of our study were (1) to provide a first contribution to the quantitative description of the composition of macrobenthic communities in the Northeast of Reunion Island, (2) to characterise the response of these communities to organic and terrigenous inputs originating from industrial sugar cane activity, which is a major source of organic wastes in Reunion Island. The results presented here are based on a study carried out off the Bois Rouge industrial complex and on an undisturbed reference site, between 1994 and 2003. Our sampling strategy consisted in repeated collections along a

depth gradient and a typical Before-After-Control-Impact design (Ferraro et al., 1991; Underwood, 1996, 1997).

Material and methods

Study area

A monitoring programme was set up in 1994 to investigate changes in near-shore subtidal environments related to effluents from the developing Bois Rouge industrial complex, located at the northeast coast of Reunion Island (Southwest Indian Ocean) (Figure 45).

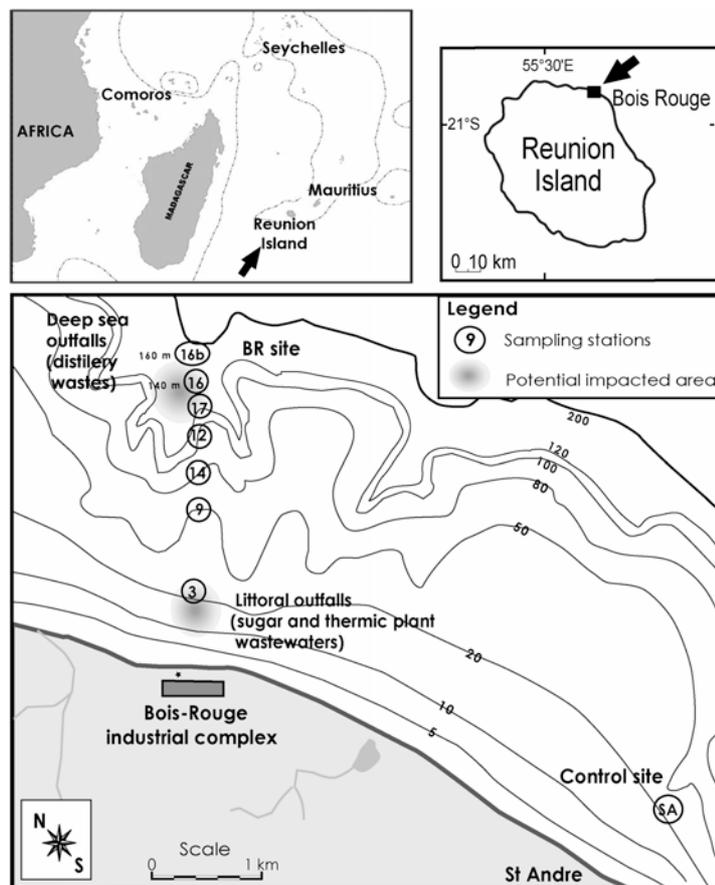


Figure 45: Map of the study area showing the Bois Rouge industrial complex (BR), the reference area (SA), the sampling stations and the two potentially impacted areas.

This coast is characterised by strong hydrodynamic conditions; the swell generated by trade winds regularly affects subtidal environments down to 10 m depth (Piton and Taquet, 1992). The coast is furthermore periodically subjected to hurricanes: Three significant hurricanes took place during the study period ('Ando' in January 2001 and 'Harry' and 'Dina' in March 2002).

The Bois Rouge (BR) industrial complex encompasses a sugar mill factory, a distillery and a thermic power plant using coal and cane detritus. It presents the specificity of producing two kinds of wastes, exported to the marine environment via two distinct pathways. The first type of effluent consists of large volumes of water that contain high loads of fine terrigenous particles and ashes but relatively little organic matter. These wastes originate from the sugar mill factory (range of 0.8 to 1.1 Tons of fine Particulate Dry Matter (TDM) by day; 0.023 g. l⁻¹ of total organic matter (TOM), turbidity of 41.8 NTU) and the thermic power plant (range of 0.33 to 0.98 TDM d⁻¹, 0.021 g. l⁻¹ of TOM, turbidity of 35 NTU) (DRIRE, pers. com.). They are flushed directly into the sea where they sediment in the nearshore subtidal environments. The second type of effluent originates from the distillery. It consists of large volumes (around 420 m³ d⁻¹ during 6 months each year) of wastewaters containing very high loads of fine terrigenous particulates (2.2 TDM d⁻¹, turbidity up to 200 NTU) and high organic content (Chemical Oxygen Demand of 105 g l⁻¹) and nutrients (K⁺: 9 g.l⁻¹; Cl: 6 g.l⁻¹). These wastes are purged by underground injection at -120 m depth. They then transit underground through basalts over 1.2 km, during which they are partially degraded (due to bio-methanisation processes). These wastes emerge in submarine sediments at 100 - 140 m depth (BRGM, 1992; Bigot, 2000).

Sample collection and processing

Sampling stations were located along a depth gradient, ranging from 20 to 160 m depth (Fig. 1, Table 1). Six stations (20-140 m depth) were sampled during the same season (spring) in 1994, 1996, 1999 and 2003 at BR. The station at 160 m depth was sampled only in 2003. A supplementary station (SA), situated approximately 5 km East of BR at 20 m depth, was surveyed during the same season and years. This station was not impacted by industrial effluents and was therefore considered as a shallow control site. The 1994 survey corresponds to the period when industrial surface effluents were minimal and underground injections were just starting, and is regarded as the “before” situation. Conversely, the 1996, 1999 and 2003 surveys correspond to the “after” situation, when subtidal environments were submitted to high littoral outfalls, and sustained high rates of underground injections.

Samples were collected using a 0.1 m² Van Veen grab. Only those grabs with a good penetration into the sediment (> 15 cm) were processed. At each station, 3 replicated grabs were collected for macrofauna analysis. A sub sample of sediment was taken from one grab

for the analysis of sediment characteristics. In total, 75 grabs were collected for macrofauna analysis and 25 sub samples for the assessment of sediment granulometry and organic content. Macrobenthos samples were sieved on a 1 mm round mesh. The retained fauna was fixed in 5 % formalin and then later identified to the lowest possible taxonomic level. Biomass (AFDW) was assessed for each taxa by drying (100 °C for 24 h) and ashing (450 °C for 5 h). For the rarer taxa, morphologically similar taxa were used to estimate AFDW, based on wet weight – AFDW relationships. Sediment grain size was assessed through dry sieving. Sediments were classified after Wentworth (1922). The silt fraction of each sample was also directly assessed by wet sieving using a 0.063 mm mesh. Total organic matter (TOM) was assessed by ashing at 450° C for 5 h, while total organic carbon content (TOC) was assessed using a sulfochromic oxydation method (Anne, 1945).

Statistical analyses

The initial composition and spatio-temporal changes in composition of macrobenthic fauna were assessed by non-metric multi dimensional scaling (MDS) based on a Bray-Curtis dissimilarity matrix using square-root transformed data (Clarke, 1993; Clarke and Warwick, 1994). The MDS of samples collected in 1994 separated the stations into three groups (shallow: 20 m depth; intermediate: 50 and 100 m depth; deep: > 100 m depth); a combination of temporal MDS and ANOSIM permutation tests was used to further examine the significance of temporal changes in macrobenthos composition at the intermediate and deep stations.

Temporal changes in macrobenthos composition were also assessed for each sampled station. We used univariate analyses based on: (1) species richness, abundance and biomass, (2) Shannon index (H'), Taxonomic diversity (Δ) and taxonomic distinctness (Δ^*) (Clarke and Warwick, 1999). Tests for changes in abundance and biomass were performed using one-way ANOVA; Levene's test was used to check for variance homogeneity. Changes in community structure were further compared using abundance/biomass (ABC) plots and the W statistic (Dauer et al., 1993; Warwick and Clarke, 1994). Subsequently, the contribution of species to between groups similarity were assessed using the SIMPER (similarity percentages) procedure (Clarke and Warwick, 1994). All tests were performed using the PRIMER® package (Clarke and Gorley, 2001).

Results

Sediment characteristics

In 1994, sediment grain size showed a shift in grain size composition between 20 m and 50 m depths (Table 8, Figure 46).

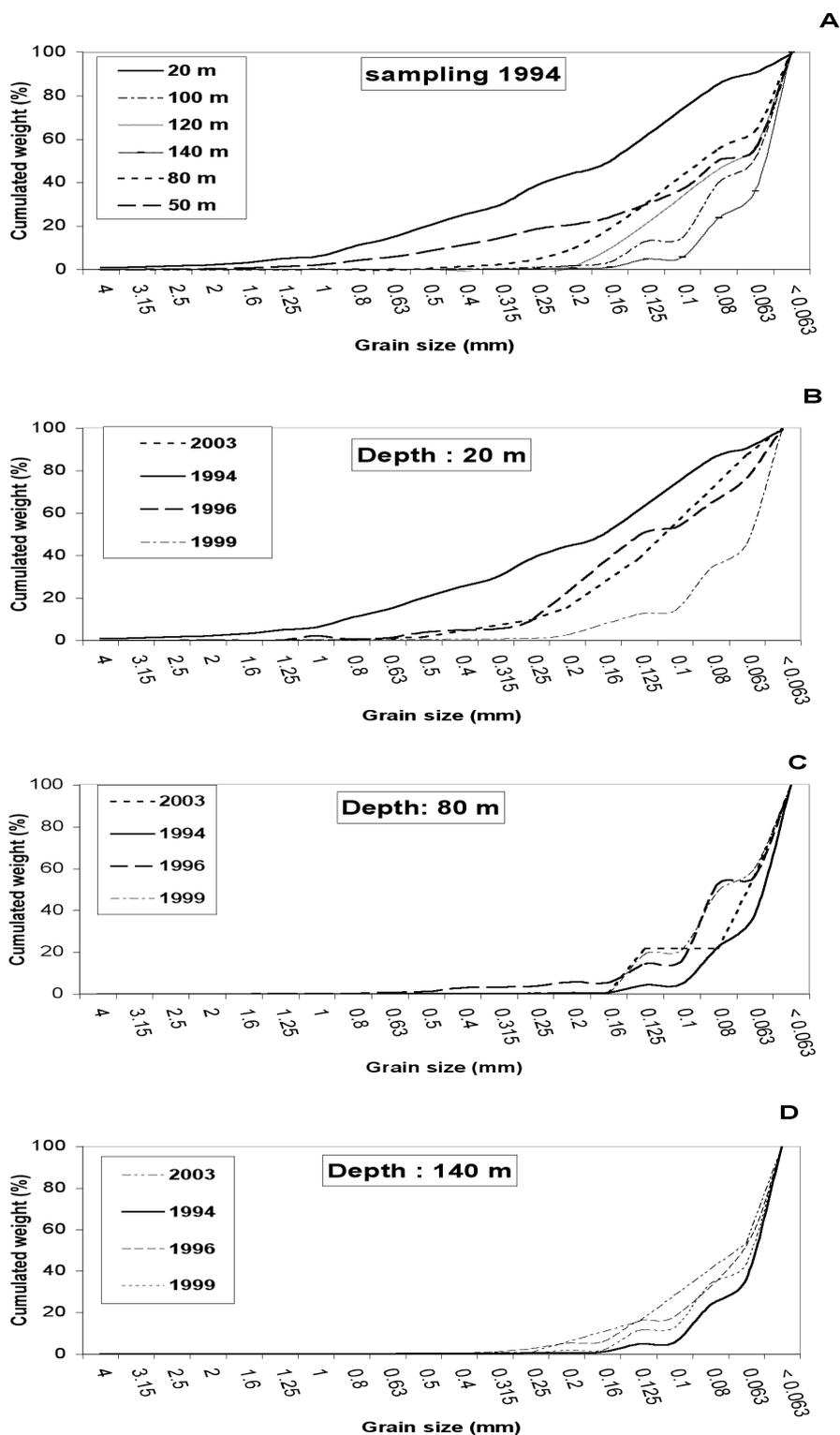


Figure 46: Cumulated grain size curves assessed in 1994 for all sampled depths at BR (A). Temporal changes in cumulated granulometry curves for stations BR 3 (B), BR 14 (C) and BR 16 (D).

Shallow sediments consisted mainly of very fine sands, while deep sediments were composed of muds. Temporal changes in granulometry were apparent only at the BR shallowest station (BR3, Figure 46 B), consisting of an increase of the smaller grain size classes between 1994 and 1999.

Tableau 8: Spatio-temporal changes in the main sediment characteristics on BR and SA sites. Silt: grain size fraction < 63 μm , TOM: Total Organic Matter, TOC: Total Organic Carbon. Values are provided in % DW.

Location	STATIONS	SA	BR 3	BR 9	BR 14	BR 12	BR 17	BR 16
	Lat.(S) / Long. (E) WGS 84	20°53 36 55°40 15	20°54 48 55°38 34	20°54 25 55°38 28	20°54 30 55°38 44	20°53 99 55°38 26	20°53 96 55°38 31	20°53 96 55°38 24
	Depth (m)	20	20	50	80	100	120	140
1994	Silt	7.2	9.3	18.8	36.2	48.7	43.4	63.9
	TOM	1.45	1.40	1.71	2.53	2.37	2.43	2.47
	TOC	-	-	-	-	-	-	-
1996	Silt	10.6	23.3	43.7	46.7	47.9	51.2	47.8
	TOM	0.72	1.00	1.71	2.31	2.37	2.28	2.14
	TOC	0.11	0.16	0.47	0.38	0.45	0.40	0.42
1999	Silt	0.3	54.3	23.8	40.1	47.4	46.7	56.6
	TOM	0.8	4.10	1.60	2.10	2.80	3.30	3.20
	TOC	0.01	1.03	0.35	0.41	0.48	0.67	0.66
2003	Silt	0.2	12.4	20.4	43.8	40.2	19.4	46.4
	TOM	0.6	2.48	1.20	1.70	1.60	2.10	1.80
	TOC	0.05	0.17	0.27	0.42	0.34	0.48	0.43

Subsequently, there was a decrease of fine particles between 1999 and 2003, resulting in sediment grain size to be very similar in 1996 and 2003. TOM and TOC correlated positively with the silt content ($p = 0.003$ and $p = 0.004$, respectively) and generally increased with depth (Table 8). Major temporal changes in TOM and TOC were again observed for the BR shallowest station, where maximal concentrations (4.10 and 1.03 % DW for TOM and TOC, respectively) were recorded in 1999 (Table 8). The SA shallow control site (SA, Figure 49 A) did not show any significant temporal change in granulometry between 1994 and 2003.

Macrobenthos

In total, 7885 individuals belonging to 174 taxa were collected during the present study (list available on request from first author). Polychaetes were dominant both in terms of number of taxa (89) and relative abundance (71.7 % of total macrofaunal abundance). The other dominant groups were crustaceans (30 taxa, 12.1 %), bivalves (15 taxa, 6.7 %), nemertean (2.5 %) and cnidarians (5 taxa, 2.8 %). Cnidarians sometimes represented high biomass, especially at BR stations between 50 and 80 m depth. Several Spionidae (e.g.,

Prionospio sp., *Laonice* sp.), Onuphidae (e.g., *Diopatra cuprea*), sipunculans (e.g., *Aspidosiphon cf. mülleri*) and nemerteans were consistently found during all 4 sampling years.

Baseline situation and spatial patterns on BR site

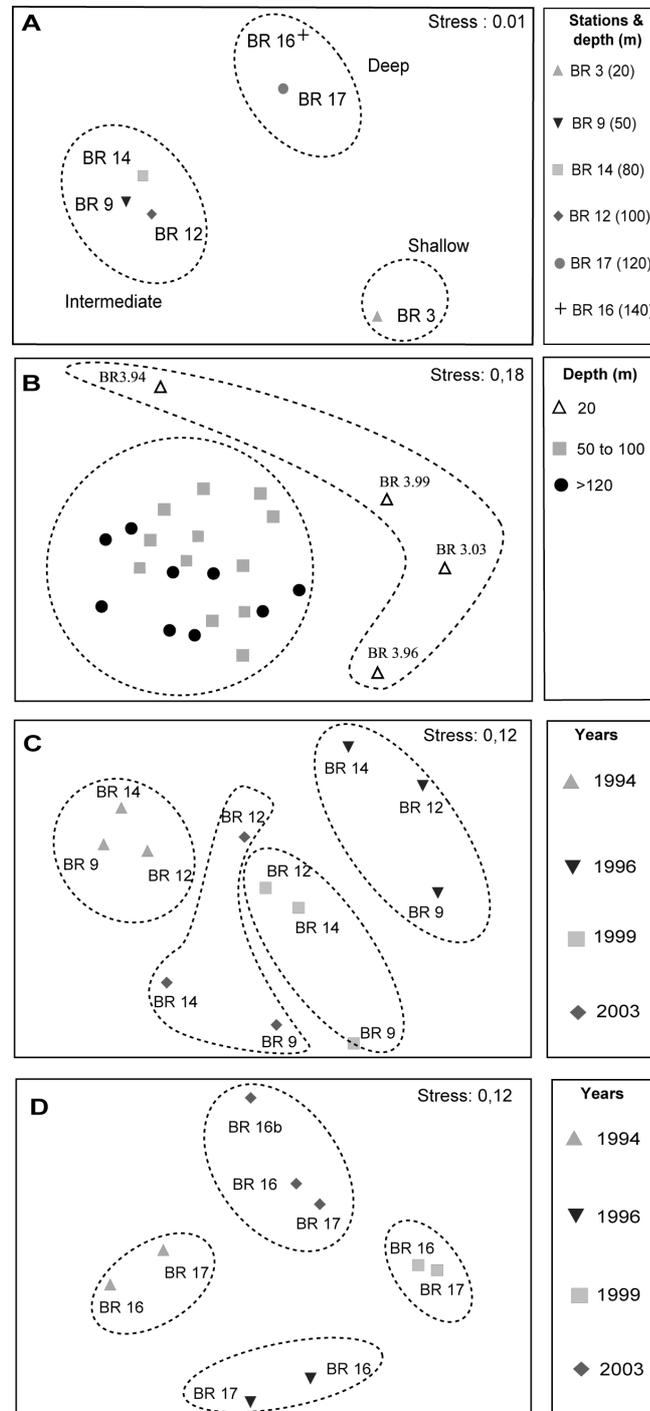


Figure 47: MDS plots for square root transformed macrobenthos taxa/abundance data. (A): Samples collected in 1994 with the distinction of 3 groups of stations: Shallow, Intermediate and Deep. (B): All samples collected during the present study are provided (datas for station BR 16b were only available for 2003). (C and D): Respectively, samples for intermediate and deep stations.

The MDS, based on the 1994 sampling, indicates the existence of three groups of stations (Figure 47 A).

The first corresponds to the shallow station (BR 3), the second to the intermediate stations BR 9, BR 14 and BR 12 (50 – 100 m depth), and the third group to the deep stations BR 17 and BR 16 (120 – 140 m depth). The main species characterizing these 3 groups of stations are listed in Table 9. The shallow station is characterized by dominance of the nemertean *Baseodiscus* sp., the crustacean *Ogyrides* sp. and the gastropod *Hastulla matheroniana*. The polychaete *Diopatra cuprea* was always present, but its contribution was rather low (6.8 % of total abundance). The intermediate station group was strongly dominated by the Spionidae *Prionospio elhersi*, *P. steenstrupi* and *Laonice quadridentata*, and the Capitellidae *Notomastus* sp. The three Spionidae were also dominant in the deep station group, together with the Sipunculan *Aspidosiphon muëlleri*. The main differences between the intermediate and deep station groups were related to the more important contributions of *P. elhersi* in the intermediate stations and of *P. steenstrupi* in the deep stations.

Temporal changes in macrobenthic community indices

The MDS, based on all macrobenthic samples collected throughout the study period, showed the presence of two groups (Figure 47 B). The first group comprises all samples collected at BR3, while the second group represents all the samples collected at the intermediate and deep stations. These results indicate the major temporal changes in macrobenthic assemblages that occurred at station BR3 between 1994 and 1996. Macrobenthos composition observed in 1999 and 2003 tended to be intermediate between these two extremes. A MDS of the samples from the intermediate and deep stations are shown in Figures 47 C and 47 D, respectively. Both intermediate and deep stations showed significant temporal change in the composition of macrobenthic assemblages (ANOSIM tests $p < 0.001$ in both cases). The temporal pattern of change in the intermediate stations resembled that of the shallow station, with extreme values for 1994 and 2003 and intermediate ones for 1996 and 1999. Conversely, samples from the deep stations showed more gradual change between 1994 and 2003.

The abundance of macrofauna (Figure 48 B) significantly differed between stations and sampling years (two-way ANOVA, $p < 0.001$ and $p = 0.008$ for station and sampling year, respectively) with temporal patterns differing among stations (interaction term: $p < 0.001$).

Temporal changes were most important at BR 3 (one-way ANOVA, $p = 0.007$) where abundances peaked in 1996 and 1999 (388 ± 43 and 516 ± 165 ind. 0.1 m^{-2} in 1996 and 1999, respectively). Conversely, temporal changes were minor at the SA shallow control site (11 ± 13 in 1994 to 10 ± 3 ind. 0.1 m^{-2} in 2003) and were not significant (one-way ANOVA, $p = 0.883$) (Figure 48 C). Temporal changes in abundances were not significant at the deeper stations except at BR 17 (one-way ANOVA, $p = 0.022$) where the highest abundance (182 ± 40 ind. 0.1 m^{-2}) was recorded in 1999.

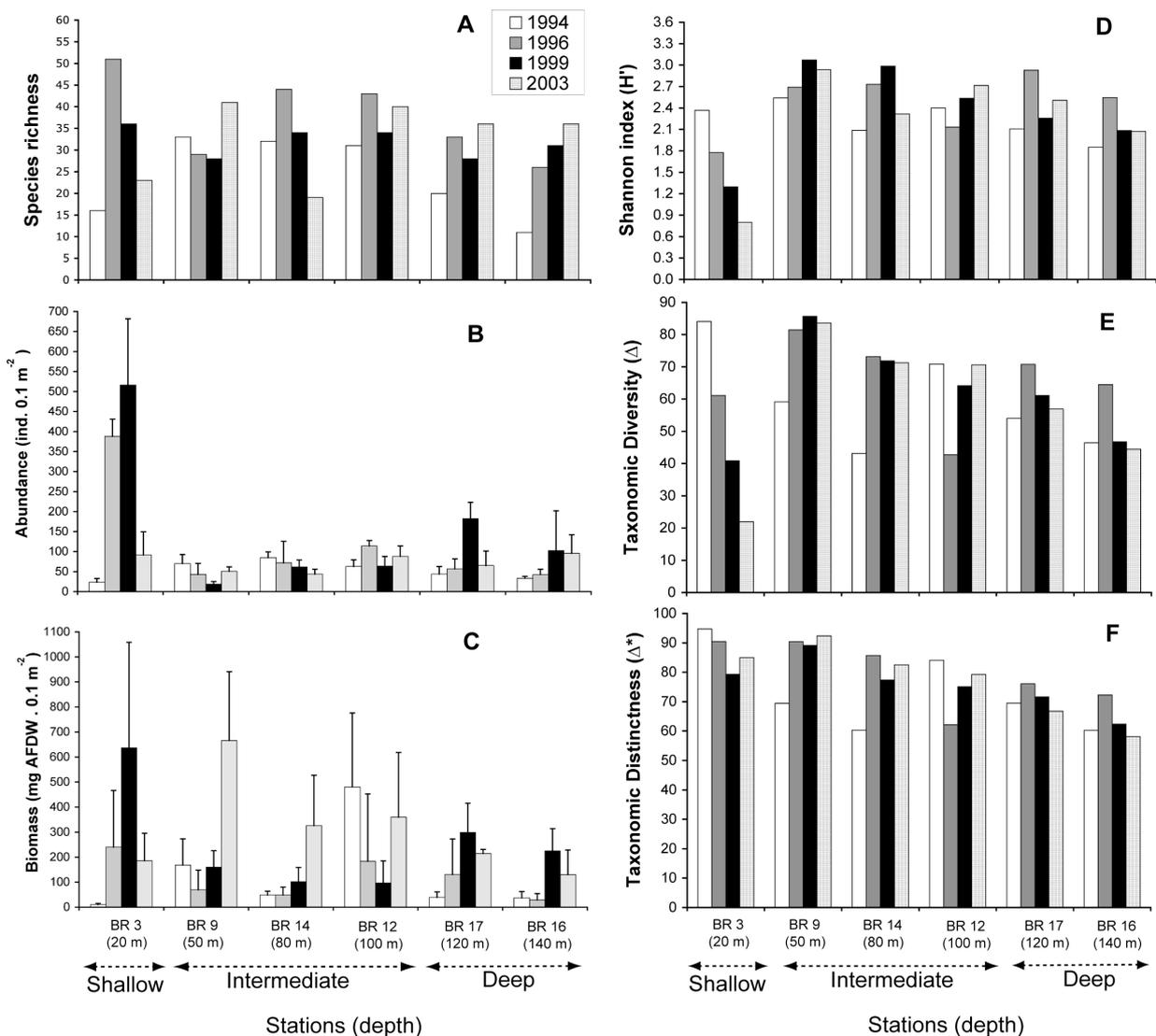


Figure 48: Temporal changes in species richness (A), mean abundance of macrofauna (B), mean biomass of macrofauna per unit of surface area (C), Shannon index H' (D), taxonomic diversity Δ (E), and taxonomic distinctness Δ^* (F).

Macrofaunal biomass (Figure 48 C) differed significantly between stations and sampling years (two-way ANOVA, $p < 0.049$ and $p < 0.001$ for station and sampling year, respectively), with a significant interaction term ($p < 0.001$) for these two factors. Overall,

the temporal changes were more important than spatial ones. At BR3, biomass varied significantly with time (one-way ANOVA, $p = 0.004$), with maximum values recorded in 1999 (0.64 ± 0.42 g AFDW 0.1 m^{-2} , Tukey Post-hoc test $p = 0.042$). Conversely, temporal variations at the SA shallow control site were not significant (0.03 ± 0.02 g AFDW 0.1 m^{-2} in 1994 to 0.007 ± 0.008 g 0.1 m^{-2} in 2003; one-way ANOVA, $p = 0.397$) (Figure 49 D). Temporal changes in the macrobenthic biomass were significant at intermediate stations BR 9 (50 m depth, one-way ANOVA, $p = 0.002$), and deep stations BR 17 (120 m depth, one-way ANOVA, $p = 0.021$) and BR 16 (140 m depth, one-way ANOVA, $p = 0.046$). At the latter depths, biomass was maximal in 1999 (0.30 ± 0.11 and 0.22 ± 0.08 g AFDW 0.1 m^{-2} , respectively for stations BR17 and BR16).

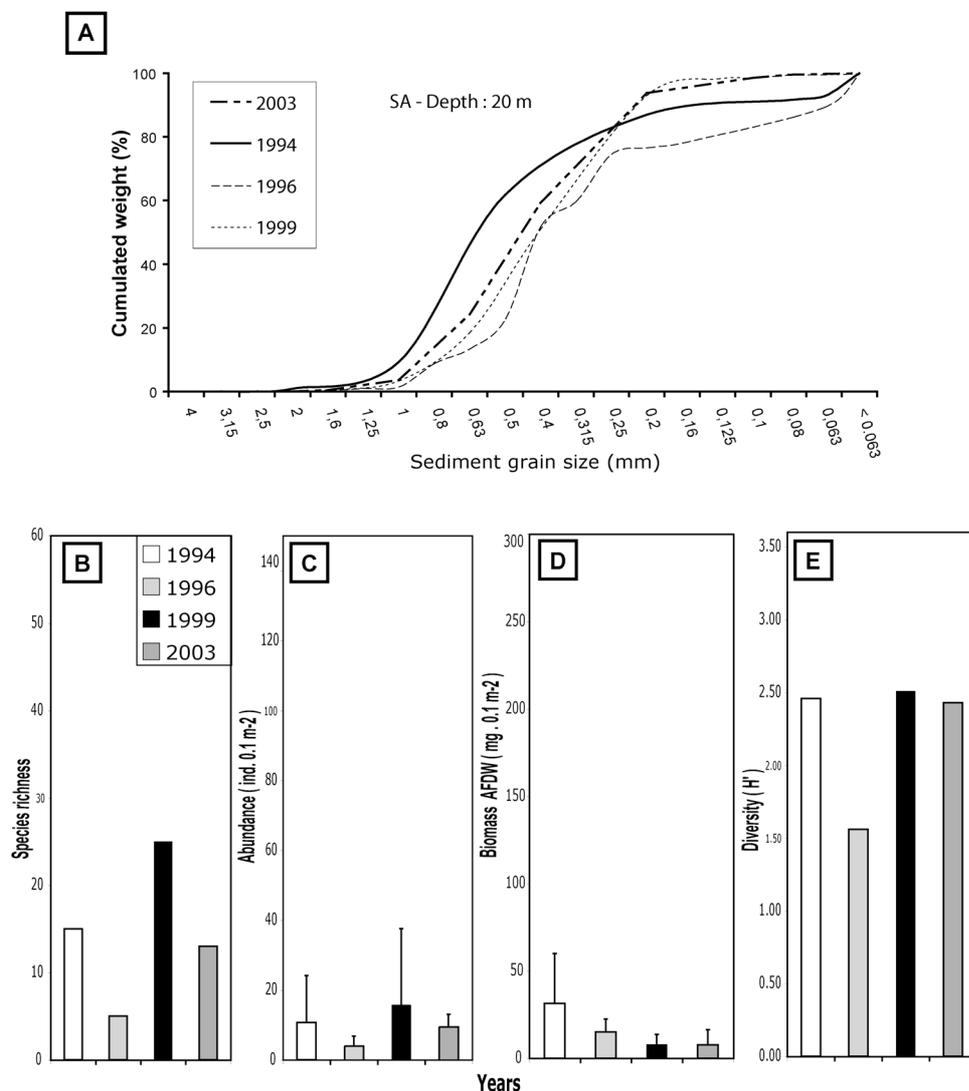


Figure 49: Temporal changes of St Andre (SA) shallow station (control site) in cumulated granulometry curves (A), macrofauna species richness (B), mean abundance (C), mean biomass (D), and Shannon index (H') (E).

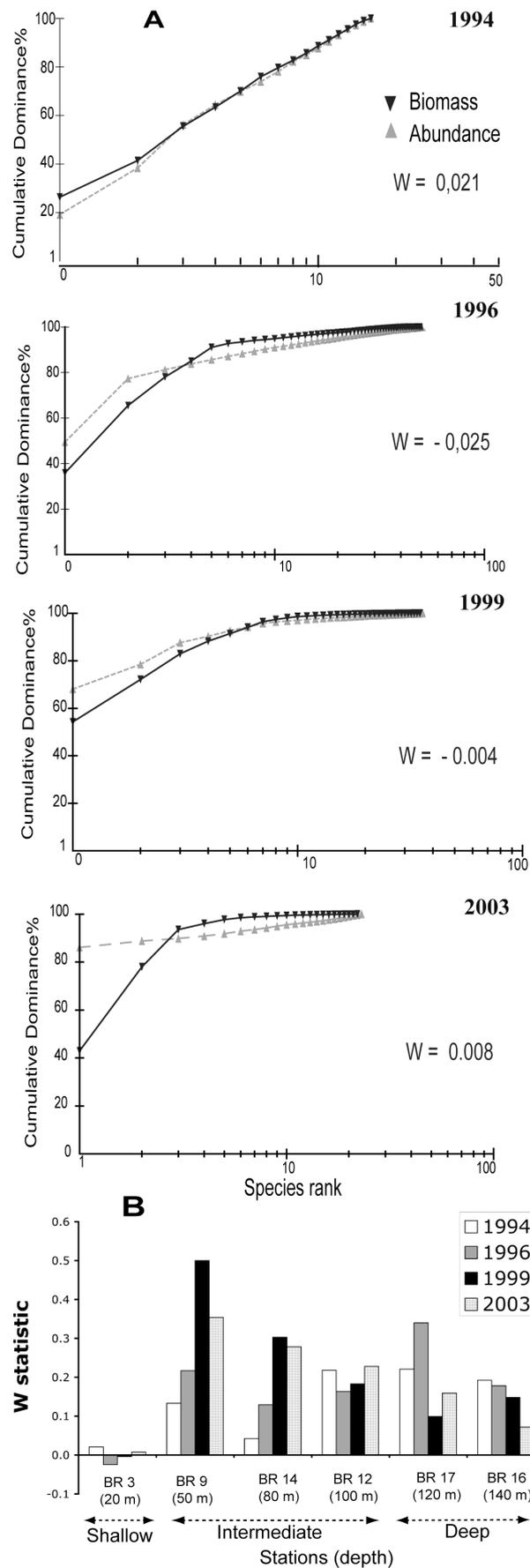


Figure 50: Temporal changes of ABC plots at station BR 3 (A) and temporal changes in the W associated statistic at all sampled stations (B).

Temporal patterns in species richness were observed at the shallow station BR 3 and, to a lesser extent at the deep stations BR 16 and BR 17 (Figure 48 A). At BR 3 species richness increased from 16 to 51 between 1994 and 1996 and then steadily decreased to 23 in 2003. Species richness tended to increase with time at BR 16 and BR 17 (from 11 to 36 and 20 to 36 between 1994 and 2003, respectively). At SA shallow station, temporal variations of species richness were relatively low between 1994 and 2003 (Figure 49 B).

Temporal changes in H' , Δ and Δ^* are shown in Figures 48 D, E and F. H' and Δ showed similar patterns with the most important changes observed at station BR3, where both indices decreased drastically between 1994 and 2003 (from 2.37 to 0.80, and from 84.0 to 21.9, respectively). This pattern was less clear for Δ^* (with values of 94.7 and 84.9 in 1994 and 2003, respectively).

ABC plots for different years of sampling at the shallow station BR3 are shown in Figure 50 A. Cumulative abundance and biomass curves from samples collected in 1994 were almost identical, with the abundance curve remaining below the biomass curve. In subsequent years, these two curves cross, reflecting the dominance of small-sized taxa. The W statistic reflects this pattern of temporal change, decreased from 0.021 in 1994 to -0.025 in 1996 (Figure 50 B). Contrastingly, W increased between 1994 and 1996 at the intermediate stations BR9 and BR 14, and decreased at the deep station BR 16.

Temporal change in BR species composition

The species contributing most to temporal changes in the composition of macrobenthos are presented in Table 9, while the corresponding contributions of dominant species in abundance and biomass are listed in Table 10.

At the shallow station, the two species contributing most to temporal changes were *Diopatra cuprea* (1994-2003) and the Corophiidae *Siphonoecetes* sp. (1994-1999) (Table 9). The Capitellidae *Dasybranchus cf. caducus* also contributed significantly to differences in macrobenthos composition between 1999 and 2003. In 1994, the shallow station was mostly dominated by the nemertean *Baseodiscus* sp., the gastropod *Hastulla matheroniana* and several crustaceans (e.g., *Ogyrides* sp. and *Leptochelia* sp. (Table 10). *Diopatra cuprea* was also present but its relative abundance was low. This species became dominant together with the crustacean *Siphonoecetes* sp., the polychaete Spionidae *Aonides oxycephala* in 1996, and with the Capitellidae *Dasybranchus cf. caducus* in 1999 (Table 10). During these years, *Diopatra cuprea* and *Dasybranchus caducus* accounted for more than 90 % of total macrobenthos abundance (Table 10).

Tableau 9: Species contributions to temporal changes in BR macrobenthos composition within each group of stations as revealed by the SIMPER procedure. The contribution (%) of each species to between-year dissimilarities are provided in brackets. In bold the species with an important contribution to year dissimilarities. (A : Shallow ; B : Intermediate ; C : Deep).

	1994	1996	1999	2003
1994				
1996	Siphonoecetes sp (48.3) Diopatra cuprea (15.9) Myriochele cf. picta (2.9) Ogyrides sp (2.6) Erichthonius sp (2.5)			
1999	Diopatra cuprea (62.9) Dasybranchus cf. caducus (7.9) Timoclea concinna (6.4) Ogyrides sp (2.1) Lioconcha philipinarum (1.9)	Diopatra cuprea (40.2) Siphonoecetes sp (28.7) Dasybranchus cf. caducus (6.1) Timoclea concinna (5.1) Erichthonius sp (1.6)		
2003	Diopatra cuprea (44.4) Ogyrides sp (7.5) Baseodiscus quinq. (7.4) Hastulla matheroniana (6.9) Prionospio ehlersi (4.0)	Siphonoecetes sp (45.8) Diopatra cuprea (26.3) Erichthonius sp (2.3) Myriochele cf. picta (2.1) Aonides oxycephala (2.0)	Diopatra cuprea (62.7) Dasybranchus cf. caducus (9.1) Timoclea concinna (7.3) Lioconcha philipinarum (2.2) Ancistrosyllis parva (2.1)	
	1994	1996	1999	2003
1994				
1996	Prionospio ehlersi (16.8) Spio pacifica (15.8) Antipathes sp (4.6) Laonice quadridentata (4.3) Notomastus sp (3.5) Diopatra cuprea (1.2)			
1999	Prionospio ehlersi (27.0) Diopatra cuprea (62.9) Antipathes sp (6.4) Laonice quadridentata (4.6) Prionospio steenstrupi (3.8)	Sio pacifica (18.8) Prionospio ehlersi (12.2) Diopatra cuprea (8.8) Aspidosiphon cf. muelleri (4.4) Prionospio steenstrupi (2.9)		
2003	Prionospio ehlersi (21.7) Prionospio steenstrupi (7.9) Antipathes sp (7.1) Heterocyathus aequicostatus (5.9) Notomastus sp (4.1)	Sio pacifica (16.9) Prionospio ehlersi (8.7) Prionospio steenstrupi (5.5) Heterocyathus aequicostatus (5.3) Gammaridae sp undet. (5.1)	Prionospio ehlersi (11.9) Diopatra cuprea (9.8) Prionospio steenstrupi (8.5) Heterocyathus aequicostatus (7.8) Antipathes sp (5.4)	
	1994	1996	1999	2003
1994				
1996	Spio pacifica (14.6) Prionospio steenstrupi (11.1) Prionospio ehlersi (9.1) Myriochele cf. picta (7.0) Samythella cf. affinis (5.4)			
1999	Laonice cirrata (18.2) Diopatra cuprea (16.1) Prionospio steenstrupi (9.8) Prionospio ehlersi (8.7) Dasybranchus cf. caducus (5.3)	Laonice cirrata (16.1) Diopatra cuprea (12.5) Spio pacifica (11.5) Prionospio steenstrupi (5.6) Prionospio ehlersi (5.4)		
2003	Prionospio ehlersi (20.0) Prionospio steenstrupi (14.7) Diopatra cuprea (7.4) Antipathes sp undet. (6.7) Laonice quadridentata (5.1)	Prionospio ehlersi (16.6) Spio pacifica (13.2) Prionospio steenstrupi (9.5) Diopatra cuprea (6.6) Myriochele cf. picta (5.1)	Laonice cirrata (17.2) Prionospio ehlersi (14.5) Diopatra cuprea (13.8) Prionospio steenstrupi (8.4) Dasybranchus cf. caducus (5.2)	

Tableau 10: Temporal change in relative abundance and biomass of dominant species at BR. Relative abundance (RA): % of total number of macrobenthic animals; biomass (AFDW) : mg. m⁻². SD: standard deviation. Dominant species are listed in bold. Pol: polychaetes, Sip: sipunculans, Nem: nemerteans, Cni: cnidarians, Biv: bivalves, Gas: gastropods, Ech: echinoderms.

	Taxa	Families	Main Species	1994		1996		1999		2003	
				RA	AFDW (SD)	RA	AFDW (SD)	RA	AFDW (SD)	RA	AFDW (SD)
SHALLOW (20 m)	Pol	Capitellidae	<i>Notomastus</i> sp	6.8	8.3 (0.2)						
	Pol	Eunicidae	<i>Diopatra cuprea</i>	6.8	9.8 (0.02)	12.6	860.4 (107.5)	84.0	3451.7 (1032.1)	90.9	623.2 (59.4)
	Pol	Spionidae	<i>Aonides oxycephala</i>			3.8	14.9 (2.1)				
	Pol	Owenidae	<i>Myriochele cf. picta</i>			3.4	1.7 (2.1)				
	Pol	Capitellidae	<i>Dasybranchus cf. caducus</i>					7.2	686.7 (65.0)		
	Nem	-	<i>Baseodiscus</i> sp	22.9	17.6 (12.1)						
	Gas	Terebridae	<i>Hastulla matheroniana</i>	20.9	18.8 (1.2)						
	Sip	Aspidosiphonidae	<i>Aspidosiphon cf. muelleri</i>	8.3	2.5 (1.1)						
	Ech	Lovenidae	<i>Lovenia elongata</i>							1.1	1017.5 (-)
	Cru	Caridae	<i>Ogyrides</i> sp	21.7	4.7 (3.5)						
	Cru	Processidae	<i>Processa</i> sp	2.1	3.3 (2.8)						
	Cru	Tanaidacean	<i>Leptochelia</i> sp	2.1	1.2 (1.03)						
	Cru	Corophiidae	<i>Siphonoecetes</i> sp			68.6	711.1 (657.1)				
		TOTAL (%)	91.7		88.4		91.2		92.0		
INTERMEDIATE (50 to 100 m)	Pol	Spionidae	<i>Prionospio ehlersi</i>	52.4	45.9 (22.8)	33.3	134.5 (131.1)	14.2	11.9 (14.6)	29.9	17.6 (14.7)
	Pol	Spionidae	<i>Prionospio steenstrupi</i>	8.5	110.9 (52.7)	3.7	394.5 (332.1)	3.2	63.7 (45.1)	2.1	94.2 (14.4)
	Pol	Capitellidae	<i>Notomastus</i> sp	7.5	33.1 (21.1)			5.5	12.8 (11.0)		
	Pol	Spionidae	<i>Laonice quadridentata</i>	6.0	24.7 (25.3)			3.3		5.5	
	Pol	Eunicidae	<i>Lumbrineris</i> sp	5.7	8.1 (4.2)			4.5			
	Pol	Pilargidae	<i>Ancistrosyllis parva</i>	2.9	14.3 (7.4)	3.7	5.3 (6.0)	5.3	8.2 (1.1)	14.8	14.5 (11.2)
	Pol	Eunicidae	<i>Diopatra cuprea</i>			4.8	185.4 (35.8)	20.6	83.9 (8.8)	19.6	26.1 (4.5)
	Pol	Eunicidae	<i>Oneone fulgida</i>	2.2	14.7 (1.6)						
	Pol	Serpulidae	<i>Ditrupea gracillima</i>	1.9	4.3 (3.8)	4.2	3.2 (3.8)				
	Pol	Owenidae	<i>Myriochele cf. picta</i>			9.7		3.1			
	Pol	Cirratulidae	<i>Cirratulus cf. africanus</i>					2.0			
	Sip	Aspidosiphonidae	<i>Aspidosiphon cf. muelleri</i>	2.6		8.5	8.5 (14.3)	7.4	3.8 (3.0)	8.3	
	Nem	Nemertian	<i>Baseodiscus</i> sp	1.1	0.4 (0.5)			5.0		3.7	156.5 (17.9)
	Gas	Turritellidae	<i>Turritella auricincta</i>			3.7	6.3 (5.0)				
	Gas	Pyramidellidae	<i>Pyrene</i> sp					2.3			
	Cni	Dendrophyllidae	<i>Heterocyathus aequicostatus</i>					2.2	1205.7 (261.0)	-	2034.7 (331.9)
	Cni	-	<i>Antipathes</i> sp					2.1	332.4 (486.1)	5.1	1156 (180.8)
	Biv	Veneridae	<i>Timoclea concinna</i>			6.0	2.4 (1.4)	6.0			
	Biv	Veneridae	<i>Lioconcha philipinarum</i>			3.5	9.5 (11.0)				
Biv	Mytilidae	<i>Amygdalum soyoae</i>			3.2	62.4 (7.1)					
Biv	Tellinidae	<i>Tellina</i> sp			1.5	1.5 (2.0)	1.6				
		TOTAL (%)	90.7		85.9		88.4		90.6		
DEEP (>100 m)	Pol	Spionidae	<i>Prionospio steenstrupi</i>	33.9	313.1 (17.6)	13.4	140.3 (12.4)	7.7	2070.1 (163.6)	25.1	191.1 (14.7)
	Pol	Spionidae	<i>Prionospio ehlersi</i>	28.4	8.0 (0.9)	3.1	1.1 (1.5)	4.2	1.5 (0.1)	39.6	41.8 (39.0)
	Pol	Spionidae	<i>Laonice quadridentata</i>	8.7	19.4 (1.8)					2.6	6.1 (6.4)
	Pol	Eunicidae	<i>Lumbrineris</i> sp	5.1	6.9 (0.3)						
	Pol	Capitellidae	<i>Notomastus</i> sp	4.2	15.2 (2.3)	2.5	165.6 (26.2)			3.6	20.2 (16.1)
	Pol	Pilargidae	<i>Ancistrosyllis parva</i>	2.7	8.7 (3.5)	1.5				2.0	6.7 (1.2)
	Pol	Owenidae	<i>Myriochele</i> sp			28.8	3.2 (1.2)	3.1		1.7	
	Pol	Ampharetidae	<i>Samythella affinis</i>			16.3	8.4 (6.3)				
	Pol	Spionidae	<i>Spio pacifica</i>			8.7					
	Pol	Eunicidae	<i>Diopatra cuprea</i>			4.6	27.8 (4.1)	37.6	248.6 (161.7)	3.8	81.7 (13.7)
	Pol	Spionidae	<i>Laonice cirrata</i>					21.7	448.5 (348.7)		
	Pol	Capitellidae	<i>Notomastus</i> sp					4.0			
	Pol	Ampharetidae	<i>Ampharete acutifrons</i>							5.9	13.8 (9.2)
	Pol	Glyceridae	<i>Glycera prashadi</i>					2.1			
	Sip	Aspidosiphonidae	<i>Aspidosiphon cf. muelleri</i>	6.1	2.5 (0.3)	2.2	0.9 (0.1)	2.2	1.6 (1.8)	5.4	4.8 (0.8)
	Nem	Nemertian	<i>Baseodiscus</i> sp	2.5	4.4 (0.5)					1.7	176.8 (26.8)
	Ech	Lovenidae	<i>Lovenia elongata</i>	< 1	203.5 (-)			< 1	2035.1 (1017.7)	< 1	565.3 (53.6)
	Biv	Tellinidae	<i>Tellina</i> sp			2.2	1.7 (2.2)				
	Biv	Lucinidae	<i>Pillusina neglecta</i>			4.6	0.3 (0.3)	2.3			
Biv	Veneridae	<i>Timoclea concinna</i>					2.7				
Biv	Mytilidae	<i>Amygdalum soyoae</i>			2.1	102.9 (20.2)	2.6	514.5 (56.4)			
		TOTAL (%)	91.6		90.0		90.2		91.5		

Diopatra cuprea was also dominant in 2003. Conversely, the nemertean *Baseodiscus* sp. and the gastropod *Hastulla matheroniana*, abundant at BR3 in 1994, were not found during subsequent years.

At the intermediate station group, the species contributing most to temporal changes were *Prionospio elhersi* (1994-2003) and the Spionidae *Spio pacifica* (1994-1999), while *Diopatra cuprea* contributed significantly to differences in macrobenthos composition between 1999 and 2003 (Table 9).

At the deep station group, temporal changes in the macrobenthos composition were mainly due to Spionidae polychaetes (*Prionospio steenstrupi*, *P. elhersi*, *Spio pacifica* and *Laonice cirrata*). *Diopatra cuprea* further contributed to differences observed between 1996 and 1999 (Table 9).

In 1994, *Prionospio elhersi*, *P. steenstrupi* and to a lesser extent *Laonice quadridentata* were dominant at intermediate and deep stations. *Diopatra cuprea* was completely absent at that time (Table 3). Both *P. elhersi* and *P. steenstrupi* were consistently found at intermediate and deep stations between 1996 and 2003. However, their relative abundances tended to be lower in 1996 and 1999 than in 1994, whereas *Diopatra cuprea* tended to increase and its relative abundance reached 20.6 and 37.6% in 1999 at intermediate and deep stations, respectively (Table 3). In addition, several taxa of cnidarians (i.e., *Heterocyathus aequicostatus*, *Antipathes* spp.) and echinoderms (i.e., *Lovenia elongata*) were often low in abundance but occasionally featured high biomass.

Discussion

Description of benthic communities and comparisons

So far, inventories and quantitative descriptions of macrobenthic assemblages of soft-bottom habitats at Reunion Island have been limited to a few taxa: sipunculans (Saiz Salinas, 1993) echinoderms (Vadon and Guille, 1984), cnidarians and polychaetes (Faure, 1982). The present study records 171 taxa, 146 of which are new records. This study, therefore, represents a significant contribution to our knowledge of the biodiversity of soft-bottom macrofauna at Reunion Island, and more generally, that of the southwest Indian Ocean. Macrobenthic assemblages are dominated by polychaetes (89 species, 71.7 % in abundance), but crustacean, bivalves and echinoderms are also common.

Dominance of polychaetes in tropical macrobenthos has been reported by several authors (Alongi, 1990; Lancellotti and Stotz, 2004; Frouin, 2000; McCarthy et al., 2000; Paiva, 2001; Shin and Ellingsen, 2004).

The results from the 1994 sampling, corresponding to the undisturbed condition, are used to: (1) make quantitative comparisons between the macrobenthic assemblages at Reunion Island and those from other tropical and subtropical habitats, and (2) describe the spatial pattern of macrobenthic assemblages related to depth. This description of the initial situation provides a reference to evaluate the observed temporal changes related to disturbance from industrial effluents.

Quantitative comparisons between Reunion Island and other tropical habitats

The mean macrofaunal abundances recorded during the present study vary between 137 (BR 3, 20 m) and 850 ind. m⁻² (BR 14, 80 m). These values are somewhat higher than those (32 - 333 ind. m⁻²) reported by Makarov and Averin (1968) for the Mozambique Channel. Macrobenthic abundances similar to our values were reported by Long and Poiner (1994) and Currie and Isaacs (2005) for open shore reference areas as the Gulf of Carpentaria and a southern Victorian coast in Australia. Abundance of macrobenthos in tropical soft-bottom habitats was similar in French Polynesia (222 ind. m⁻² but for macrofauna sorted on a 2 mm mesh, Frouin, 2000) and in Hawaiï (491 ind. m⁻² for macrofauna sorted on a 0.5 mm mesh, McMarty et al, 2000). Generally, these abundances are in the lower range of values obtained for non perturbed tropical benthic communities, since other studies reported much higher maximal abundances (up to several thousands ind. m⁻²: Alongi, 1989c; Lancellotti and Stotz, 2004; Cruz-Motta and Collins, 2004; Taddei and Frouin, 2005).

Mean biomass per unit surface area recorded during the present study ranged from 0.1 (BR 3, 20m) and 4.8 g AFDW m⁻² (BR 12, 100m). These values are similar to those reported by Makarov and Averin (1968) for the Mozambique Channel (0.7 - 3 g AFDW m⁻²) and by Parulekar and Ansari (1981b) for the Malacca Strait (1.8 g AFDW m⁻²). Other tropical soft-bottom habitats yielded similar values: 6.5 g AFDW m⁻² in North-West Australia (Long and Poiner, 1994); 0.9 - 3.4 g AFDW m⁻² in North-East Australia (Alongi, 1989c), and 1.5 g AFDW m⁻² in Tahiti (Frouin, 2000).

Depth-related spatial patterns in granulometry and macrobenthic assemblages

The MDS based on the 1994 macrofaunal data shows a typical change in macrobenthos composition with depth (Snelgrove, 1999), probably directly related to depth gradients in

sediment grain size composition (Snelgrove and Butman, 1994; Karakassis and Eleftheriou, 1997; Ellingsen, 2002). On the east coast of Reunion Island, the exposed conditions together with the narrowness of the insular shelf and steepness of the slope result in a marked vertical gradient in hydrodynamism with associated granulometric sorting of sediments. Sediments in shallow subtidal habitats are dominated by fine sand fractions while silts increase progressively below 50 meter depth. This pattern is coherent with a faunal distinction between shallow, intermediate and deep station groups resulting from the MDS. A similar pattern has been described in the Southern Californian coast (Bergen et al., 2001).

At Reunion Island, changes in benthic community composition relative to depth also seem clearly related to changes in sediment granulometry. Shallow sublittoral assemblages are characterized by a pool of species including gastropods (*Hastulla matheroniana*), crustaceans (*Ogyrides* sp., *Processa* sp, *Leptochelia* sp.), nemerteans and polychaetes (*Diopatra cuprea*, *Sthenelais* spp., *Sigalion mathildae*), which are often carnivores and/or scavengers. These taxonomic groups are often found in sandy habitats (open shore and coral reef environments) where strong hydrodynamic conditions prevail (Frouin, 2000; Bergen et al., 2001; Lancellotti and Stotz, 2004). In the intermediate and deep station groups, macrofaunal abundance and diversity were high and generally dominated by surface deposit feeders, which is coherent with previous observations by Bergen et al. (2001). In Reunion Island, these deposit feeders were mainly represented by Spionidae (e.g *Prionospio steenstrupi*, *P. ehlersi*, *Laonice quadridentata*), Capitellidae (e.g *Notomastus* spp.), Ampharetidae (e.g *Samythella affinis*, *Ampharete cf. acutifrons*, *Samytha* sp.) and sipunculans. Carnivorous species belonging to Pilargidae (*Ancistrosyllis parva*), Glyceridae (*Glycera prashadi*, *Goniada emerita*), Eunicidae (e.g *Lumbrineris* spp., *Diopatra cuprea*, *Oenone fulgida*) were often well represented. Conversely, only few suspension feeders were found at intermediate depth. Finally, it should be noted that cnidarians such as *Heterocyathus aequicostatus* and *Antipathes* sp. were characteristic of this intermediate group.

Overall, the deep station group showed a macrofaunal composition close to that found at the intermediate stations. The main differences were the switch of dominance between the Spionidae *Prionospio ehlersi* (dominant in the intermediate stations) and *Prionospio steenstrupi* (dominant at the deep stations), and the occurrence of higher abundances of some Ampharetidae (*Ampharete cf. acutifrons*, *Samytha* spp), Aspidosiphonidae (*Aspidosiphon cf. muëlleri*) and echinoderms (*Lovenia elongata*, *Brissopsis luzonica*) in the deep group.

Responses to disturbances

Our sampling design consisted in repeated collections along a depth gradient before and after the onset of disturbances related to the expansion of the Bois Rouge industrial complex and related increases in wastewater effluents. We thus used a typical Before-After-Control-Impact design, which is more powerful than spatial approaches alone (Ferraro et al., 1991; Underwood, 1996, 1997), and allows for a better differentiation between anthropic and natural fluctuations (Trush et al., 1994; Ysebaert and Herman, 2002; Morrissey et al., 2003).

During the present study, temporal changes in sediment characteristics and macrofaunal composition were recorded mainly at the shallow station BR 3; smaller changes in macrofaunal composition were observed at the deeper stations.

At BR 3, there was a gradual increase of silts and sediment organic contents between 1994 and 1999. These increases are probably directly related to the discharges to the seashore of silt-laden effluents from the sugar mill and thermic power plant. At the SA shallow station (control site), there was no such trend of temporal changes in sediment granulometry. The SA site without industrial influence is also useful to separate the natural (hurricane) and anthropogenic effects. The changes observed at BR 3 are quite typical for areas impacted by effluents rich silt and organic matter (Heip, 1995; Frouin, 2000; Widdicombe and Austeen, 2001; Cummings et al., 2003). Notwithstanding continued effluent discharges (Bigot, unpubl. data), the silt fraction and organic contents of sediments collected at BR 3 tended to decrease between 1999 and 2003. A possible explanation for such decreasing trend is the passage of three major hurricanes during the study period. Such violent storms can generate high waves and strong coastal currents, causing a quick dispersion of fine slowly-sinking terrigenous particles (Norkko et al., 2002; Holte and Oug, 1996; Grémare et al., 2003).

At station BR 3, temporal changes in sediment composition were accompanied by changes in the macrobenthic assemblages. After 1994, both the abundance (5169 ind. m⁻²) and biomass (6.4 g m⁻²) increased and peaked in 1999. Conversely, at the SA control station, abundance and biomass did not increase significantly over time and were characterized by low values (160 ind. m⁻²; 0.3 g AFDW.m⁻² typical for shallow environments in a high hydrodynamic setting (Frouin, 2000). The attained values are also comparable to those reported for organically rich but non-perturbed tropical macrobenthos: 5770 ind. m⁻², 7 g AFDW m⁻² in NE Arabian Sea, (Parulekar and Wagh, 1975). From 1994 – 2003, diversity (H') decreased steadily due to a decrease in evenness but not in species richness. Taxonomic distinctness tended to decrease between 1994 and 1999 and subsequently increased after 1999. The W statistic of ABC curves was also negative in 1996 and 1999 and back to

positive value in 2003. Most indices thus showed different patterns of changes between 1994 and 1999 and between 1999 and 2003. This pattern exactly matches temporal changes in sediment characteristics and may be indicative of a recovery between 1999 and 2003. However, this is not due to diminishing industrial outfalls during that time period. The temporal changes in the composition of macrobenthos that occurred at station BR3 involved primarily two species, the Eunicidae *Diopatra cuprea* and the Corophiidae *Siphonoecetes* sp. While *Siphonoecetes* sp. contributed only to differences between 1996 and 1994/1999, *Diopatra cuprea* contributed to differences between all successive sampling years.

Abundance of species of the same genus had often been recorded in other tropical island areas, but for our sediment stabilizing properties (Dreyer et al., 2005; Bailey Brock, 1984). The proliferation of opportunistic species in early phases of secondary succession is a well-known phenomenon (Pearson and Rosenberg, 1978). Opportunists are usually small-sized surface deposit-feeders, which exhibit continuous or semi-continuous reproduction. They are adapted to rapidly colonize open environments and are successful competitors when the availability of organic matter is high. As far as polychaetes are concerned, typical examples of opportunists are the Capitellidae and the Spionidae (Oug, 1998; Bailey Brock et al., 2002; Diaz-Castaneda and Harris, 2004). During the present study, the Eunicidae *Diopatra cuprea* reached very high abundance (3500 ind. m⁻²) and biomass per unit of surface area (3.4 g AFDW m⁻²) at station BR3. Moreover, these peaks were associated with high sedimentary organic contents, which suggest that *Diopatra cuprea* should be considered as an opportunistic species indicative of organic enrichment. Conversely, the Corophiidae such as *Siphonoecetes* sp. are known to feature instable population dynamics resulting in sharp peaks in abundance correlated with the nature of the sediment, locally favourable environmental conditions and the interaction with other species (Zajac and Whitlatch, 1982; Cunha et al., 2000). Therefore, we believe that the high abundance of *Siphonoecetes* sp. recorded in 1996 at station BR 3, and also locally observed at other sampling stations (Bigot, in prep.), may not directly be related to organic enrichment but rather due to a “bloom” noticed in 1996. Results of the MDS suggest that macrofaunal compositions at station BR3 were most different in 1994 and 1996 and that faunal compositions recorded in 1996 and 1999 were intermediate. The highly variable abundance of *Siphonoecetes* sp contributed to this result. When this species was removed from the MDS analysis (results not shown), macrofaunal compositions differed most between 1994 and 2003, with those in 1996 and 1999 at intermediate positions. Temporal changes of macrofaunal compositions then became fully coherent with those of the analysis of the main sediment and macrobenthos

characteristics. Thus, changes observed between 1994 and 1999 likely reflect the effects of industrial outfalls at the seashore. The decreases in evenness, H' , taxonomic diversity and taxonomic distinctness together with increases in abundance and biomass recorded during that period of times are also clear signs of disturbance.

The changes observed between 1999 and 2003 are not necessarily signs of recovery, but more likely the outcome from another source of disturbance: hurricanes. The effects of such events on macrobenthos have rarely been studied (Dobbs and Vozarik, 1983). The results are somehow controversy and highly site-specific (Dreyer et al., 2005; Posey et al., 1996; Dobbs and Vozarik, 1983). Botherway et al (2002) reported an immediate decrease in abundance, biomass and diversity of macrobenthos due to storm drain discharge, while Sola and Paiva (2001) and Norkko et al. (2002) reported similar trends in polychaete assemblages and whole communities immediately after storms, with quick recovery after the disturbance. Therefore, the changes observed at BR 3 between 1999 and 2003 may well be the effect of hurricanes.

The deep stations were potentially impacted by the second type of effluents originating from the distillery and transiting to this area by an underground pathway. Even though the sediment and organic matter loads of these effluents were higher than those of the littoral outfalls, temporal changes in sediment and macrofaunal characteristics were much smaller at the deep stations than at the shallow one. Nonetheless, an increase in species richness and slight increases in abundance and biomass were observed at the deep stations; H' and taxonomic distinctness did not show any clear temporal patterns, while the W statistics associated to ABC curves decreased but remained always positive. The MDS and associated ANOSIM tests further showed significant temporal changes in macrobenthos composition at the deep stations. These changes mostly concerned polychaetes and more specifically Spionidae, suggesting a slight nutrient enrichment from these effluents (Maurer et al., 1998; Bolam and Fernandes, 2002). Thus, while showing preliminary signs of nutrient enrichment, macrobenthic assemblages at the deep stations were not strongly disturbed. This observation is surprising, as the wastes from the distillery have much higher organic contents and terrigenous particles than the effluents from the sugar mill and thermic power plant. The lower impact on the benthic ecosystem must be due to the mode of transfer to the coastal marine environment. Deep underground injection apparently affects macrofaunal assemblages less than direct surface effluents do. Therefore, under similar environmental conditions, the deep underground injection method is to be recommended when minimising environmental degradation is a concern.

Conclusions. This study has shown both a typical pattern of changes of macrobenthos composition along a depth gradient at a tropical island in the Indian Ocean, as well as an original response of macrofauna to disturbance involving the Eunicidae: *Diopatra cuprea* not yet describe in a similar context. Further studies on the auto-ecology of tropical macrofaunal species and on the response of macrofaunal communities to disturbance are needed to fully understand and predict the effects of industrial effluents in nearshore littoral soft sediment habitats. As tropical marine habitats are increasingly impacted by the effects of human growth and development, such studies are urgently needed to develop tools and biological indices to monitor and manage near shore marine environments.

Acknowledgements

I am indebted to all people who provided me with assistance during fieldwork. This study is part of the L Bigot PhD thesis carried out in collaboration between the Laboratory for Marine Ecology (ECOMAR) of the University of Reunion Island and the “Agence pour la Recherche et la Valorisation Marine” (ARVAM). This study was financed by “Distillerie de Savanna” (L. Broc and staff), with additional support from local councils, the European Union and the French Ministry of Environment, financing obtained through an environmental monitoring program conducted by ARVAM between 1994 and 2003.

References

- Agard, J. B. R., Gobin, J. & Warwick, R. M.,1993. Analysis of marine macrobenthic community structure in relation to pollution, natural oil seepage and seasonal disturbance in a tropical environment (Trinidad, West Indies). *Marine Ecology Progress Series* 92,233-243.
- Alongi, D. M.,1989c. Benthic processes across mixed terrigenous-carbonate sedimentary facies on the central Great Barrier Reef continental shelf. *Continental Shelf Research* 9,629-663.
- Alongi, D. M.,1990. The ecology of tropical soft-bottom benthic ecosystems. *Oceanography and Marine biology: an Annual Review* 28,381-496.
- Anne, P.,1945. Sur le dosage du carbone organique des sols. *Ann Agron* 15,161-172.
- Bailey Brock, J. H.,1984. Ecology of the tube-building polychaete *Diopatra leuckarti* Kinberg, 1865 (Onuphidae) in Hawai: community structure, and sediment stabilizing properties. *Zoological Journal of the Linnean Society* 80,191-199.
- Bailey Brock, J. H., Paavo, B., Barrett, B. M. & Dreyer, J.,2002. Polychaetes Associated with a Tropical Ocean Outfall: Synthesis of a Biomonitoring Program off O'ahu, Hawai'i. *Pacific Science* 56,459-479.
- Bergen, M., Weisberg, S. B., Smith, R. W., Cadien, D. B., Dalkey, A., Montagne, D. E., Stull, J. K., Velarde, R. W. & Ranasinghe, J. A.,2001. Relationship between depth, sediment, latitude, and the structure of benthic infaunal assemblages on the mainland shelf of southern California. *Marine Biology* 138,637-647.
- Bigot, L.,2000. Suivi environnemental des rejets de la Distillerie de Savanna sur le site de Bois Rouge- Ile de La Réunion. Evolution des écosystèmes marins entre 1994 et 1999., ARVAM report 50 p.
- Boer, W. F. De & Prins, H. H. T.,2002. The community structure of a tropical intertidal mudflat under human exploitation. *ICES journal of marine science* 59,1237-1247.

- Bolam, S. G. & Fernandes, T. F., 2002. Dense aggregations of tube-building polychaetes: Response to small-scale disturbances. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 269,197-222.
- Bolam, S. G., Whomersley, P. & Schratzberger, M., 2004. Macrofaunal recolonization on intertidal mudflats: effect of sediment organic and sand content. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 306,157-180.
- 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. & 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.
- Botherway, K. J. & Gardner, J. P. A., 2002. Effect of storm drain discharge on the soft shore ecology of Porirua Inlet, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 36,241-255.
- BRGM, 1992. Evaluation de la propagation dans l'aquifère littoral par simulation du panache de pollution lié à l'injection des rejets de la distillerie de Bois Rouge - Commune de St André. Rapport BRGM - Réunion pour le compte de la Distillerie de Savanna - R35580 REU 4S 9223 p.
- Clarke, K. R., 1993. Non-Parametric Multivariate Analyses of Changes in Community Structure. *Australian Journal of Ecology* 18,117-143.
- Clarke, K. R. & Gorley, R. N., 2001. PRIMER v5: User manual, (PRIMER - E Ltd, Plymouth, United Kingdom) Plymouth, 91 p.
- Clarke, K. R. & Warwick, R. M., 1994. Changes in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, Natural Environment Research Council, Plymouth Marine Laboratory, UK 144 p.
- Clarke, K. R. & Warwick, R. M., 1999. The taxonomic distinctness measure of biodiversity: weighting of step lengths between hierarchical levels. *Marine Ecology Progress Series* 184,21-29.
- Cruz-Motta, J. J. & Collins, J., 2004. Impacts of dredged material disposal on a tropical soft-bottom benthic assemblage. *Marine Pollution Bulletin* 48, 270-280.
- Cummings, V., Thrush, S., Hewitt, J., Norkko, A. & Pickmere, S., 2003. Terrestrial deposits on intertidal sandflats: sediment characteristics as indicators of habitat suitability for recolonising macrofauna. *Marine ecology Progress series* 253,39-54.
- Cunha, M. R., Moreira, M. H. & Sorbe, J. C., 2000. The amphipod *Corophium multisetosum* (Corophiidae) in Ria de Aveiro (NW Portugal). 2. Abundance, biomass and production. *Marine Biology* 137,651-660.
- Currie, D. R. & Isaacs, L. R., 2005. Impact of exploratory offshore drilling on benthic communities in the Minerva gas field, Port Campbell, Australia. *Marine environmental research* 59,217-233.
- Daskalakis, K. D. & O'Connor, T. P., 1995. Normalisation and elemental sediment contamination in the coastal United States. *Environmental Sciences and Technology* 29,470-477.
- Dauer, D. M., Luckenbach, M. W. & Rodi, J., A.J., 1993. Abundance biomass comparison (ABC method): effects of an estuarine gradient, anoxic/hypoxic events and contaminated sediments. *Marine Biology* 116,507-518.
- Diaz-Castaneda, V. & Harris, L. H., 2004. Biodiversity and structure of the polychaete fauna from soft bottoms of Bahia Todos Santos, Baja California, Mexico. *Deep Sea Research Part II: Tropical Studies in Oceanography* 51,827-847.
- Dittmann, S. & Vargas, S., 2001. 13- Tropical tidal flat benthos compared between Australia and Central America. In: Reise, K. (ed) *Ecological Comparisons of Sedimentary Shores* 151, 275-293.
- Dobbs, F. C. & Vozarik, J. M., 1983. Immediate effects of a storm on coastal infauna. *Marine Ecology Progress Series* 11, 273-279.

- Dreyer, J., Bailey Brock, J. H. & McCarthy, S., 2005. The immediate effects of Hurricane Iniki on the intertidal fauna on the south shore of O'ahu. *Marine environmental research* 59, 367-380
- Ellingsen, K. E., 2002. Soft-sediment benthic biodiversity on the continental shelf in relation to environmental variability. *Marine Ecology Progress Series* 232, 15-27.
- Faure, G., 1982. Recherche sur les peuplements de Scléactiniaires des récifs coralliens de l'archipel des Mascareignes (Océan Indien occidental). thèse d'Etat - Sciences, Université d'Aix-Marseille II.
- Ferraro, S. P. & Cole, F. A., 1995. Taxonomic level sufficient for assessing pollution impacts on the Southern California bight macrobenthos - Revisited. *Environmental Toxicology and Chemistry* 14, 1031-1040.
- Ferraro, S. P., Swartz, R. C., Cole, F. A. & Schults, D. W., 1991. Temporal changes in the benthos along a pollution gradient : discriminating the effects of natural phenomena from sewage- industrial wastewater effects. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 33, 383-407.
- Frouin, P., 2000. Effects of anthropogenic disturbances of tropical soft-bottom benthic communities. *Marine ecology Progress series* 194, 39-53.
- Garrigue, C., Clavier, J. & Chevillon, C., 1998. Investigations on the soft bottom benthos in a southwest pacific atoll lagoon (Uvea, New Caledonia). *Atoll Research Bulletin* 452, 1-18.
- Gout, B., 1991. Influence des apports terrigènes dans les écosystèmes lagunaires de Mayotte et de Nouvelle Calédonie (Province Indopacifique). Impact sur les peuplements benthiques. PhD thesis, Montpellier II.
- Grall, J. & Glemarec, M., 1997. Using biotic indices to estimate macrobenthic community perturbations in the Bay of Brest. *Estuarine Coast Shelf Science* 44, 43-53.
- Gray, J. S., 2002. Species richness of marine soft sediments. *Marine ecology progress series* 244, 285-297.
- Gremare, A., Amouroux, J.-M., Cauwet, G., Charles, F., Courties, C., De Bovee, F., Dinet, A., Devenon, J. L., De Madron, X. D. & Ferre, B., 2003. The effects of a strong winter storm on physical and biological variables at a shelf site in the Mediterranean. *Oceanologica Acta* 26, 407-419.
- Heip, C., 1995. Eutrophication and zoobenthos dynamics. *Ophelia* 41, 113-136.
- Holte, B. & Oug, E., 1996. Soft-bottom macrofauna and responses to organic enrichment in the subarctic waters of Tromsø, northern Norway. *J Sea Res* 36, 227-237.
- Karakassis, I. & Eleftheriou, A., 1997. The continental shelf of Crete: structure of macrobenthic communities. *Marine Ecology Progress Series* 160, 185-196.
- Karlson, K., Rosenberg, R. & Bonsdorff, E., 2002. Temporal and spatial large-scale effects of eutrophication and oxygen deficiency on benthic fauna in Scandinavian and Baltic waters: A review. *Oceanography and Marine Biology* 40, 427-489.
- Lancellotti, D. A. & Stotz, W. B., 2004. Effects of shoreline discharge of iron mine tailings on a marine soft-bottom community in northern Chile. *Marine Pollution Bulletin* 48, 303-312.
- Lindgarth, M. & Hoskin, M., 2001. Patterns of Distribution of Macro-fauna in Different Types of Estuarine, Soft Sediment Habitats Adjacent to Urban and Non-urban Areas. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 52, 237-247.
- Long, B. G. & Poiner, I. R., 1994. Infaunal Benthic Community Structure and Function in the Gulf of Carpentaria, Northern Australia. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 45, 293-316.
- Mackie, S. Y. A., Oliver, G., Darbyshire, T. & Mortimer, K., 2005. Shallow marine benthic invertebrates of the Seychelles Plateau: high diversity in a tropical oligotrophic environment. *Philosophical Transactions of the Royal Society A* 363, 203-228.
- Makarov, Y. N. & Averin, B. S., 1968. Quantitative distribution of zoobenthos in the shelf waters of the Mozambique Channel. *Oceanology* 8, 845-848.
- Maurer, D., Gerlinger, T. & Nguyen, H., 1998. The response of two spionid polychaetes to natural processes and anthropogenic activities on the San Pedro Shelf, California. *Ophelia* 48, 185-206.

- McCarthy, S. A., Laws, E. A., Estabrooks, W. A., Bailey-Brock, J. H. & Kay, E. A., 2000. Intra-annual Variability in Hawaiian Shallow-water, Soft-bottom Macrobenthic Communities Adjacent to a Eutrophic Estuary. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 50,245-258.
- Mendez, N., 2002. Annelid assemblages in soft bottoms subjected to human impact in the Urías estuary (Sinaloa, Mexico). *Oceanologica Acta* 25,139-147.
- Morrisey, D. J., Turner, S. J., Mills, G. N., Williamson, R. B. & Wise, B. E., 2003. Factors affecting the distribution of benthic macrofauna in estuaries contaminated by urban runoff. *Marine environmental research* 55,113-136.
- Morrisey, D. J., Underwood, A. J., Stark, J. S. & Howitt, L., 1994. Temporal variation in soft-sediment benthos. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 164,233-245.
- Newell, R. C., Seiderer, J. J. & Hitchcock, D., 1998. The impact of dredging works in coastal waters: A review of the sensitivity to disturbance and subsequent recovery of biological resources on the sea bed. *Oceanography and Marine Biology* 36,127-178.
- Nilsson, H. C. & Rosenberg, R., 2000. Succession in marine benthic habitats and fauna in response to oxygen deficiency: analysed by sediment profile-imaging and by grab samples. *Marine Ecology Progress Series* 197,139-149.
- Norkko, A., Thrush, S. F., Hewitt, J. E., Cummings, V. J., Norkko, J., Ellis, J. I., Funnell, G. A., Schultz, D. & MacDonald, I., 2002. Smothering of estuarine sandflats by terrigenous clay: The role of wind-wave disturbance and bioturbation in site-dependent macrofaunal recovery. *Marine Ecology Progress Series* 234,23-41.
- Olgard, F. & Gray, J. S., 1995. A comprehensive analysis of the effects of offshore oil and gas exploration and production on the benthic communities of the Norwegian continental shelf. *Marine Ecology Progress Series* 122,277-306.
- Oug, E., 1998. Relating species patterns and environmental variables by canonical ordination: An analysis of soft-bottom macrofauna in the region of Tromsø, northern Norway. *Marine environmental research* 45,29-45.
- Paiva, P. C., 2001. Spatial and Temporal Variation of a Nearshore Benthic Community in Southern Brazil: Implications for the Design of Monitoring Programs. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 52,423-433.
- Parulekar, A. H. & Ansari, Z. A., 1981b. Bottom fauna of the Malacca Strait. *Mahasagar Bulletin of the National Institute of Oceanography* 14,155-158.
- Parulekar, A. H. & Wagh, A. B., 1975. Quantitative studies on benthic macrofauna of Northeastern Arabian Sea shelf. *Indian Journal of Marine Science* 4,174-176.
- Pearson, T. H. & 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.
- Pichon, M., 1967. Contribution à l'étude des peuplements de la zone intertidale sur sables fins et sables vaseux non fixés dans la région de Tuléar. *Recueil Travaux Station Marine Endoume (Fasc Hors Série)* 7,57-100.
- Piton, B. & Taquet, M., 1992. Océanographie physique des parages de l'île de La Réunion (Océan Indien). *Doc Scientifique de l'ORSTOM*, 39.
- Posey, M., Lindberg, W., Alphin, T. & Vose, F., 1996. Influence of storm disturbance on an offshore benthic community. *Bulletin of Marine Science* 59,523-529.
- Riddle, M. J., 1988. Patterns in the distribution of macrofaunal communities in coral reef sediment on the central Great Barrier Reef. *Marine Ecology Progress Series* 47,281-292.
- Rosenberg, R., 2001. Marine benthic faunal successional stages and related sedimentary activity. *Scientia Marina* 62,107-119.

- Rosenberg, R., Blomqvist, M., Nilsson, H., 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.
- Saiz Salinas, J., 1993. Sipuncula from Reunion Island (Indian Ocean). *Journal of Natural History* 27,535-555.
- SDAGE, 2001. Schéma Directeur d'Aménagement des Eaux - Comité de Bassin de La Réunion, Région & Département de La Réunion 41 p.
- Shin, P. K. S. & Ellingsen, K. E., 2004. Spatial patterns of soft-sediment benthic diversity in subtropical Hong Kong waters. *Marine Ecology Progress Series* 276,25-35.
- Shin, P. K. S., Huang, Z. G. & Wu, R. S. S., 2004. An updated baseline of subtropical macrobenthic communities in Hong Kong. *Marine Pollution Bulletin* 49,119-141.
- Snelgrove, P. V. R., 1999. Getting to the bottom of marine biodiversity: sedimentary habitats. *BioScience* 49,129-138.
- Snelgrove, P. V. R. & Butman, C. A., 1994. Animal sediment relationships revisited : cause vs effect. *Oceanography and Marine Biology* 32,111-177.
- Snelgrove, P. V. R., Grassle, J. F., Grassle, J. P., Petrecca, R. F. & Stocks, K. I., 2001. The role of colonization in establishing patterns of community composition and diversity in shallow-water sedimentary communities. *Journal of Marine Research* 59,813-830.
- Sola, M. C. R. & Paiva, P. C., 2001. Temporal variation of the sublittoral benthic macrofauna in Urca Beach (RJ) after storms. *NOTE. Revista brasileira de oceanografia / Brazilian journal of oceanography* 49,137-142.
- Taddei, D. & Frouin, P., 2005. Short-term temporal variability of macrofauna reef communities (Reunion Island, Indian Ocean). *Proceedings of 10th International Coral Reef Symposium (ICRS)*. Japanese Coral Reef Society, Okinawa, Japan, 52-57.
- Thomassin, B. A., Vivier, M.-H. & Vitiello, P., 1976. Distribution de la meiofaune et de la macrofaune des sables coralliens de la retenue d'eau épircifale du grand recif de tular (Madagascar). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 22,31-53.
- Thrush, S. F., Pridmore, R. D. & Hewitt, J. E., 1994. Impacts on Soft-Sediment Macrofauna - The Effects of Spatial Variation on Temporal Trends. *Ecological Applications* 4,31-41.
- Trueblood, D. D., Gallagher, E. D. & Gould, D. M., 1994. 3 Stages of Seasonal Succession on the Savin Hill Cove Mudflat, Boston Harbor. *Limnology and Oceanography* 39,1440-1454.
- Underwood, A. J., 1996. Detection, interpretation, prediction and management of environmental disturbances: some roles for experimental marine ecology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 200,1-27.
- Underwood, A. J., 1997. On beyond BACI: sampling designs that might reliably detect environmental disturbances. *Ecological Application* 4,3-15.
- Vadon, C. & Guille, A., 1984. Les Ophiuridae (Ophiuroidea, Echinodermata) de la campagne MD 32 du "Marion-Dufresne" autour de l'île de la Réunion. *Bulletin du Museum national d'Histoire naturelle, Paris* 6,583-615.
- Warwick, R. M. & Clarke, K. R., 1994. Relearning the ABC - Taxonomic Changes and Abundance Biomass Relationships in Disturbed Benthic Communities. *Marine Biology* 118,739-744.
- Warwick, R. M. & Ruswahyuni, 1987. Comparative study of the structure of some tropical and temperate marine soft-bottom macrobenthic communities. *Marine Biology* 95,641-649.
- Wentworth, C. K., 1922. A scale of grade and class terms for clastic sediments. *Journal of Geology* 30,377-392.
- Widdicombe, S. & Austen, M. C., 2001. The interaction between physical disturbance and organic enrichment: An important element in structuring benthic communities. *Limnology and Oceanography* 46,1720-1733.

- Ysebaert, T. & Herman, P. M. J., 2002. Spatial and temporal variation in benthic macrofauna and relationships with environmental variables in an estuarine, intertidal soft-sediment environment. *Marine ecology Progress series* 244, 105-124.
- Zajac, R. N. & Whitlatch, R. B., 1982. Responses of estuarine infauna to disturbance. 2. Spatial and temporal variation of succession. *Marine ecology progress series* 10, 15-27.
- Zajac, R. N., Whitlatch, R. B. & Thrush, S., 1998. Recolonization and succession in soft-sediment infaunal communities: the spatial scale of controlling factor. *Hydrobiologia* 376, 227-240.
- Zmarzly, D. L., Stebbins, T. D., Pasko, D., Duggan, R. M. & Barwick, K. L., 1994. Spatial Patterns and Temporal Succession in Soft-Bottom Macroinvertebrate Assemblages Surrounding an Ocean Outfall on the Southern San Diego Shelf - Relation to Anthropogenic and Natural Events. *Marine Biology* 118, 293-307.

3. RESULTATS DE LA SECONDE ETUDE: BEAUFONDS - ST BENOIT

3.1. Introduction

L'originalité de cette seconde étude réside dans le fait d'analyser l'impact de rejets organiques sur le macrobenthos dans un autre secteur géographique situé dans l'est de l'île, et caractérisé par un fort hydrodynamisme. Les effluents sont constitués par des vinasses de distillerie rejetées en mer par un émissaire sous-marin profond (-55 m puis -85 m), système mis en œuvre pour la première fois à La Réunion en 1998, comme une alternative possible de rejet à la côte. Dans le cadre du suivi environnemental global du milieu marin, un suivi plus spécifique de la macrofaune et de son évolution dans le temps a été initié entre 1998 et 2004 afin de suivre la réponse des communautés benthiques face à cette source de perturbation organique.

Le mode de rejet par émissaire est fréquemment utilisé en milieu tempéré pour rejeter des effluents urbains en mer, et a fait l'objet de plusieurs études portant sur la réponse des communautés benthiques (Hily et al., 1986; Bellan et Bourcier, 1990; Ferraro et al., 1991 ; Zmarsly et al., 1994 ; Stark et al., 2003 ; Kress et al., 2004). En zone tropicale, les études relatives à l'impact de rejets par émissaire sur le macrobenthos restent plus rares (Roberts, 1996 ; Muniz et Pires, 1999 ; Morris et Keough, 2002 ; Bailey Brock et al., 2002). Ce mode de rejet présente des avantages et des inconvénients. Il constitue une technique alternative au rejet direct à la côte (incidence environnementale majeure) ou à des traitements spécifiques d'épuration très onéreux, mais constitue en revanche, une source de pollution pour les écosystèmes plus profonds qu'il est important d'évaluer. Ce mode de rejet, mis en service en 1998, est fonctionnel depuis 8 ans, et constitue actuellement un système novateur et pilote pour La Réunion.

3.2. Le site de Beaufonds (rappels)

Situé dans l'est de La Réunion après la ville de St Benoît, le complexe de Beaufonds est un site industriel important de ce secteur. Jusqu'en 1997, il abritait une sucrerie et une distillerie de canne à sucre, dont les effluents étaient rejetés directement en mer, au niveau de la Pointe de la Ravine Sèche (Figure 51).

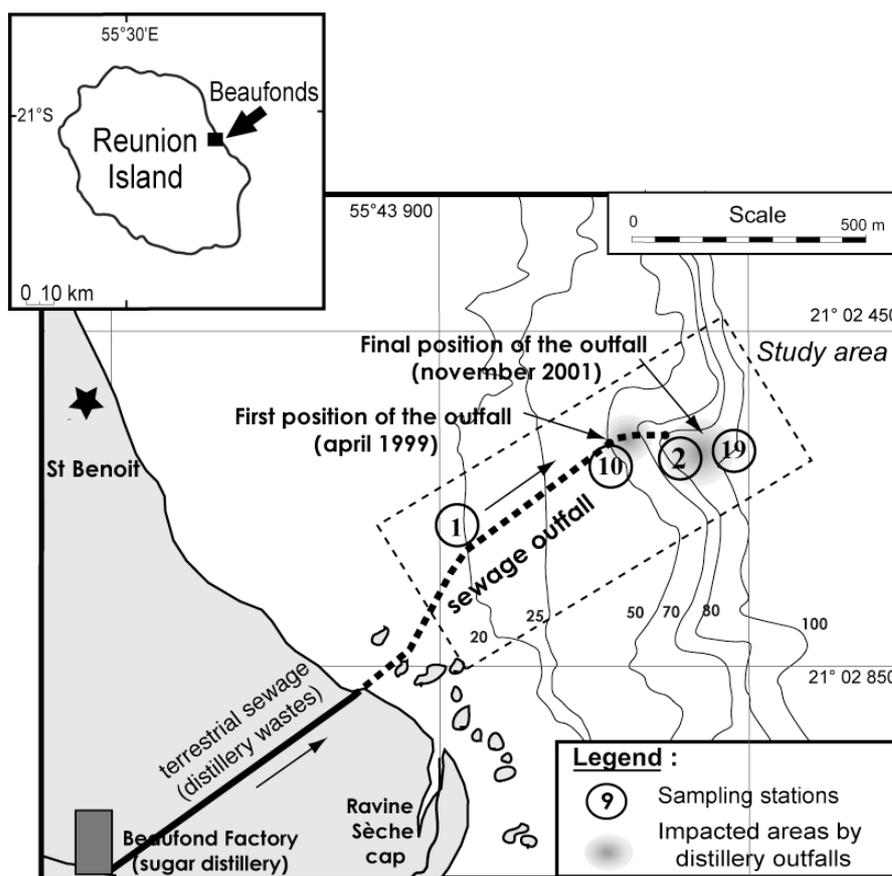


Figure 51: Site et stations d'échantillonnages de Beaufonds – St Benoît (BF), montrant la position de l'émissaire et les zones potentiellement impactées par les rejets à partir de 1999 (in Bigot et al., soumis).

Les rejets industriels avaient alors un impact majeur sur les communautés coralliennes et ichtyologiques littorales (Bigot et al., 1997). Depuis la fermeture de la sucrerie, les effluents de vinasse sont rejetés en mer par un émissaire sous-marin situé dans un premier temps à -55 m (avril 1999), puis porté à -85 m à partir de novembre 2001, dans un canyon sous-marin situé au droit de l'usine (Figure 51). Ils sont caractérisés par des volumes conséquents ($2600 \text{ m}^3 \cdot \text{jour}^{-1}$, 7 mois par an) et des charges organiques et terrigènes importantes (2.5 T de matière sèche $\cdot \text{jour}^{-1}$; Turbidité de 464 NTU ; $6.4 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ de MOT).

3.3. Synthèse des principaux résultats

3048 individus appartenant à 118 taxons ont été collectés sur le site de Beaufonds. L'évolution temporelle des communautés, en terme de richesse spécifique, d'abondance de diversité (indice de Shannon) est présenté sur la figure 52. Les résultats mettent en évidence des différences importantes entre la station située sur le plateau littoral (BF 1) et les stations

situées en bordure (BF 10) et dans le canyon sous-marin où se situe le système de diffusion de l'émissaire (BF 2 et BF 19).

La station littorale, caractérisée par un très fort hydrodynamisme, présente un faible niveau de richesse spécifique et d'abondance, ce qui est conforme à ce qui a été observé sur le secteur de BR-SA à la même profondeur. L'analyse des stations profondes et notamment la station BF 19 met en évidence une évolution majeure des communautés macrobenthiques dans le temps.

La station BF 10 située en bordure de canyon est marquée par un accroissement de la **richesse spécifique** entre 1998 et 2002, suivi ultérieurement en 2004 par une diminution du nombre d'espèce. Parallèlement, la station BF 19 située à -100 m dans le canyon, est d'abord marquée par une décroissance régulière du nombre d'espèce entre 1998 et 2002, puis suivie par une légère augmentation entre 2002 et 2004 (Figure 52 A).

L'abondance varie de manière significative entre les stations et d'une année à l'autre (ANOVA à 2 facteurs contrôlés, $p < 0.001$ et $p = 0.006$, respectivement pour les facteurs « station » et « année »). Par ailleurs, l'ANOVA à deux facteurs contrôlés met en évidence une interaction significative entre ces 2 facteurs ($p = 0.013$), ce qui montre que les fluctuations spatiales ne sont pas identiques d'une année sur l'autre.

Les fluctuations d'abondance sont plus importantes aux stations BF 2 et BF 19 (ANOVA 1 facteur, $p = 0.047$) et des pics d'abondance sont notés en 2002 pour la station BF 2 ($5350 \pm 750 \text{ ind.m}^{-2}$) et en 2004 pour la station BF 19 ($6140 \pm 1340 \text{ ind.m}^{-2}$) (Figure 52 B). Ces abondances sont essentiellement dûes à la présence de plusieurs espèces de polychètes, notamment *Diopatra cuprea*, *Notamastus spp.*, *Prionospio ehlersi*, *P. steenstrupi*, *Ancistrosyllis parva* à la station BF 2 (sortie d'émissaire). Sur la station BF 19, le cortège d'espèces impliquées dans l'augmentation spectaculaire d'abondance en 2004, comporte essentiellement une espèce (*Diopatra cuprea*, 60 % de la faune collectée en 2004) associée à des Spionidae (*Prionospio steenstrupi*, *P. ehlersi* et *Spio pacifica*). Ces résultats sont confirmés par l'analyse de communautés qui met en évidence la prédominance de ces espèces en 2004 (procédure SIMPER, Tableau 11).

La diversité (H') et **la diversité taxonomique (Δ^*)** évoluent de manière importante dans le temps sur la station BF 19, où elle diminue progressivement de 1998 à 2004 (respectivement de 3.03 à 1.70 pour H' et de 85.47 à 70.43 pour Δ^*) (Figure 52 C et D).

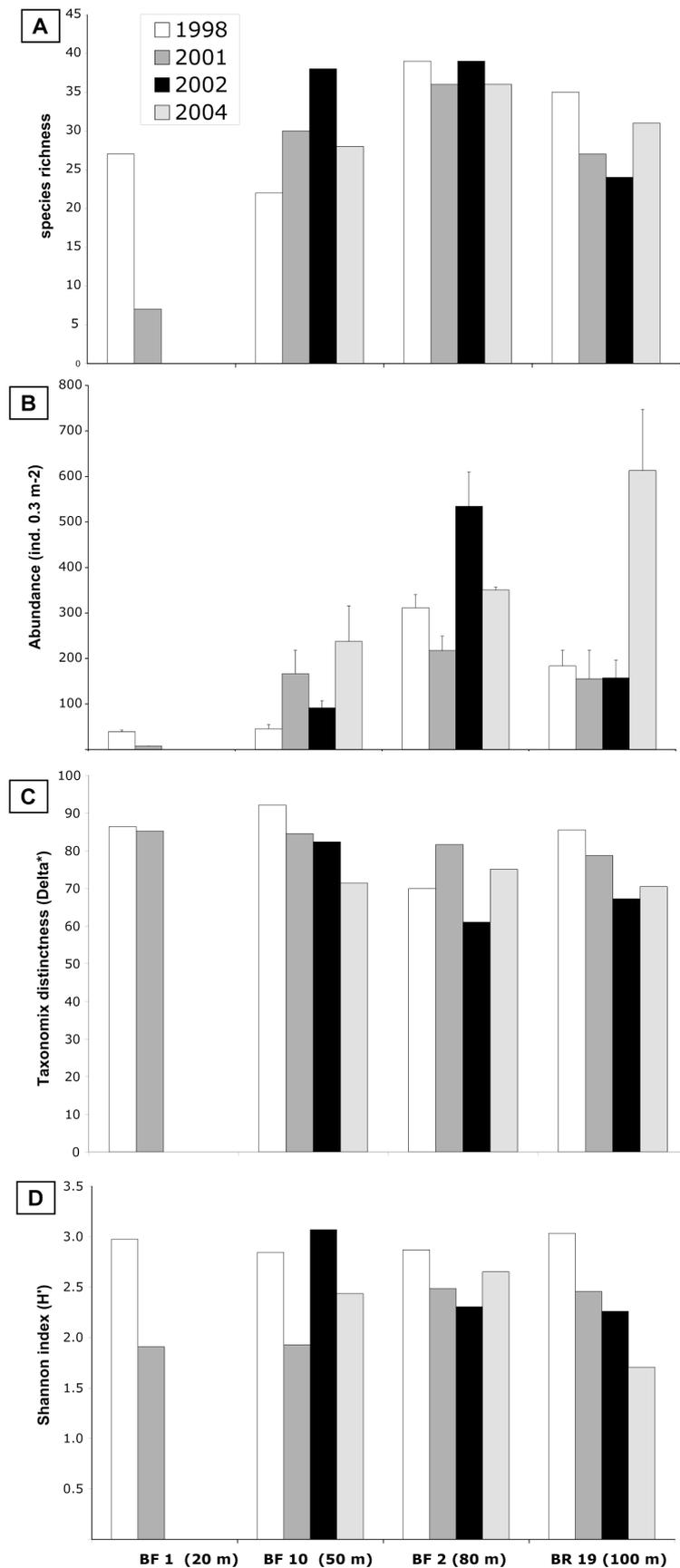


Figure 52: Evolution temporelle sur le site de Beaufonds, de la richesse spécifique (A), de l'abondance moyenne par station \pm EC (B), de la diversité taxonomique (Δ^*) (C) et de l'indice de diversité de Shannon (H') (D).

Il est intéressant de noter l'évolution de la diversité taxonomique sur la station BF 10 (de 92.09 en 1998 à 71.40 en 2004) qui est assez similaire à celle de la station BF 19 et suggère une dégradation de la situation environnementale. Ceci montre bien que l'évolution de la communauté benthique observée en bordure de canyon (BF 10) est préférentiellement liée à la dominance de quelques espèces appartenant à des taxons identiques ou très proches. Ceci n'avait pu être montré en utilisant exclusivement l'indice de Shannon, et met en valeur la complémentarité de cet indice taxonomique.

L'analyse globale des communautés (NMDS) (Figure 53) effectuée sur l'ensemble des données faunistiques de 1998 à 2004 montre que :

- La station située sur le plateau littoral (BF 1, -20 m) est caractérisée par une communauté tout à fait spécifique, et différente de celles rencontrées à partir de -50 m. Elle semble peu évoluer dans le temps (1998 – 2001),
- Sur les stations BF 10, BF 2, BF 19 et BF 5, les communautés identifiées en (1998) se démarquent légèrement de celles observées entre 2001 et 2004 (notamment celles présentes en bordure du canyon (BF 10)),
- Les stations BF 2, 10, 19 (en bordure et dans le canyon où s'effectuent les rejets) semblent caractérisées par des communautés qui évoluent de manière identique entre 2001 et 2004, sous l'action des rejets de vinasse.

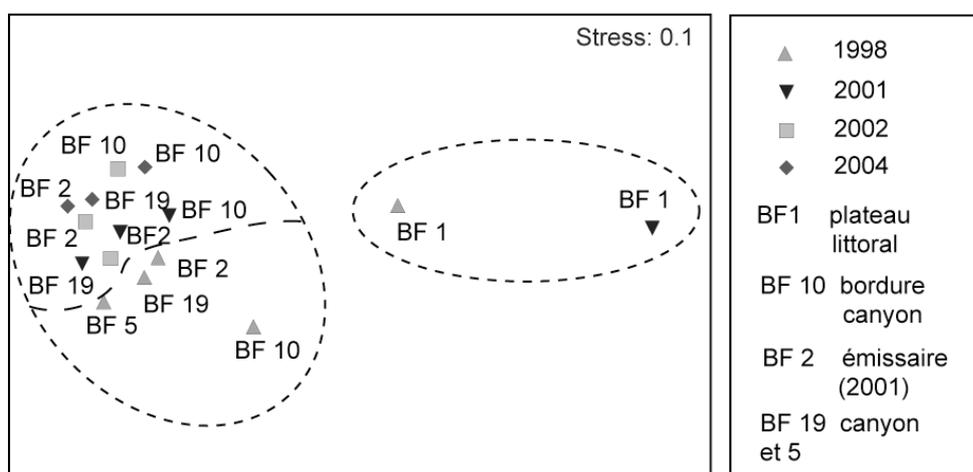


Figure 53: NMDS effectué sur les données espèces – abondance collectées à Beaufonds de 1998 à 2004, après transformation racine carrée.

Une analyse faunistique spécifique (§ 2.1.3, procédure SIMPER) des principales espèces associées aux changements observés sur les stations situées en bordure et dans le canyon

(BF 10, BF 2, BF 19), montre que les polychètes détritvores sont majoritairement à l'origine de l'évolution des communautés observées en zone profonde (Figure 52 et Tableau 11).

Tableau 11: Contributions des principales espèces impliquées dans l'évolution temporelle des communautés à Beaufonds, sur les stations BF 10, BF 2 et BF 19. Les contributions des espèces aux dissimilarités inter-annuelles (procédure SIMPER, Primer) sont données entre parenthèse et exprimées en % .

	1998	2001	2002	2004
1998				
2001	<i>Diopatra cuprea</i> (33.6) <i>Pillucina neglecta</i> (5.4) <i>Prionospio steenstrupi</i> (5.3) <i>Scoloplos madagascariensis</i> (4.4) <i>Aspidosiphon müelleri</i> (3.7) <i>Goniada emerita</i> (2.3)			
2002	<i>Prionospio ehlersi</i> (24.7) <i>Prionospio steenstrupi</i> (11.1) <i>Notomastus sp</i> (4.9) <i>Diopatra cuprea</i> (4.6) <i>Pillucina neglecta</i> (4.6) <i>Scoloplos madagascariensis</i> (3.8)	<i>Diopatra cuprea</i> (24.1) <i>Prionospio ehlersi</i> (21.4) <i>Prionospio steenstrupi</i> (9.6) <i>Notomastus sp1</i> (4.4) <i>Ancistrosyllis parva</i> (3.3)		
2004	<i>Diopatra cuprea</i> (26.9) <i>Spio pacifica</i> (14.6) <i>Prionospio ehlersi</i> (8.4) <i>Notomastus sp</i> (5.2) <i>Ancistrosyllis parva</i> (3.9)	<i>Diopatra cuprea</i> (28.1) <i>Spio pacifica</i> (15.2) <i>Prionospio ehlersi</i> (8.5) <i>Notomastus sp</i> (5.6) <i>Ancistrosyllis parva</i> (3.9)	<i>Diopatra cuprea</i> (26.4) <i>Prionospio ehlersi</i> (14.9) <i>Spio pacifica</i> (13.1) <i>Prionospio steenstrupi</i> (6.4) <i>Notomastus sp</i> (3.2) <i>Ancistrosyllis parva</i> (2.4)	

Diopatra cuprea est une des espèces principalement rencontrées sur les stations BF 2 et BF 19, et la première espèce associée à l'évolution inter-annuelle des communautés (33.6 % de la communauté observée entre 1998 et 2001 ; 28.1 % entre 2001 et 2004). Elle est accompagnée par un cortège d'espèces détritvores, notamment des Spionidae (*Prionospio ehlersi*, *P. steenstrupi*, *Spio pacifica*), des Capitellidae (*Notomastus spp*) et des Pilargidae (*Ancistrosyllis parva*), qui sont progressivement associées aux changements de communautés observés après 2001 (positionnement du point de rejet à -85 m) (Tableau 11).

4. SYNTHÈSE DE L'APPROCHE SPATIO-TEMPORELLE EN MILIEU PERTURBÉ

Les principaux résultats obtenus par cette analyse spatio-temporelle sur les deux secteurs de BR et BF sont les suivants :

- Sur Bois Rouge, l'évolution des communautés benthiques et du milieu sédimentaire a été progressive entre 1994 et 1996, puis s'est accentuée de manière assez spectaculaire en zone littorale entre 1996 et 2003. Elle s'est traduite par une dégradation de la

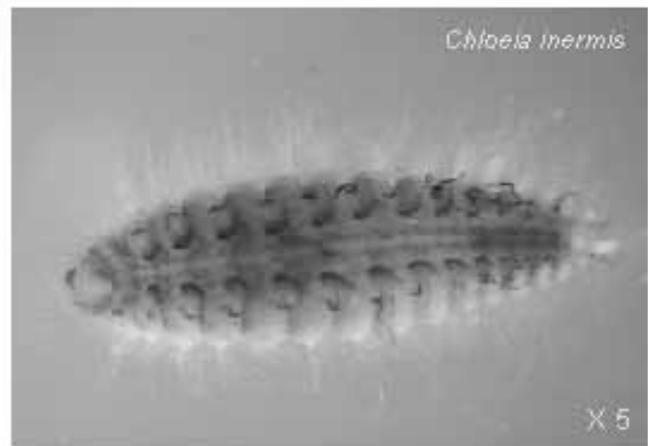
qualité du milieu en rapport avec les différentes sources de perturbations issues de l'activité anthropique (rejets industriels) et de l'action de facteurs naturels supplémentaires (cyclones) entre 1999 et 2003. La succession des communautés en réponse à ces perturbations s'est faite globalement suivant le modèle de Pearson & Rosenberg, (1978). Les valeurs d'abondance globale associées aux perturbations décrites dans notre contexte sont comparables à celles décrites dans d'autres zones tropicales (Parulekar et Wagh, 1975 ; Frouin, 2000 ; Kailasam et Sivakami, 2004 ; Harkantra et Rodrigues, 2004b) ou tempérées (Holte et Oug, 1996 ; Bellan, 2003). Elles restent en revanche inférieures à celles mesurées dans d'autres secteurs tempérés caractérisés par des enrichissements organiques importants (Mendez et al., 1998 ; Cardell et al, 1999 ; Warwick et al., 2002, parmi d'autres).

- Une des principales espèces opportunistes impliquée dans ce schéma écologique est une annélide polychète (*Diopatra cuprea*), qui n'avait jusqu'à présent pas été décrite comme une espèce répondant à des perturbations anthropiques (Figure 54). Le rôle que joue ici cette espèce vis-à-vis des apports organiques et terrigènes est d'autant plus surprenant, que ce genre est caractérisé dans la littérature par un régime alimentaire de type « carnivore » (Fauchald et Jumars, 1979; Word, 1990 ; Pocklington et Wells, 1992 ; McCarthy et al., 2000 ; Harkantra et Rodrigues, 2004), et non comme « détritivore ». Elle développe donc une stratégie alimentaire alternative, qui est probablement liée à sa caractéristique d'espèce tubicole, ayant de plus, la possibilité de former des colonies relativement denses (stratégie des « patchs »). Elle piègent ainsi la matière organique présente à l'interface des sédiments et de la colonne d'eau. Cette caractéristique a déjà été décrite dans d'autres secteurs tropicaux et tempérés pour le genre *Diopatra*, mais comme une stratégie de stabilisation des substrats sédimentaires (Bailey Brock, 1984 ; Dreyer et al, 2005 ; Callaway, 2006). Elle n'avait pas encore été décrite comme une stratégie possible favorisant le piégeage de la matière organique (Bigot et al., 2006 in press).
- L'hydrodynamisme important de l'est de l'île, et les évènements climatiques exceptionnels, ont également constitué des éléments de perturbation supplémentaire intervenant dans la structure des communautés (1999-2003), comme cela a été démontré en zone littorale à Bois Rouge.

FIGURE 54 : Des espèces caractérisées par leur régime alimentaire ou potentiellement associées à des perturbations à La Réunion



Une espèce prédatrice de grande taille fréquemment rencontrées dans les zones profondes en association avec des espèces détritivores.



Une autre espèce prédatrice de grande taille rencontrée dans la zone des 50-80 mètres de profondeur.



Les Némertiens constituent un groupe taxonomique important de la macrofaune réunionnaise.

▲ *Ancistrosyllis parva* est une espèce carnivore ubiquiste rencontrée préférentiellement entre -50 et -120 m.

Ces organismes carnivores prédateurs sont inféodés aux zones sédimentaires les plus stables. Ils se nourrissent d'espèces détritivores majoritaires dans ces environnements.



▲ Cet Eunicidae est une espèce ubiquiste souvent rencontrée entre 20 et 80 mètres dans l'Est de l'île. Elle est aussi identifiée comme une espèce opportuniste qui se développe massivement en présence d'apports organiques et terrigènes associés à des perturbations du milieu.

▶ *Prionospio ehlersi* et *Notomastus sp.* sont des espèces détritivores caractéristiques de la zone des 50-80 m de profondeur. Elle sont aussi identifiées comme des espèces indicatrices susceptibles de réagir à des enrichissements organiques en milieu profond.



Plus généralement, l'hydrodynamisme majeur associé aux phénomènes cycloniques constitue un facteur environnemental connu pour ses conséquences sur les communautés de macrofaune (instabilité sédimentaire, déstructuration des communautés, ...) (Dobbs et Vozarik, 1983 ; Posey et al., 1996 ; Posey et Alphin, 2002 ; Dreyer et al., 2005). Il a cependant été montré, dans d'autres zones géographiques, que la restructuration de la macrofaune était assez rapide (de l'ordre de quelques mois), après le passage de tempêtes ou de cyclones (Riddle, 1988 ; Sola et Paiva, 2001 ; Norkko et al., 2002). Ceci a pu être confirmé en zone récifale à La Réunion (Taddéi & Frouin, 2005), ou en baie de La Possession sur les communautés de cnidaires à *Heterocyathus aequicostatus* (Tessier, com.pers.).

- En zone profonde, la réponse des communautés benthiques à des enrichissements organiques diffus issus de rejet de vinasse, par forage d'injection (BR) ou par émissaire sous-marin (BF) a été mise en évidence.
 - Elle est plus progressive et plus modérée sur BR, et la réponse du macrobenthos se caractérise par un accroissement progressif de l'abondance et de la biomasse d'organismes de type détritivore de surface (Spionidae, Capitellidae, Ampharetidae). Ceci correspond à un schéma intermédiaire d'évolution des communautés face à des rejets organiques (Pearson et Rosenberg, 1978 ; Nilsson et Rosenberg, 2002, Harkantra et Rodrigues, 2004b, parmi d'autres).
 - Elle est plus importante sur BF, en terme d'accroissement d'abondance et de biomasse et de diminution de diversité taxonomique, mais reste basée sur un mode de succession écologique identique à celui de BR. Les principales espèces impliquées dans la réponse du macrobenthos sont aussi des annélides polychètes détritivores (Spionidae, Capitellidae), ainsi que l'espèce identifiée précédemment à Bois Rouge (*Diopatra cuprea*).

Dans les deux cas, et lorsque les perturbations sont avérées, on note une forme de « résistance » des communautés face aux perturbations (absence de stade azoïque), qui même si elles sont caractérisées par une structuration assez typique (perturbation avec une dominance d'opportunistes), présentent encore une richesse spécifique globale élevée, et un cortège faunistique diversifié.

CHAPITRE IV

DEFINITION D'ESPECES BIO-INDICATRICES ET D'INDICES BIOLOGIQUES A LA REUNION



Photo L.Bigot - Arvam



Photo L.Bigot - Ecomar

1. STRATEGIE D'APPROCHE DEVELOPPEE A LA REUNION

La définition d'espèces ou de communautés benthiques considérées comme indicatrices potentielles de typologie de milieu ou de perturbation anthropique (organique notamment) est complexe, et a déjà fait l'objet de nombreux travaux en zone tempérée. Les chapitres II et III ont ainsi respectivement mis en évidence un certain nombre d'espèces caractéristiques soit de milieux spécifiques, soit de perturbations organiques et terrigènes qui ont ainsi été identifiées dans le contexte de La Réunion. Cependant cette première approche dans l'identification potentielle « d'espèces cibles » reste encore assez descriptive malgré sa composante quantitative. L'analyse des communautés constitue en ce sens une première étape dans le processus de d'identification d'espèces indicatrices de perturbations, ou de conditions de milieux spécifiques, et un préalable indispensable à la définition d'indices biotiques intégrés. Deux possibilités se sont donc présentées pour poursuivre la démarche entreprise :

- Tenter de définir un nouvel indice biologique spécifique à La Réunion, basé sur le niveau de connaissance actuelle des espèces et la mise en œuvre de calculs d'indices complexes,
- Utiliser un des meilleurs indice biologique existant actuellement, déjà expérimenté et utilisé régulièrement pour les zones tempérées, et vérifier dans quelle mesure, son adaptation à La Réunion et à la zone océan Indien était possible et pertinente.

2. CONTRIBUTION AU DEVELOPPEMENT METHODOLOGIQUE D'UN OUTIL DE DIAGNOSTIC SUR L'ETAT DE SANTE DES ECOSYSTEMES SEDIMENTAIRES EN ZONE TROPICALE

J'ai développé la seconde option de recherche. Elle a, dans un premier temps, consisté à mettre en œuvre un des indices biologiques les plus utilisés et le plus consensuel au niveau Européen (« l'AMBI » ; Borja et al., 2000), dans le cadre de la Directive Européenne Cadre, relative à la Loi sur l'Eau. Dans un second temps, elle a consisté à adapter cet indice en tenant compte des spécificités locales mises en évidence précédemment.

Ce travail nous permet de proposer aujourd'hui une première version d'un indice corrigé, adapté à La Réunion qui s'inscrit dans le cadre des objectifs de la Loi sur L'eau.

Les principaux résultats de cette démarche sont exposés dans une publication soumise à **Marine pollution Bulletin**.

2.1. **Publication n°3 : Ability of the Marine Biotic Index (AMBI) to assess temporal changes in tropical soft-bottoms affected by organic enrichment (Reunion Island, Southwest Indian Ocean)**

Capacités de l'indice biotique (AMBI) à mesurer les changements temporels des écosystèmes sédimentaires tropicaux, affectés par un des enrichissements organiques (La Réunion, sud-ouest océan Indien).

Lionel Bigot⁴, Gremare Antoine², Amouroux Jean Michel², Frouin Patrick¹

¹ Laboratoire d'Ecologie Marine, ECOMAR, Université de La Réunion, Av. René Cassin - BP 7151, 97715 Saint Denis Cedex, La Réunion – France

² Observatoire Océanologique de Banyuls, Laboratoire d'Océanographie Biologique de Banyuls, UMR 7621, CNRS-UPMC, BP 44, 66651, Banyuls Cedex, France

2.1.1. **Résumé**

La capacité de l'indice biotique (AMBI) développé en milieu marin, pour rendre compte des changements spatio-temporels de la qualité des fonds meubles côtiers (non-récifaux) de La Réunion a été évaluée en utilisant les données de suivi du macrobenthos, issues de deux études d'impact. Le premier suivi qui s'est déroulé au niveau du complexe industriel de Bois Rouge (BR-SA), a montré une perturbation de la macrofaune benthique en zone littorale, due à d'importante quantité d'effluents industriels rejetés directement à la côte. L'indice AMBI, régulièrement utilisé en zone tempérée, s'est montré inefficace dans un premier temps pour démontrer ce type de changements. Ce résultat est principalement dû à une classification incorrecte de certains Eunicidae (*Diopatra cuprea*) lors du calcul de l'indice. Cette espèce déterminante identifiée sur le site de BR-SA comme une des espèces majeures à l'origine des pics d'abondance observés après le début de l'enrichissement organique, a été classé dans le Groupe Ecologique 1 (EG I) de la base de données AZTI. Dans un second temps, nous avons recalculé un indice « AMBI modifié » en assignant *Diopatra* au Groupe Ecologique IV (EG IV). Cet indice « AMBI modifié » a alors pris en compte de manière effective et satisfaisante les modifications de la qualité écologique des fonds meubles de

BR-SA, et a montré la corrélation négative qui existait avec l'indice de Shannon (H') et la diversité taxonomique (Δ^*). Dans un dernier temps, et afin de tester cet indice « AMBI modifié », il a été calculé à partir des résultats issus du second site de suivi environnemental, situé au large du complexe industriel de Beaufonds. Les rejets industriels, qui comportent une quantité importante de matière organique, sont rejetés en mer par un système d'émissaire sous-marin, et sédimentent sur les fonds meubles avoisinant. A nouveau, « l'AMBI modifié » a démontré son efficacité pour décrire les changements spatio-temporels de la qualité écologique des fonds meubles côtiers, et a montré la corrélation négative qui existe avec H' et Δ^* . Ces résultats suggèrent que le concept de description de l'état du milieu basé sur l'utilisation de l'indice biotique de type « AMBI » peut-être très intéressant pour La Réunion et de manière plus générale pour les autres îles tropicales de l'océan Indien. Cependant, nos résultats montrent également que les résultats issus du calcul de l'indice AMBI dépendent fondamentalement de la classification adéquate et préalable des espèces dominantes, ce qui est notamment le cas pour l'espèce *Diopatra cuprea*. La mise à jour de cette classification constitue donc une étape clé de l'utilisation de l'indice AMBI en zone tempérée comme cela a été démontré, mais également et surtout, lors de sa dissémination et son utilisation en dehors des eaux marines européennes.

Abstract

*The ability of the AZTI Marine Biotic Index (AMBI) to account for temporal changes in the ecological quality from coastal soft bottoms of Reunion Island (non coral reef) was assessed using data of two impact assessment surveys. The first survey, which took place off the Bois Rouge industrial complex (BR-SA), showed a major disturbance of littoral benthic macrofauna due to nearshore flushing of large amounts of wastewaters. AMBI proved inefficient to account for such changes. This was mostly due to the misclassification of the Eunicidae *Diopatra cuprea*, which clearly peaked after the onset of organic enrichment but was classified as an Ecological Group I (EG I) species in the AZTI database. We therefore computed a “modified AMBI” by assigning this species to EG IV. Modified AMBI was efficient in accounting for temporal changes of ecological quality in BR-SA soft bottoms and correlated negatively with both H' and Δ^* . Modified AMBI was also computed with the results of a second impact assessment survey off the Beaufonds industrial complex, which produces significant amounts of organic matter, which are transiting through a sewage pipe and then partly sediment on marine soft bottoms. Here again, modified AMBI proved to be efficient in describing temporal changes in soft bottom*

sediment ecological quality and correlated negatively with H' and Δ^ . These results suggest that the concept of AMBI could be of high interest in Reunion Island and more generally in tropical Indian Ocean Islands. However, our results also stress that the output of AMBI is highly relying on an adequate classification of dominant species, such as *Diopatra cuprea*. The updating of this classification will therefore constitute a key step in the spreading of the use of AMBI outside European Marine waters, where it has originally been developed.*

Key words : Macrobenthic communities, disturbance, AMBI, Diversity indices, organic enrichment, Tropical, Indian Ocean, Reunion Island, Ecological assessment.

2.1.2. Introduction

Reish (1959) and Pearson and Rosenberg (1978) first described the patterns of distribution of macrobenthic species through the use of a biotic classification in response to disturbance. These pioneering studies established the ground for the assessment of the ecological quality of benthic habitats based on the analysis of soft bottom communities. This line of research has been developed since then both for whole macrobenthic communities and for specific phyla in marine and estuarine environments (Bellan et al., 1988; Engle et al., 1994; Roberts et al., 1998; Dauer et al., 2000). Recent studies now seek to standardize the use of integrated indices based on the analysis of the composition of the macrobenthos (Index of Biotic Integrity, Llanso et al. 2002, Weisberg et al., 1997; Biotic Index, Grall and Glemarec 1997; AZTI Marine Biotic Index, Borja et al., 2000; 2003; 2004; 2005; Solis-Weiss et al., 2004; Muxika et al., 2005; the Bentix Index, Simboura and Zenetos, 2002; and Benthic Quality Index, Rosenberg et al., 2004; Reiss and Kroncke, 2005), sediment profile imagery (Benthic Habitat Quality, Nilsson and Rosenberg, 2000), or sediment main biochemical characteristics (Marine Sediment Pollution Index, Shin and Lam, 2001).

Macrobenthic communities respond to human and natural disturbances (Pearson and Rosenberg, 1978; Lindegarth and Hoskin, 2001; Cruz-Motta and Collins, 2004). Changes in soft bottom macrobenthos composition along a spatial or temporal gradient of organic enrichment follow the typical secondary succession model initially described by Pearson and Rosenberg (1978) and then adopted by many others (e.g., Zmarsly et al., 1994; Trueblood et al., 1994; Nilsson and Rosenberg, 2000; Rosenberg, 2001). It is characterized

by the transition: (1) from high to low diversity, and (2) from the dominance of sensitive to the dominance of tolerant species, as organic enrichment increases (Pearson and Rosenberg, 1978; Grall and Glemarec, 1997; Paul et al., 2001; Rosenberg, 2001; Karlson et al., 2002). This model constitutes the theoretical basis for the computation of most biotic indices based on the analysis of macrobenthos composition. The three most commonly biotic indices used in the context of the application of the European Water Framework Directive (WFD) are: (1) H' (Molvaer et al., 1997), (2) Benthic Quality Index (BQI, Rosenberg et al., 2004), and (3) AZTI Marine Biotic Index (AMBI, Borja et al., 2000). H' is the common Shannon index (Shannon and Weaver, 1949), which takes into account both for dominance and species richness, and correlates positively with habitat ecological quality. BQI and AMBI both take into account the pattern of dominance and faunal changes during secondary succession based on an ecological classification of the encountered species (Pearson and Rosenberg, 1978). A major difference between AMBI and BQI is that for AMBI this species classification is based on the analysis of the litterature and/or existing knowledge, whereas it is derived from the studied data set for BQI. The relative advantages and drawbacks of these two indices have been discussed by Labrune et al. (2006). In brief, AMBI presents the advantage of being applicable to small data sets and is less sensitive to dominance. However, AMBI sometimes fails in detecting the effect of disturbance sources other than organic enrichment (Marin-Guirao et al., 2005 for impacts of metal contamination; Muxika et al., 2005 for impacts of sand extraction), and is highly dependent on an adequate classification of dominant species (Salas et al., 2004; Marin-Guirao et al., 2005; Labrune et al., 2006).

The adequate classification of species in ecological groups requires the compilation and the synthesis of a huge amount of information according to the WFD (Rogers and Greenaway, 2005; Dauvin, 2005; Borja et al., 2005a). This effort has been mostly carried out for European waters, where the AMBI has been initially developed (Borja et al., 2000). Basic information regarding the composition and the ecological attributes of benthic macrofauna is still largely lacking in subtropical and tropical areas (Warwick & Ruswahyuni, 1987; Alongi, 1990; Frouin, 2000; Gray, 2002; Cruz-Motta and Collins, 2004). In this context, there is thus a clear need to test the validity of the use of AMBI in tropical and subtropical areas as recently pointed out by Muniz et al. (2005).

In Reunion Island (Indian Ocean), only few species or taxa in soft bottoms have been reported from coral reefs and adjacent areas (Faure, 1982; Vadon and Guille, 1984; Saiz Salinaz, 1993, Taddei and Frouin, 2005). Outside coral reefs, only little information is

available on the response of soft bottom benthic communities to organic or terrigenous disturbance even though anthropic activities and associated coastal outputs (e.g., urban waste water runoff, industrial sugar mill and distillery outfalls) have drastically increased during the last 20 years (SDAGE, 2001). Using multivariate analyses, Bigot et al. (in press) have nevertheless shown that Reunion island littoral benthic communities can be significantly affected by anthropogenic outputs. However, these authors restricted their use of biological indices to H' and Δ^* . As recently pointed out by Muniz et al. (2005), the results of multivariate analysis, although ecologically highly relevant, may prove difficult to be interpreted by end users and translated in terms of coastal zone management. Biotic indices in general and especially AMBI can be of real interest in this context. The present study aims at testing the ability of AMBI to detect temporal changes in the ecological quality of two soft bottom habitats of Reunion Island submitted to industrial organic enrichment.

2.1.3. Materials and methods

Study area and sampling

Two monitoring projects were set up in 1994 and 1998 to investigate changes in near-shore subtidal environments following the onsets of the discharge of industrial effluents originating from the sugar cane activity at: (1) the industrial complex of Bois Rouge, and (2) the Beaufonds complex. These two sites are respectively located on the Northeast and the East coast of Reunion Island (Southwest Indian Ocean) (Figure 55), which is characterised by strong hydrodynamic conditions and periodically suffers from hurricanes.

The industrial complex of **Bois Rouge** (BR) encompasses a sugar mill factory, a distillery and a thermic power plant using both coal and cane detritus (Figure 55 A). This complex produces two major types of wastes, which are transferred to the marine environment through two distinct pathways. The first type of waste originates from the sugar mill factory ($0.8 \text{ TDW} \cdot \text{day}^{-1}$) and the thermic power plant ($0.16 \text{ TDW} \cdot \text{day}^{-1}$).

It consists of large volumes of washing waters with high loads of fine terrigenous particles and ashes featuring relatively low organic contents ($0.023 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ and $0.021 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ of total organic matter, respectively).

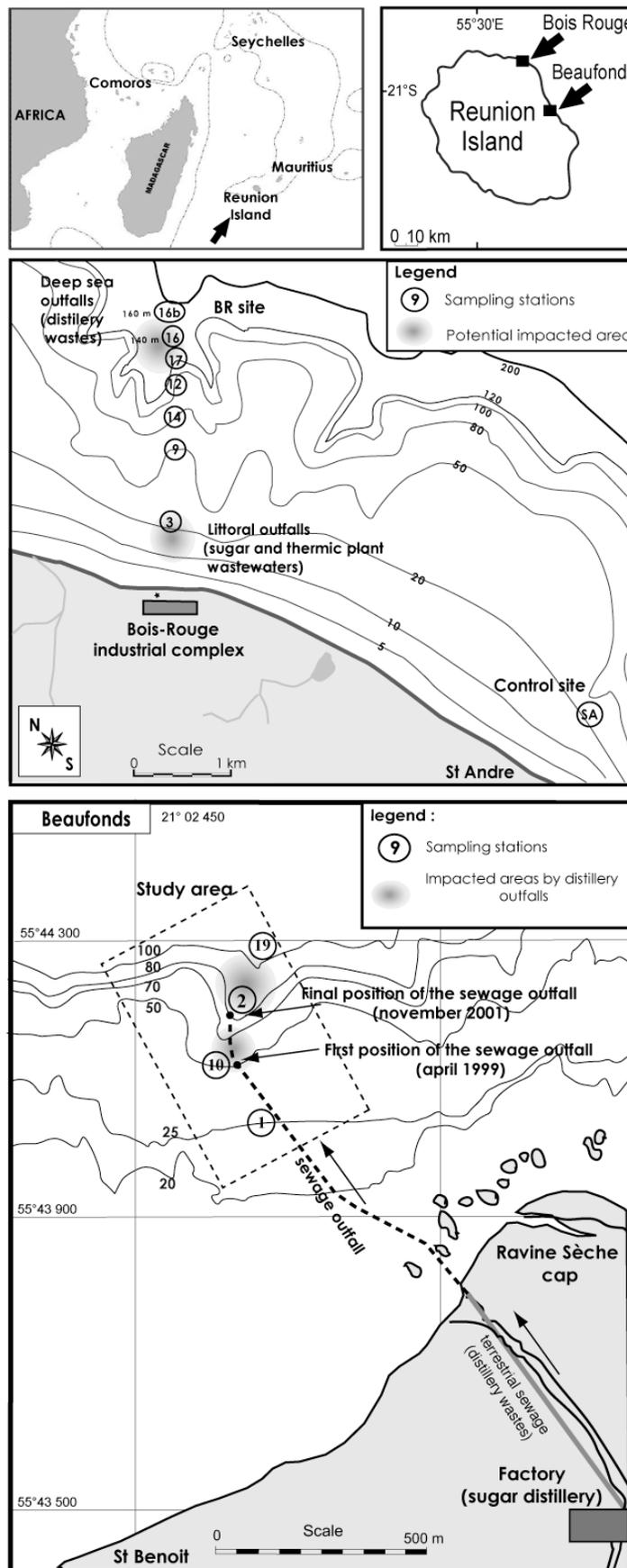


Figure 55: Maps of the studied areas showing the sampling stations of the Bois Rouge (BR - SA) (A) and the Beaufonds (BF) (B) industrial complexes, together with potentially impacted areas.

These wastes are flushed directly into the sea where they deposit in the nearshore subtidal environment. The second kind of wastes originates from the distillery. It consists of large volumes (about $420 \text{ m}^3 \cdot \text{day}^{-1}$) of wastewaters containing very high loads of fine terrigenous organically rich particles (Chemical Oxygen Demand of $105 \cdot 10^3 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$). These wastes (2.2 TDW day^{-1}) are drill injected inshore at 120 m depth. They transit underground during 1.2 km through basalts where they are partially degraded due to biomethanisation processes and are then transferred to deep (i.e., between 120 and 140 m depth) coastal sediments (Bigot, 2000). Sampling stations were located along a depth gradient, ranging from 20 to 160 m depth (Figure 55 B, Table 12). Seven stations (20-140 m depth) were sampled during the end of the hot season (austral summer) in 1994, 1996, 1999 and 2003. The 160 m deep station was only sampled in 2003. The 1994 survey corresponded to very low littoral outfalls and the beginning of deep underground injections. Conversely, the 1996, 1999 and 2003 surveys were all characterized by high littoral outfalls and constant rates of deep injections. A reference station (SA), located approximately 5 km East of BR at 20 m depth, was sampled at the same time. This station was not impacted by industrial effluents and was therefore considered as a control.

The industrial complex of **Beaufonds** (BF) is composed of a sugar distillery (Figure 1C). This factory produces a single type of waste, which is transferred to the marine environment through a sewage pipe built in November 1998. Wastes consist of large volumes of wastewaters (about $2600 \text{ m}^3 \cdot \text{day}^{-1}$) containing very high loads of fine terrigenous particles ($2.5 \text{ TDW} \cdot \text{day}^{-1}$, Turbidity of 464 NTU) and high loads of organic matter ($6.4 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$). Between November 1998 and November 2000, the sewage outfall was located at 50 m depth in the immediate vicinity of a marine canyon (Figure 1C). This outfall was then moved to a 80 m deep area located in the axis of this canyon. The 2001 survey was carried out only 4 months after this shift. Four stations, between 20 and 100 m depth, were sampled during the end of the hot season in 1998, 2001, 2002 and 2004 (Figure 1C). The sampling in May 1998 was carried out before the building of the sewage pipe. Conversely, the 2001, 2002 and 2004 surveys were all characterized by constant flows of distillery wastewaters.

Macrobenthos samples were collected using a 0.1 m^2 Van Veen grab with 3 replicates per station, leading to a total of 135 grabs (87 for BR-SA; 48 for BF). Samples were sieved on a 1 mm square mesh. The retained fauna was fixed in 5% formalin and then later identified to the lowest taxonomic level.

Statistical analysis

Macrofauna data were analyzed using several univariate indices: (1) species richness, (2) abundance, (3) Shannon index (H'), (4) Taxonomic Distinctness (Δ^*) (Clarke and Warwick, 1999), and (5) AMBI (Borja et al., 2000, Borja, 2005).

H' and taxonomic distinctness (Δ^*) were computed using the PRIMER® package (Clarke and Gorley, 2001). As stated above, AMBI is based on the *a priori* classification of macrofauna species in five ecological groups (EG) according to their sensitivity to disturbance (e.g. from EG I for species very sensitive to disturbance, to EG V for first-order opportunistic species) (Grall and Glemarec, 1997). AMBI is computed as the sum of the products of the proportion of each EG by an arbitrary value (0, 1.5, 3, 4.5, 6) attributed to each group.

$$\text{AMBI} = [(0 \times \% \text{EG I}) + (1.5 \times \% \text{EG II}) + (3 \times \% \text{EG III}) + (4.5 \times \% \text{EG IV}) + (6 \times \% \text{EG V})] / 100$$

AMBI is thus comprised between 0 and 6 and high values are associated with low ecological quality. During the present study, AMBI was computed using the AMBI program (AZTI' Marine Biotic Index, www.azti.es). Species were first attributed to EG based on the classification provided in the AZTI database for the same genus, or occasionally the same higher taxon (e.g., Anthozoa) (Annexe 6) when no such data were available in the web list. On rare occasions (e.g., for Echinoderms: *Lovenia elongata*; for Gastropods: *Terebra spp.*) species were assigned to EG based on the experience of the first author. The polychaete *Diopatra cuprea* was first assigned to EG I, as it was the case for *Diopatra neopolitana* and *Diopatra sp.* from the web list. Based on the previous results and the conclusions of Bigot et al. (in press) we subsequently assigned this species to EG IV before computing a new AMBI here after “modified AMBI”.

2.1.4. Results

Temporal changes at BR-SA sites

7885 individuals belonging to 174 taxa were collected at BR-SA. The main results of the different statistical analyses carried out by Bigot et al. (in press) are summarised in Table 12. Briefly put, the most important changes took place at station BR 3 (shallow station) and to a lesser extent at stations BR 16 and BR 17 (deep stations) (Table 12).

Tableau 12: Main environmental and macrofaunal characteristics at BR-SA.

STATIONS	Depth (m)	Location (WGS 84)	Distance from littoral outfalls (m)	Distance from deep re-emergent outfalls (m)	Temporal changes in sediment environment	Temporal changes of macrofauna (abundance, H', species richness, Δ^*)	Level of disturbance (Bigot et al, in press)
INDUSTRIAL AREA - (BR)	BR 3	20°54 48 S 55°38 34 E	80	350- 400	yes	Ab (237 –5160) H' (2.35 – 0.79) N (16 - 51) Δ^* (79.3 - 94.6)	Disturbed
	BR 9	20°54 25 S 55°38 28 E	150	200 – 250	no	Ab (188 – 703) H' (2.54 – 2.93) N (28 - 41) Δ^* (69.4 -72.3)	Undisturbed
	BR 14	20°54 30 S 55°38 44 E	180	140 – 180	no	Ab (438 – 850) H' (2.11 – 2.31) N (19 - 44) Δ^* (60.4 -72.7)	Undisturbed
	BR 12	20°53 99 S 55°38 26 E	250	< to 100	no	Ab (627 – 1143) H' (2.16 – 2.71) N (31 - 43) Δ^* (72.1 - 84.1)	Undisturbed
	BR 17	20°53 96 S 55°38 31 E	280	< to 50	no	Ab (440 – 1823) H' (2.10 – 2.50) N (20 - 36) Δ^* (66.7 - 76.0)	Slightly disturbed
	BR 16	20°53 96 S 55°38 24 E	310	< to 50	no	Ab (350 – 1027) H' (1.85 – 2.07) N (11 - 36) Δ^* (58.1 – 72.2)	Slightly disturbed
	BR 16 b	20°53 95 S 55°38 24 E	380	100	no	Ab (320) H' (2.79) N (34) Δ^* (60.2)	Undisturbed
CONTROL AREA - (SA)	SA 1	20°53 36 S 55°40 15 E	5500	5500	no	Ab (107 – 157) H' (2.73 – 2.78) N (5 - 25)	Undisturbed

At BR 3, species richness increased between 1994 and 1996 and then steadily decreased. Species richness tended to increase at BR 16 and BR 17 between 1994 and 2003. Temporal changes in macrofauna biomass were most important at BR 3 where abundances were maximal in 1996 and 1999. Changes in H' and Δ^* showed the same patterns with the most important changes observed at station BR 3 between 1994 and 2003. Overall, station BR 3 was considered as disturbed and stations BR 16 and BR 17 as slightly disturbed Bigot et al, (in press).

Temporal changes in AMBI based on the standard assignation of species to ecological groups available at the Appendix 6, are shown in Figure 56. There was a clear decrease in AMBI at station BR 3 between 1994 and 1996, which was indicative of an increase in ecological quality at this station and clearly did not fit with the level of observed disturbance (Bigot et al., in press). Moreover, the same trend in decreasing AMBI was also observed at the SA control station. Conversely, AMBI detected the slight disturbance reported by Bigot et al. (in press) at stations BR 16 and BR 17. There was no significant correlation between AMBI and H' ($n = 28$, $r^2 = 0.085$, $p = 0.224$) and a significant negative correlation between AMBI and Δ^* ($n = 28$, $r^2 = 0.376$, $p = 0.001$).

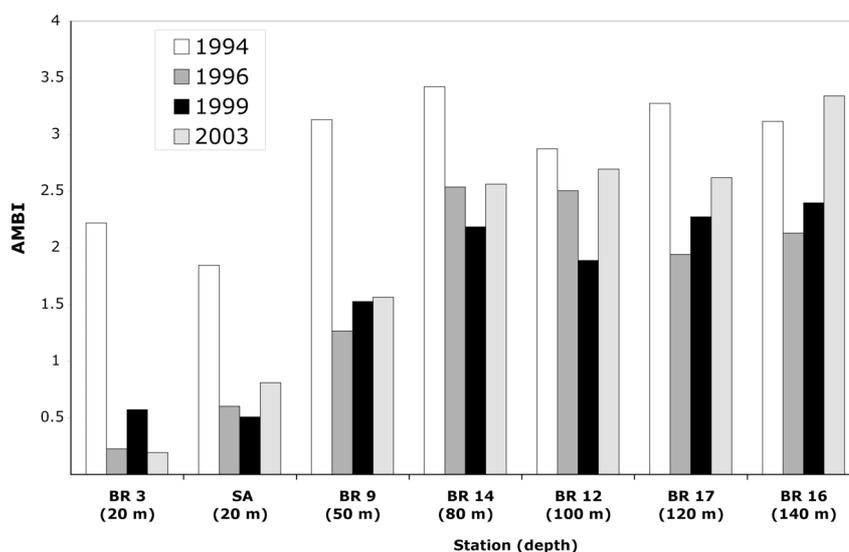


Figure 56: Temporal changes in AMBI at BR-SA, computed on the species assignment proposed by Borja et al. (2000).

Temporal changes in modified AMBI are shown in Figure 57. There was a marked increase in modified AMBI (indicative of a decrease in ecological quality) at station BR 3 after 1996 with no similar changes at station SA. Modified AMBI also tended to increase slightly at stations BR 16 and BR 17 after 1996. However, in both cases this did not lead to higher values than those recorded in 1994.

Modified AMBI correlated negatively both with H' ($n = 28$, $r^2 = 0.363$, $p = 0.011$) (Figure 57 B) and Taxonomic Distinctness Δ^* ($n = 28$, $r^2 = 0.404$, $p = 0.001$) (Figure 57 C). Overall, these results are coherent with the levels of disturbance reported by Bigot et al (in press) at stations BR 3, BR 16 and BR 17.

At station BR 3, there were strong temporal changes in the relative abundance of individuals belonging to EG IV species between 1996 (28.7 %) and 2003 (88.8 %)(Table 2). This mostly corresponded to an increase of the Eunicidae *Diopatra cuprea* and the Capitellidae *Dasybranchus caducus*. Conversely, the relative importance of EG I drastically decreased between 1996 and 2003 (from 62.6 % to 2.8 %). Strong temporal changes were also observed at the deep station BR 16 for EG III (between 28.4 in 1994 and 60.9 % in 1999) and IV (between 23.8 in 1999 and 74.0 % in 2003) (Table 13).

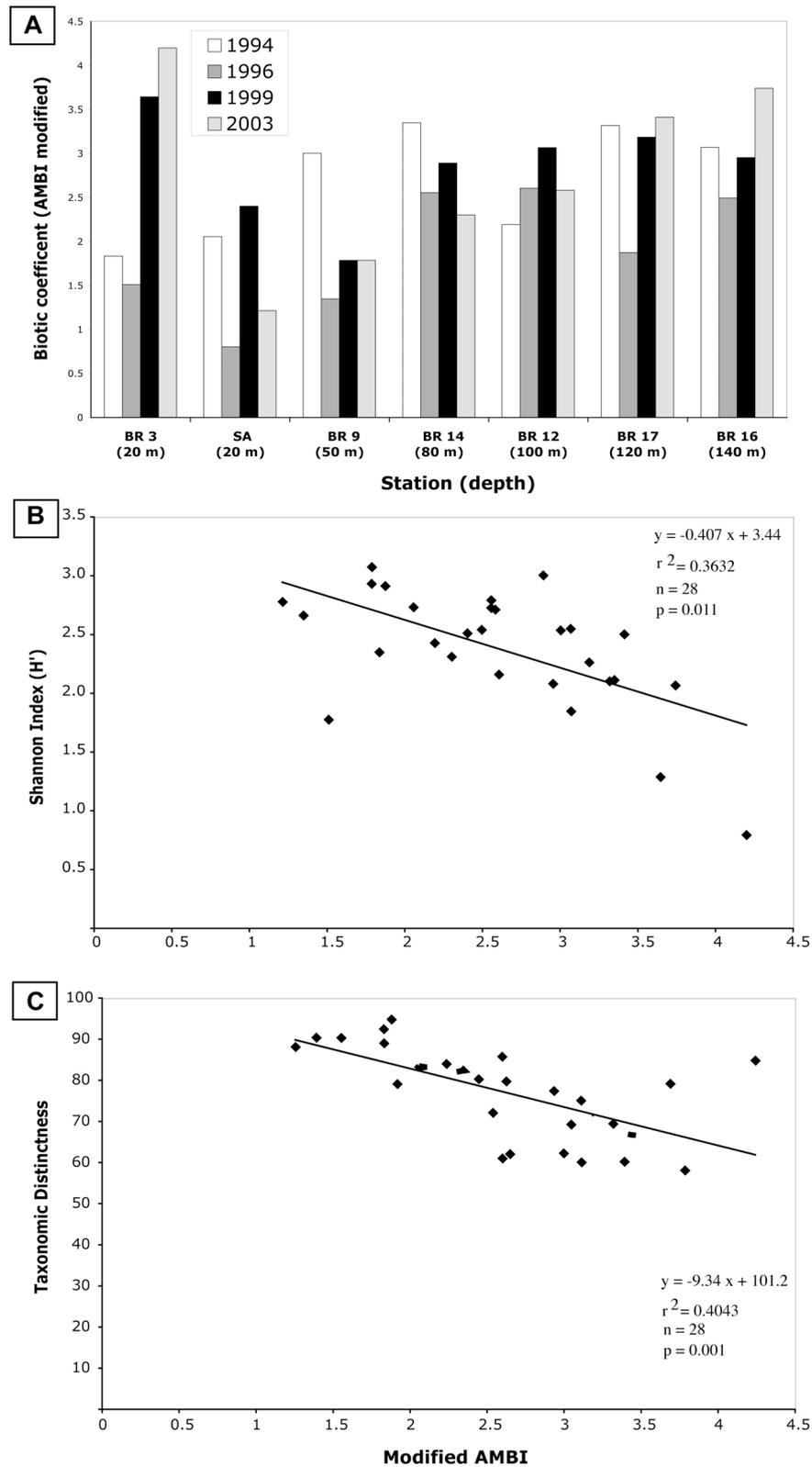


Figure 57: Temporal changes in modified AMBI (which consider *Diopatra cuprea* as a EG IV species) at the BR-SA site (A), and correlations between modified AMBI and H' (B) and Δ^* (C).

Tableau 13: Temporal changes in relative abundance of ecological groups, modified AMBI and ecological status at BR-SA and BF impacted stations.

Sites	Stations	Years	l group (EG in %)					modified AMBI	Ambi ecological status
			I	II	III	IV	V		
Bois Rouge (BR-SA)	BR 3 (20 m)	1994	29.2	31.9	26.4	12.5	0	1.83	Slightly disturbed
		1996	62.6	3.1	5.6	28.7	0	1.51	Slightly disturbed
		1999	11.9	1.7	17.9	68.5	0	3.64	Moderately disturbed
		2003	2.8	3.5	4.9	88.8	0	4.20	Moderately disturbed
	BR 16 (140 m)	1994	22.4	0	28.4	49.3	0	3.07	Slightly disturbed
		1996	16.5	26.8	30.7	26	0	2.49	Slightly disturbed
		1999	11.7	3.6	60.9	23.8	0	2.95	Slightly disturbed
		2003	9.1	6.6	10.4	74	0	3.74	Moderately disturbed
Beau-fond (BF)	BF 10 (50 m)	1998	61.4	22.7	9.1	6.8	0	0.92	Undisturbed
		2001	17.4	6.6	16.8	59.3	0	3.27	Slightly disturbed
		2002	29.2	16.9	33.7	20.2	0	2.17	Slightly disturbed
		2004	17.2	8.9	68.8	5.1	0	2.43	Slightly disturbed
	BF 2 (80 m)	1998	17.8	8.1	36.2	37.9	0	2.91	Slightly disturbed
		2001	25.3	8.2	16.3	50.2	0	2.87	Slightly disturbed
		2002	6.9	8.9	24.6	59.6	0	3.56	Moderately disturbed
		2004	13.4	11.6	26.9	48.1	0	3.15	Slightly disturbed
	BF 19 (100 m)	1998	55.7	16.4	21.9	4.4	1.6	1.20	Undisturbed
		2001	20.5	11	14.4	54.1	0	3.03	Slightly disturbed
		2002	15.2	7	12	65.8	0	3.43	Moderately disturbed
		2004	7.4	3.7	19.1	69.9	0	3.77	Moderately disturbed

Temporal changes at BF

3048 individuals belonging to 118 taxa were collected at the BF site. Temporal changes in species richness, total abundance and H' are shown in Figure 58. There was a clear spatial pattern in species richness and abundance.

As observed for station SA and BR 3 before the disturbance, station BF 1 presented a lower species richness and a much lower abundance than the 3 other BF stations. Conversely, there was no clear spatial pattern in H' . Station BF 1 also featured very marked temporal changes in both abundance and species richness as already observed at SA by Bigot et al (in press).

As far as deeper stations are concerned, the most important temporal changes took place at station BF 19 (deep station) and to a lesser extent at stations BF 2 and BF 10 (Figure 58). At BF 10, species richness increased from 22 to 38 between 1998 and 2002 and then decreased to 28 in 2004. Species richness first tended to steadily decrease with time at BF 19 (from 35 to 24 between 1998 and 2002) with a slight subsequent increase (31 in 2004).

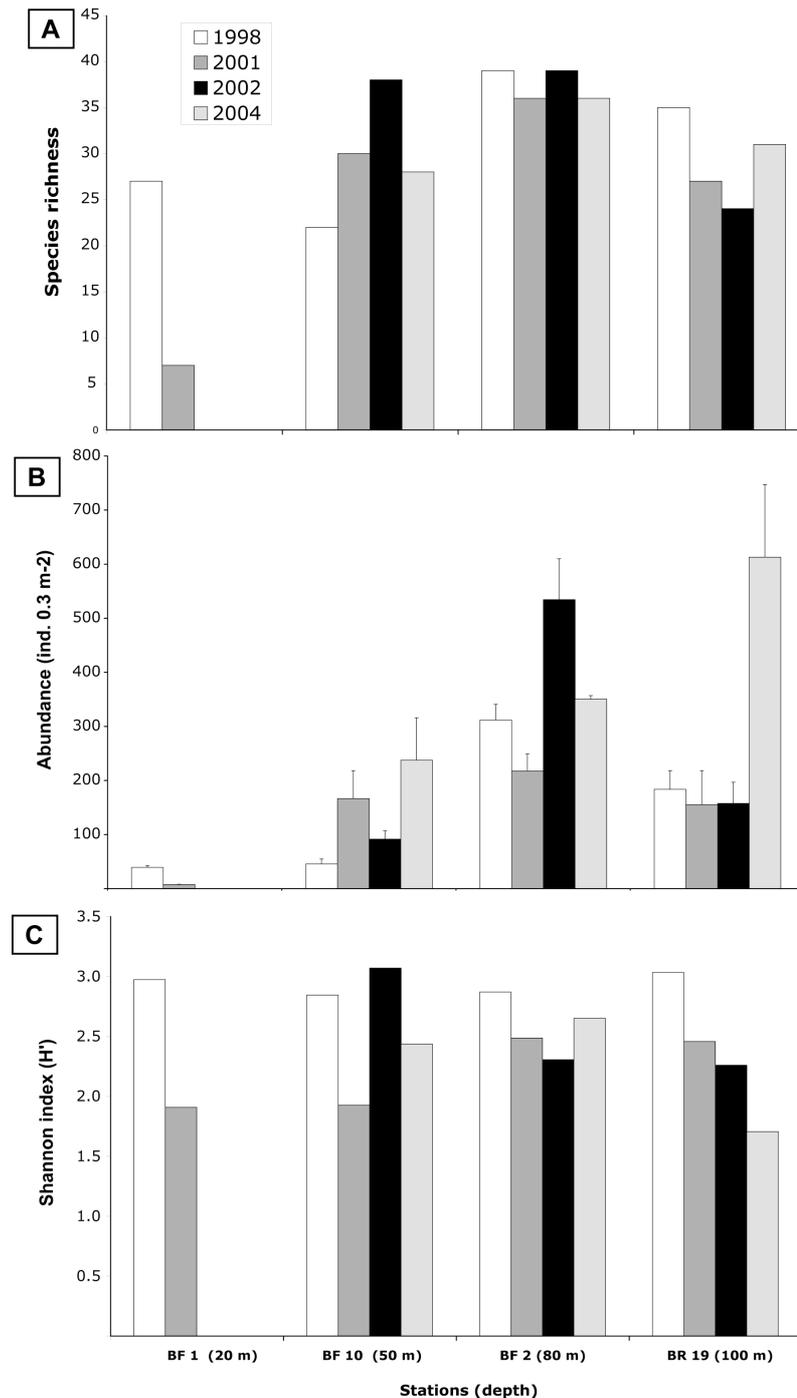


Figure 58: Temporal changes in species richness (A), mean abundance of macrofauna \pm SD (B), and H' (C) at BF site

The abundance of macrofauna (Figure 58 B) significantly differed between stations and sampling years (two-way ANOVA, $p < 0.001$ and $p = 0.006$ for stations and sampling years, respectively with a significant interaction, $p = 0.013$). Temporal changes were the most important at BF 2 and 19 (one-way ANOVA, $p = 0.047$) with maximum abundance recorded in 2002 for BF 2 (535 ± 75 ind. 0.1 m^{-2}) and 2004 for BF 19 (614 ± 134 ind. 0.1 m^{-2}). The high abundances observed at these two stations were mainly due to several polychaete

species (*Notamastus* spp., *Prionospio ehelersi*, *P. steenstrupi*, *Ancistrosyllis parva*) at BF 2 and a single polychaete species *Diopatra cuprea* at BF 19 (62 % of total abundance in 2004). Temporal changes in H' (Figure 58 C) were most important at station BF 19, where H' decreased between 1998 (3.03) and 2004 (1.70).

Temporal changes in modified AMBI are shown in Figure 59 A. Modified AMBI clearly increased at station BF 19 between 1998 (1.19) and 2003 (3.77).

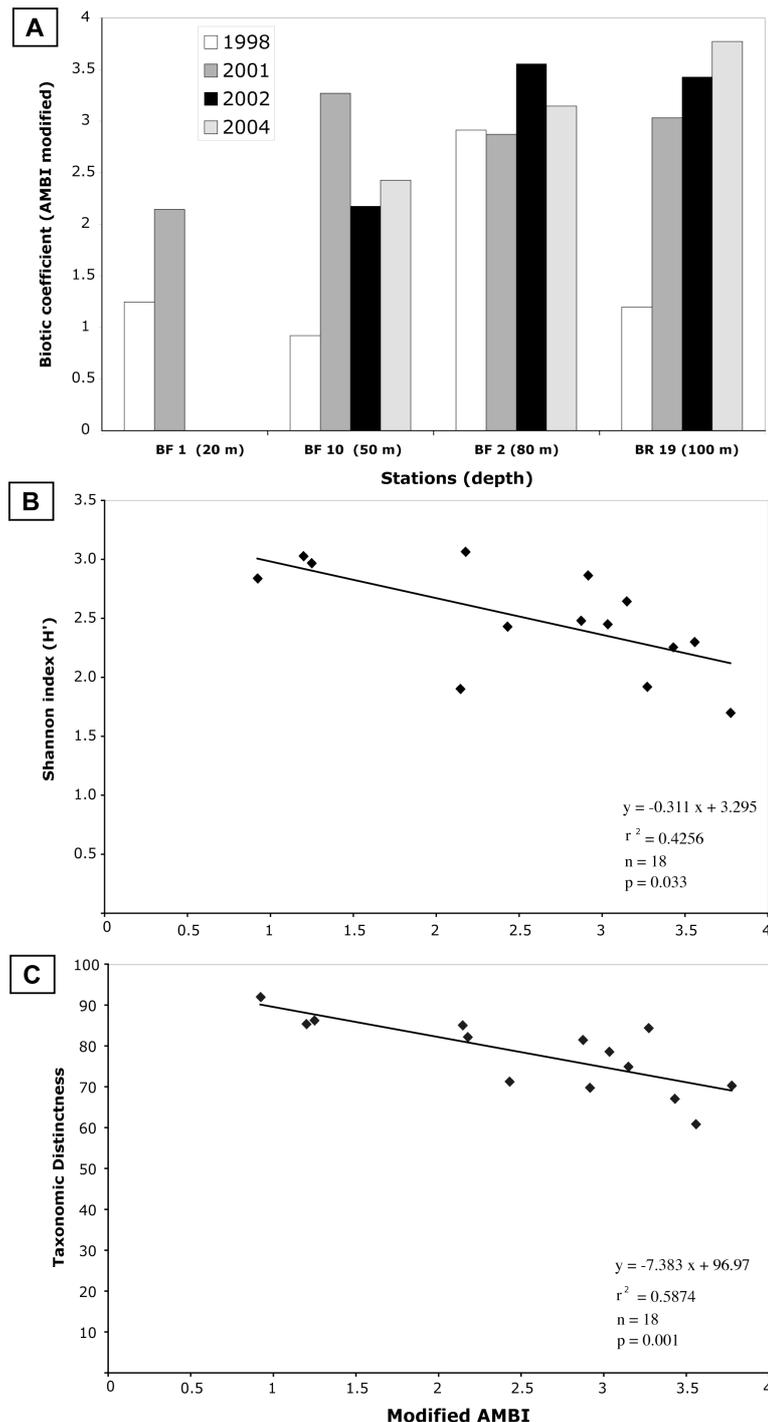


Figure 59: Temporal changes in modified AMBI at BF site (A), and correlation between modified AMBI and H' (B) and Δ^* (C).

Conversely, modified AMBI did not show any clear temporal pattern at station BF 2 (from 2.88 in 1998 to 3.55 in 2002). At station BF 10, there was a pronounced increase in modified AMBI between 1998 (0.92) and 2001 (3.27), followed by a slight decline to 2.42 in 2004. At BF 19, there were strong temporal changes in the relative abundances of individuals belonging to EG IV species group between 1998 (4.4 %) and 2004 (69.9 %). This mostly corresponded to the increase of the Eunicidae *Diopatra cuprea*, and the Spionidae *Prionospio spp.* and *Spio pacifica* (Table 13).

Modified AMBI correlated negatively both with H' ($n = 18$, $r = -0.518$, $p = 0.033$) (Figure 59 B) and Taxonomic Distinctness Δ^* ($n = 18$, $r = -0.807$, $p = 0.001$) (Figure 59 C).

2.1.5. Discussion

Both BR and BF sites were characterized by high loads of wastes originating from the sugar cane activity. Those wastes were exported to the marine environment through three distinct pathways: (1) directly on the seashore (BR 3), (2) through underground drilling injection (BR 16 and 17), and (3) through a sewage pipe (BF 2 and BF 19). During the present study, we used: (1) the results collected at BR-SA to test and to modify the standard procedure of computation of the AMBI, and (2) the results collected at BF to independently confirm the use of the modified AMBI for an other site. To our knowledge, AMBI has only been used once in tropical Atlantic Ocean (Muniz et al., 2005) and the present study constitutes the first attempt to use AMBI in the Indian Ocean.

The study of macrofauna at shallow BR3 site clearly showed a drastic decrease in diversity associated with the deposition of organic wastes starting in 1996. The standard AMBI decreased sharply between 1994 and 1996, which was indicative of an improvement of environmental quality. This clearly did not fit the observed trend in diversity and did not agree as well with the observations of Bigot et al. (in press) who concluded to a degradation of this environment during the same time period. This unsatisfactory result is clearly linked to the problem of mis-assignation of poorly known tropical species.

The assignation of each species to an ecological group (EG) is a key step in the computation of AMBI, which is difficult to apply outside the European ecosystems where AMBI has been developed (Simboura, 2004; Rosenberg et al., 2004). About half of the species found during the present study were not listed in the AMBI database (AZTI' Marine Biotic Index, www.azti.es). In this case, assignations were carried out at higher taxa level or in some occasions according to the first author experience when assignations were

completely missing. The classification of these species or taxa was, however, somehow subjective and may vary between scientists and geographical areas (Rosenberg et al., 2004).

In this context, one interesting observation by Bigot et al. (in press) was that the degradation of environmental quality at station BR 3 coincided with bursts of the Eunicidae *Diopatra cuprea*. This polychaete strongly increased with organic and terrigenous loads exported by the BR industrial complex (abundance of 3500 ind.m⁻² at BR 3 in 1999). This is typical of proliferation event occurring in early phases of secondary succession as described by Pearson and Rosenberg (1978). However, this response differs from those described in other organic-enriched areas, which usually involve typical opportunists species such as Capitellidae and/or Spionidae (Pearson and Rosenberg, 1978, Oug, 1998; Paul et al, 2001; Diaz-Castaneda and Harris, 2004). The closest taxa to *Diopatra cuprea* in the AZTI data base are *Diopatra neopolitana* species and genus *Diopatra* sp. which are both classified in EG I (i.e., “very sensitive species to organic enrichment and present under unpolluted conditions”). However the results by Bigot et al. (in press) strongly suggest that in Reunion Island, *Diopatra cuprea* is indicative of organic enrichment and terrigenous loads, which justifies its classification in EG IV (“Second-order opportunistic species with slight to pronounced unbalanced situation”) (Grall and Glemarec, 1997; Borja et al., 2000).

With such assignation, the modified AMBI have been tested on the two impacted sites. At station BR 3, modified AMBI increased three fold between 1994 and 2003, which corresponded to a transition from an “undisturbed” to a “moderately disturbed” ecological status (Borja et al., 2000). At BR 16 and BR 17, Bigot et al (in press) concluded to a slight perturbation between 1999 and 2003. In the same way, the modified AMBI showed a slight increase during that period of time, due to the increase of several Cirratulidae and Spionidae such as *Malacoceros indicus*, *Scoelelepis* spp, *Laonice cirrata*, which are indicative of organic enrichment (Maurer et al., 1998; Mendez et al., 1998; Paul et al., 2001) and are thus assigned to EG III (“Species tolerant to excess organic matter enrichment”) or IV (“Second-order opportunistic species with slight to pronounced unbalanced situation”) in the AZTI data base. Overall temporal changes in modified AMBI are thus consistent with observed changes in environmental quality at the BR-SA site. Moreover, modified AMBI correlated negatively with both H' and Δ^* , which are both known to increase with improving ecological quality (Somerfield et al., 1997; Labruno et al., 2006).

Temporal changes of species richness, abundance and diversity suggested a degradation of the environmental quality at station BF 10 in 2001 (i.e., when the sewage outfall was

located at 50 m depth), followed by a slight recovery of macrofauna at station after this period. At station BF 19, temporal changes of macrofauna were indicative of a disturbance after the displacement of the outfall to 80 m depth occurred in 2001 (Bigot et al., 2003; ARVAM et PARETO, 2005). These trends were both accounted for by the modified AMBI, which increased by 3.5 fold at station BF 10 between 1998 and 2001 and by 3 fold at station BR19 between 1998 and 2004. The ability of the modified AMBI to account for the changes in ecological quality induced by the displacement of the sewage outfalls is tightly linked to the fact that the species responding to organic enrichment (i.e., several Spionidae and the Eunicidae *Diopatra cuprea*) were largely similar at BR-SA and BF.

Although preliminary, our results support the applicability of the concept of AMBI in Reunion Island. In this sense they are in good agreement with the conclusions of the first test of AMBI recently carried out in tropical Atlantic (Muniz et al., 2005). Our results also show that changes in the assignation of some key species may be necessary. This was especially the case for the opportunist Polychaete *Diopatra cuprea*. Here again, our results are in good agreement with existing literature where the assignment of dominant species to relevant EG is also a crucial step when applying AMBI in some Mediterranean areas, as recently pointed out for the Serpulidae *Ditrupa arietina* (Labruno et al., 2006), for the Spionidae *Aonides oxycephala* (Marin-Guirao et al., 2005) or for the bivalve *Corbula gibba*, the polychaetes *Pseudopolydora antennata*, and *Capitella capitata* (Simboura & Zenetos, 2002; Simboura, 2004).

Moreover, the scale of the AMBI has been established by previous authors (Borja et al., 2000; Muxika et al., 2004; Borja et al., 2004). In Reunion island, the modified AMBI ranges from 0.9 and 1.5 respectively for BF and BR (corresponding to “high” and “good” status) to 4.2 and 3.8 respectively for BR and BF (corresponding to “moderate” status), but does not reach the upper scale of AMBI, as observed in Europe (Muxika et al., 2005) and South America (Muniz et al., 2005). In spite of the degradation of environmental quality recorded at BR (Bigot et al., in press) and BF sites, AMBI values only characterized these sites as “moderately disturbed” (moderate ecological status). The high hydrodynamic environment characterizing the East coast of Reunion Island could temper disturbance by organic enrichment and lead to benthic communities with moderate ecological status.

All these case studies reflect the necessity to reach consensus in the assignation of the different species to the ecological groups taking into account ecological and environment characteristics (e.g. the thresholds in the site pollution classification) and enlarged knowledge of species, particularly for tropical environments.

Conclusion. The present study constituted the first attempt to use AMBI index in Indian Ocean. Our results support the usefulness of AMBI for Reunion Island, and will probably prove worthwhile due to the establishment of ecological quality status of soft bottoms coastal water bodies in the scope of the EU Water Framework Directive. Moreover, further work is required to better establish the use of AMBI resulting of other types of pollution sources in the Indian Ocean region. A key step is also the supplementation of the species list proposed by Borja et al. (2000, 2003), particularly for the species not yet currently assigned to an Ecological Group in the AMBI database (AZTI' Marine Biotic Index, www.azti.es). In this context, future studies should focus on: (1) long-term monitoring of impacted and reference areas, and (2) auto ecological studies on dominant or ecologically relevant species.

Acknowledgements

I am indebted to all people who provided me with assistance during fieldwork. This study is part of the L Bigot PhD thesis carried out in collaboration between the Marine Ecology Laboratory (ECOMAR) of the University of Reunion Island and the “Agence pour la Recherche et la Valorisation Marine” (ARVAM). This study was funded by “Distillerie de Savanna” with additional support from local councils (Region Reunion, Departement de La Réunion), the European Union and the French Ministry of Environment. ARVAM led the project through an environmental monitoring program conducted between 1994 and 2003.

2.1.6. References

La bibliographie et l'annexe sont présentées à la fin du document dans la partie bibliographie générale, puis dans les annexes.

Discussion générale et conclusion

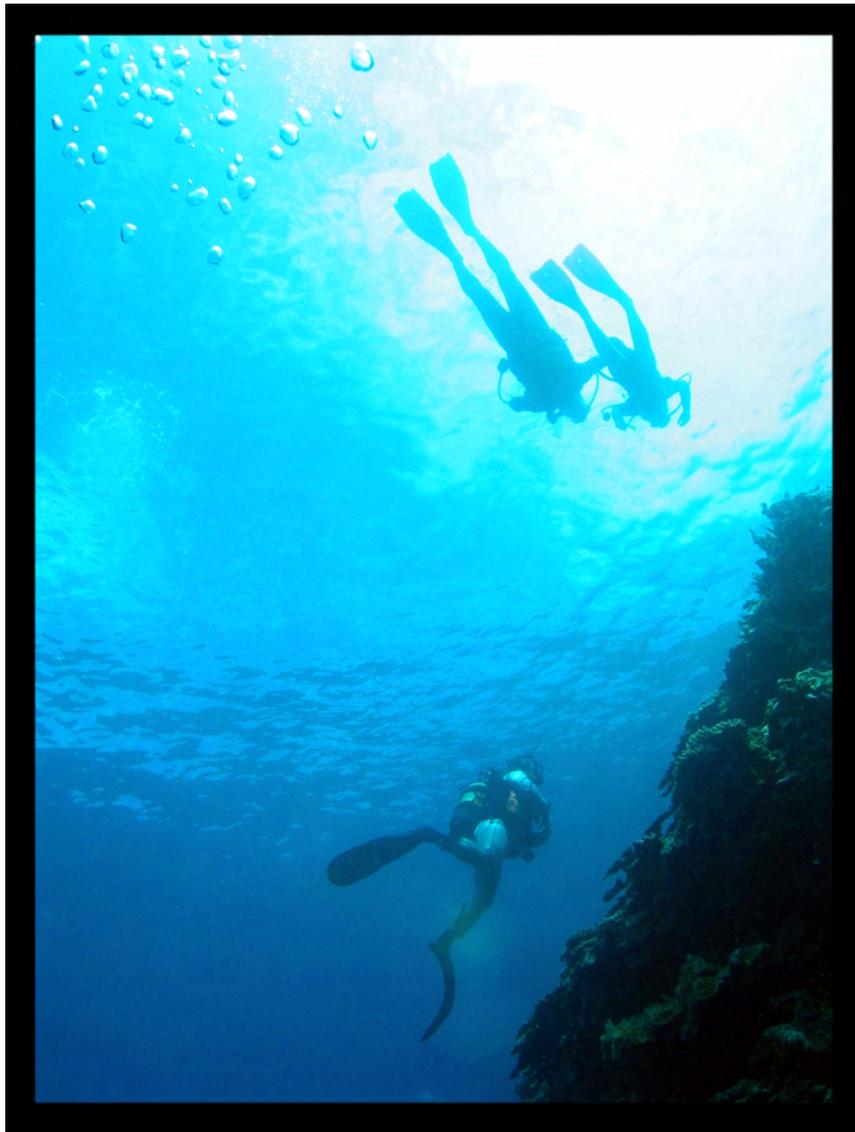


Photo L.Bigot

1. SYNTHÈSE ET DISCUSSION GÉNÉRALE

Les études relatives à la biodiversité et la structure des communautés de macrofaune, montrent le plus souvent l'importance de l'échelle considérée, que l'on s'attache à décrire des variations d'ordre spatial ou temporel (Morrisey et al., 1992, 1994 ; Ysebaert et Hermann, 2002). C'est pourquoi j'ai choisi de traiter de la variabilité spatiale des communautés de La Réunion à moyenne échelle, considérant ainsi les changements de communautés susceptibles d'intervenir à l'échelle de sites dont la surface est comprise entre 4 et 10 km², et qui sont représentatifs des différents secteurs géographiques de l'île. Par ailleurs, la variabilité temporelle a été suivie sur des périodes allant de 6 à 9 ans.

1.1. Une première contribution à l'étude de la biodiversité de la macrofaune sédimentaire non récifale

L'analyse des communautés macrobenthiques, réalisée à La Réunion entre 1994 et 2004, a permis de recenser environ 236 espèces, appartenant à 10 groupes taxonomiques majeurs (annexe 1). Même si la majeure partie des espèces les plus fréquentes et les plus abondantes a probablement été recensée (17 077 individus collectés), ce travail ne constitue cependant qu'une approche préliminaire (cf. méthodes et techniques d'échantillonnages) de l'étude de la biodiversité de ces communautés.

La notion d'échelle spatiale a une incidence directe sur la biodiversité, et plus spécifiquement sur l'évaluation de la richesse spécifique des communautés. La mesure de la diversité est en ce sens étroitement liée à l'effort d'échantillonnage (Gray, 2000 ; Ellingsen, 2002), ce qui a pu être confirmé par mes résultats. 9143 individus appartenant à 207 espèces et 10 groupes taxonomiques majeurs ont ainsi été recensés lors de l'analyse spatiale. L'allure globale de la courbe d'accumulation spécifique (figure 41) montre que si le cortège d'espèces les plus fréquemment rencontrées a bien été identifié (cf. tendance asymptotique), un effort d'échantillonnage plus soutenu aurait très certainement contribué à accroître la richesse spécifique globale. Ceci est confirmé par l'approche spatio-temporelle complémentaire liée au suivi de deux sites perturbés, effectuée entre 1994 et 2004, qui a permis de recenser des espèces supplémentaires, portant ainsi à 236 le nombre total d'espèces identifiées sur les zones de substrats meubles non récifaux de La Réunion. Nombre de ces espèces supplémentaires, souvent caractérisées par un faible effectif, ont progressivement contribué à accroître la diversité globale. Ce schéma traduit une augmentation de la richesse spécifique en

fonction de l'effort d'échantillonnage, déjà décrit par Gray, (2002), Ellingsen, (2002), parmi d'autres. Sur la base de notre échantillonnage, une première estimation de la richesse spécifique des communautés macrobenthiques (α diversité) de La Réunion pourrait être estimée à 250-280 espèces. Ces premiers résultats nous montrent que même si l'analyse effectuée dans le cadre de ce travail constitue une première approche satisfaisante de l'étude de la biodiversité des communautés macrobenthiques de La Réunion, elle ne constitue qu'une contribution préliminaire. Elle mériterait par exemple, maintenant d'être complétée par une analyse plus complète de la β et de la γ diversité (Gray, 2000 ; 2002).

1.2. La variabilité naturelle des communautés face aux principaux facteurs environnementaux

La notion d'échelle spatiale fait également intervenir le concept d'habitat (cad de niche écologique), dont les limites ne sont pas toujours faciles à définir précisément en zone subtidale, et peuvent constituer une source importante de la variabilité dans la composition des communautés (Hewitt et al., 1998 ; Morrisey et al., 1992). Selon les objectifs d'étude fixés, et l'échelle de travail choisie, cela peut consister une fin en soi, s'il s'agit de différencier ces habitats sur la base de la structure des communautés, soit un problème, si cela constitue une source potentielle de variabilité supplémentaire. Dans le contexte particulier de ce travail, 5 secteurs représentatifs des principales zones de substrats meubles ont été étudiés en 1996 et 1998. C'est sur cette base que j'ai analysé les principales caractéristiques des communautés macrobenthiques, soumises à la seule action des facteurs dit naturels. Comprendre quelle est la structuration dite « naturelle » des communautés est un exercice difficile, car il intègre souvent *de facto*, l'incidence des principaux facteurs de milieu (océanographie, climat, interactions biotiques, ...), mais également l'action de facteurs environnementaux pouvant être indirectement liés aux activités humaines. J'ai considéré dans l'analyse spatiale que les secteurs expertisés en 1996 et 1998 étaient plus représentatifs d'un état « naturel » du milieu, au regard des autres approches effectuées dans les chapitres III et IV qui traitent spécifiquement de l'effet de perturbations anthropiques ponctuelles. Les principaux résultats que l'on peut retenir de cette approche spatiale ont été détaillés dans le chapitre II. Il s'agit notamment de 3 points :

- 1) Du rôle fondamental qu'exercent les **principaux facteurs environnementaux**, profondeur, granulométrie des sédiments et hydrodynamisme, sur la structuration des

communautés benthiques en zone subtidale. Le rôle majeur de la profondeur a été mis en évidence, aussi bien sur le secteur de BR-SA, que sur les autres secteurs géographiques de l'île. Ce paramètre correspond à une des variables explicatives déterminantes dans l'organisation des communautés (Snelgrove, 1999 ; Bergen et al., 2001 ; parmi d'autres). Dans le cas de La Réunion, il oppose très nettement les zones littorales aux secteurs intermédiaires (de -50 à -100 m) et plus profonds (> -120 m), qui s'étagent le long d'un gradient bathymétrique progressif. La granulométrie des sédiments résulte en partie de l'action de l'hydrodynamisme. Ce paramètre montre une prédominance de sables basaltiques fins et moyens en zone littorale, qui se trouvent ensuite progressivement associés à une composante de vases d'origine terrigène au-delà de -50 m. Une des originalités de l'étude granulométrique a consisté à montrer un changement de l'organisation des fractions granulométriques profondes dans la zone des -100 à -120 m, qui a pu être associé à la présence d'un ancien niveau marin datant de -18 400 ans (Colonna, 1994). Les trois facteurs, profondeur, granulométrie et hydrodynamisme, interagissent et sont intimement liés (Snelgrove and Butman, 1994 ; Karakassis et Eleftheriou, 1997). La scission, plus ou moins nette selon les secteurs géographiques, entre les communautés inféodées aux zones littorales, et celles des zones intermédiaires caractérisées par une sédimentation importante, est directement liée à l'hydrodynamisme généré par les houles d'alizés, ainsi que par les phénomènes plus exceptionnels, mais de grande ampleur que sont les cyclones. Ces phénomènes sont à l'origine de remaniements sédimentaires conséquents et d'une certaine instabilité des zones littorales (Troadek, 1991). Comme le montre l'analyse des communautés macrobenthiques, leur action semble se limiter à la zone bathymétrique 30-50 m. Ils constituent en ce sens un indicateur indirect de l'action hydrodynamique.

- 2) De la **variabilité spatiale** des communautés entre les différents secteurs géographiques de l'île. Cette variabilité oppose assez nettement les secteurs nord-est et est, aux secteurs nord et nord-ouest, et ceci du point de vue de l'abondance et de la biomasse des communautés. Des différences importantes ont notamment été mises en évidence au niveau des zones littorales, qui sont soumises à un hydrodynamisme variable selon leur exposition par rapport aux flux dominants, et qui sont directement influencées par les apports organiques et terrigènes issus des bassins versants. L'importance de l'hydrodynamisme dans la structuration des communautés benthiques a déjà été rapportée par de nombreux auteurs (Rhoads et Young, 1970 ; Pearson et

Rosenberg, 1978 ; Alongi et Christoffersen, 1992 ; Netto et al., 1999, parmi d'autres). Ce paramètre modifie également les conditions de sédimentation particulière dans la colonne d'eau et à l'interface eau - sédiment (Eckman, 1983, Heip, 1995) (cf. cycles « sédimentation – remise en suspension »). L'analyse spatiale a ainsi mis en évidence des faciès de communautés dominés par des polychètes apparentés à différents groupes trophiques en fonction des niveaux bathymétriques, ce qui correspond à un schéma classique (cf. références § II et III). Elle a également montré l'existence de faciès plus originaux au niveau des zones littorales de la baie de St Paul (faciès dominés par des mollusques Veneridae), ou de celles de La Possession et de St Denis / Ste Marie (faciès dominés par des coraux solitaires).

- 3) **De l'aspect sélectif** de certains paramètres du milieu comme la granulométrie, qui expliquent en partie la distribution de certaines espèces présentant des affinités fortes vis-à-vis de fractions sédimentaires spécifiques (espèces associées aux sables grossiers, espèces associées aux milieux hyper-sédimentaires) (McLachlan et al., 1984 ; Rosenberg, 1995 ; Oug, 1998 ; Bergen et al., 2001, parmi d'autres). À ce titre, les analyses multi dimensionnelles ont également montré l'incidence d'autres facteurs du milieu non pris en considération lors de la présente étude (cf. ACC). Ces facteurs restent encore inconnus, même s'il existe parfois de fortes présomptions sur leur nature et le rôle qu'ils pourraient jouer dans la structure et le fonctionnement des communautés benthiques. On retiendra notamment le rôle trophique important que pourrait jouer les populations phytoplanctoniques (composition, abondance) sur les communautés de bivalves filtreurs rencontrées en baie de St Paul, où celui du zooplancton sur les cnidaires solitaires en baie de La Possession ou bien sur Ste Marie / Gillot.

1.3. La réponse des communautés face aux perturbations anthropiques

L'analyse temporelle effectuée sur 2 sites perturbés, dans le cadre d'étude de type BACI (Before After Control Impact) (Ferraro et al., 1991 ; Underwood, 1997), a complété de manière pertinente l'approche spatiale initiale. De nombreux travaux étudiant les changements faunistiques, et l'incidence respective des composantes spatiales ou temporelles ont montré qu'elles représentent souvent une proportion importante des changements observés, par rapport à l'action des variables environnementales (Lindgarth et al., 2001 ;

Ysebaert et Herman, 2002). Mon étude a aussi montré les fortes interactions qui existent entre les composantes spatiale et temporelle dans les changements de communautés, et ceci aussi bien sur des zones impactées que des zones témoins (cf. problème des « faux témoins »). J'ai donc choisi d'étudier la réponse des communautés aux perturbations anthropiques, en privilégiant une approche temporelle (échantillonnage à périodicité inter-annuelle) des paramètres du milieu et de la composition de la macrofaune, sur des stations fixes localisées majoritairement dans les deux secteurs perturbés.

Des suivis temporels ont été réalisés sur des périodes longues (9 ans pour Bois Rouge et 6 ans pour Beaufonds), permettant d'avoir une approche dynamique de l'évolution des communautés, en réponse aux différentes sources de perturbations. Ces suivis étaient par ailleurs associés à des configurations de rejet en mer différentes : (1) rejets à la côte et par forage d'injection profond pour Bois Rouge, (2) rejets par émissaire sous-marin pour Beaufonds (cf. chapitre III), ce qui m'a permis d'appréhender le mode de réponse du macrobenthos, face à différentes alternatives techniques de rejet en mer.

Les principaux résultats ont mis en évidence des changements de communautés benthiques très marqués en zone littorale sur le secteur de Bois Rouge, et plus modérés en zone profonde sur les deux secteurs.

- Sur Bois Rouge, l'évolution temporelle des communautés littorales a été progressive entre 1994 et 2003, où un changement de composition du macrobenthos a été démontré, parallèlement à une dégradation de la qualité du milieu sédimentaire. Les causes de perturbations des communautés sont dues en partie à l'action anthropique (rejets à la côte entre 1994 et 2003), et en partie à l'action synergique d'évènements naturels exceptionnels (cyclones) intervenus entre 2000 et 2003. Les analyses faunistiques ont clairement montré la réponse temporelle des communautés, et le rôle important joué par des espèces tubicoles comme *Diopatra cuprea* (annélides polychètes). L'originalité de la réponse de cette espèce, qui est par ailleurs souvent présente dans les cortèges faunistiques en milieu tropical, n'avait pas encore été décrite dans le contexte de perturbations organiques et terrigènes. Cette espèce peut être qualifiée d'opportuniste, du fait de sa capacité à utiliser la matière organique particulière disponible dans le milieu, et de son caractère tubicole qui favorise très probablement le piégeage de cette matière organique. En zone profonde, la réponse des communautés benthiques face à des enrichissements organiques diffus, issus de rejets de vinasse par forage d'injection a également été mise en évidence. En avril 2003, soit 9 ans après le début des rejets en mer, l'impact sur les communautés restait encore très modéré, ce qui montre tout l'intérêt de

ce mode de rejet en tant qu'alternative aux rejets à la côte. La réponse du macrobenthos était cette fois caractérisée par un accroissement progressif de l'abondance et de la biomasse d'organismes de type détritivore de surface, ce qui correspond à un schéma intermédiaire d'évolution des communautés face à des rejets organiques.

- Sur le secteur de Beaufonds, les communautés macrobenthiques profondes ont été soumises à des effluents de vinasse de distillerie rejetés par un émissaire sous-marin profond à partir 1998. L'originalité de cette seconde étude réside dans la mise en œuvre d'une alternative technique de rejet en mer totalement novatrice à La Réunion. Les résultats obtenus montrent que les communautés situées entre -50 et -100 m de profondeur ont progressivement évolué dans l'espace (en fonction du déplacement du point de rejet de -50 à -85 m en 2002), et dans le temps. Un impact significatif des rejets organiques et terrigènes a pu être mis en évidence dans le canyon sous-marin où se situe le débouché de l'émissaire. Cet impact s'est notamment traduit par une réponse progressive du macrobenthos au niveau du point de rejet (-85m) et dans la zone plus profonde du canyon sous-marin (> -100 m). Des accroissements importants de l'abondance et de la biomasse, ainsi qu'une diminution de la diversité taxonomique ont pu être observés en profondeur, ce qui traduit l'existence d'un état de dégradation intermédiaire du milieu marin profond. Là encore, les principales espèces impliquées dans la réponse du macrobenthos ont été des annélides polychètes détritivores (Spionidae, Capitellidae) ainsi que *Diopatra cuprea* identifiée précédemment à Bois Rouge, qui confirme son statut particulier d'espèce opportuniste par rapport aux enrichissements organiques.

Ces différentes analyses ont ainsi mis en évidence l'importance des perturbations environnementales sur la structuration des communautés et de leur habitat, tant du point de vue de la nature des perturbations, de la quantité de nourriture disponible, que de la chronologie et de l'intensité de ces pollutions (Norkko et al., 2006). A La Réunion, la réponse des communautés face aux sources de perturbation étudiées dans le cadre de ce travail, est proche de celle du modèle de succession secondaire proposé par Pearson & Rosenberg (1978) et repris depuis par de nombreux auteurs (figure 60).

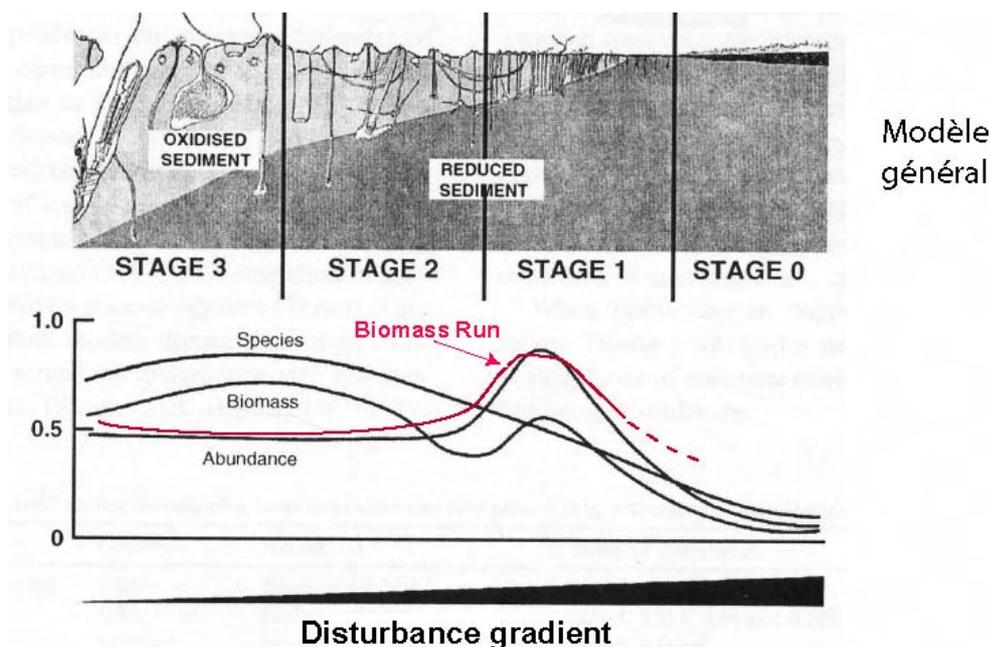


Figure 60: Schéma théorique de succession secondaire des communautés macrobenthiques en réponse à un enrichissement organique (d'après Pearson & Rosenberg, 1978, repris par Nilsson & Rosenberg, 2002)

Pour ce qui concerne l'île de La Réunion, et par rapport à ce schéma théorique, plusieurs éléments concordants, ou correspondant à certaines spécificités locales ont été mis en évidence.

- Les stades 2 et 3 de la succession de communautés (« transition zone ») ont pu être observés aussi bien sur Bois Rouge que sur Beaufonds en milieu profond. Ces stades correspondent à des états intermédiaires de l'évolution des communautés face à une accentuation des perturbations. Elle se traduit par une phase d'accroissement très progressif de l'abondance et de la richesse spécifique des communautés durant les phases initiales de la succession.
- Un niveau d'évolution des communautés assimilables au stade 1, c'est-à-dire à un état de perturbation important (« peak of opportunists ») du milieu n'a été observé que dans un seul cas, sur le secteur littoral de Bois Rouge, en 1999 et en 2003. Ce stade correspond à une augmentation importante de l'abondance du macrobenthos, due à la prolifération de quelques espèces opportunistes, notamment *Diopatra cuprea*, et *Dasybranchus caducus* qui ont alors remplacé les communautés initiales dominées par des mollusques, des crustacés et des polychètes carnivores.
- L'accroissement de l'abondance associé aux phases initiales du schéma de succession écologique, s'accompagne d'un accroissement significatif de la biomasse. Ceci montre que, contrairement au schéma traditionnel observé en milieu tempéré, les espèces

opportunistes impliquées dans les perturbations environnementales observées à La Réunion ne sont pas forcément de petite taille. Ceci est effectivement le cas de *Diopatra cuprea*, de *Dasybranchus caducus*, ou de Spionidae tels que *Prionospio steenstrupi* qui sont caractérisées par des biomasses individuelles importantes. Ce type de réponse impliquant préférentiellement des espèces à forte biomasse, a déjà été trouvé en Polynésie par Frouin (1996).

- Un déséquilibre des communautés équivalent au « stade 0 » (c'est-à-dire à une phase azoïque) n'a encore jamais été observé à la Réunion, ce qui peut paraître surprenant à la vue des fortes charges organiques des rejets industriels. Ceci est probablement lié : (1) à la nature même des apports organiques (peu ou pas d'action synergique avec d'autres polluants chimiques), et surtout (2) au fort hydrodynamisme qui caractérise les zones soumises aux sources de perturbations environnementales, et engendre une dilution rapide des apports organiques et terrigènes.
- En zones profondes, les résultats ont mis en évidence une évolution des communautés en rapport avec l'accroissement du niveau de perturbation. Cette évolution s'est traduite par des accroissements d'abondance et de biomasse, mais pas de changement significatif de la richesse spécifique (cf. stade 2). Cette situation intermédiaire montre une capacité « de résistance » des communautés macrobenthiques trouvées à La Réunion, déjà évoquée pour les zones sédimentaires récifales par Taddéi & Frouin, (2005). Il pourrait refléter un niveau de perturbation intermédiaire (schéma de type « intermediate disturbance hypothesis ») où la diversité se maintient un certain temps, avant de chuter en cas d'augmentation de la perturbation (Connell, 1978). De manière plus globale, cette situation intermédiaire du modèle de Pearson et Rosenberg, ne constituerait qu'une étape du processus de succession de communautés, qui dans le cadre de cette étude, pourrait être aussi associé au modèle de type « tolérance » proposé par Connell et Slatyer, (1977).

L'existence de variantes possibles dans le mode de réponse des communautés autour du schéma général de Pearson & Rosenberg (1978) a été soulignée par plusieurs auteurs (Zajac et Whitlatch, 1982 ; Frouin, 1996 ; Norkko et al., 2006). Au-delà de la recherche d'une adéquation avec le modèle, ceci souligne l'importance de la prise en considération des éléments locaux qui peuvent être liés, soit aux spécificités du milieu, soit aux espèces impliquées. Tous ces éléments relatifs à l'autécologie des espèces et aux conditions de milieux sont fondamentaux pour comprendre les processus de dégradation et de résilience des communautés. Ces éléments peuvent parfois être très complexes, notamment lorsqu'ils font

intervenir plusieurs espèces opportunistes qui interagissent, et modifient alors le schéma de succession secondaire (Norkko et al., 2006), ce qui pourrait notamment être le cas dans les zones profondes (interactions « Spionidae – Eunicidae »). Ceci est également le cas lorsque l'on considère des perturbations de nature et d'intensité variables dans le temps, qui constituent alors autant d'éléments supplémentaires qui peuvent être à l'origine de réponses différentes des communautés macrobenthiques (Norkko et al., 2006).

1.4. La macrofaune et le développement d'un outil de diagnostic de la qualité des écosystèmes côtiers

L'identification des principales espèces et communautés constituant la macrofaune des sédiments meubles de La Réunion et la recherche des mécanismes permettant de comprendre leur structuration, constituent des objectifs de ce travail. Un certain nombre de réponses aux questions initialement posées me permet aujourd'hui d'identifier des faciès de communautés, caractéristiques de l'environnement côtier réunionnais qualifiés « de naturels », et des faciès réagissant plus spécifiquement à des sources d'apports organique et terrigène liés aux activités humaines.

Si les principales espèces associées à des perturbations constituent de fait des espèces bio-indicatrices, et ceci qu'elles soient originales comme *Diopatra cuprea*, ou bien déjà identifiées dans la littérature (cas de nombreux Spionidae, Capitellidae), les espèces caractéristiques d'environnements particuliers le sont également. À ce titre, les faciès identifiés notamment en zones littorales (faciès à Vénéridae, ou à cnidaires) sont autant de groupes indicateurs d'environnement naturel, dont les changements spatio-temporels constitueront une source d'information considérable sur l'évolution de l'état de santé des écosystèmes littoraux du nord et du nord-ouest de La Réunion.

Au-delà de cette première étape descriptive fondamentale, qui constitue un préalable indispensable à la réflexion sur des indicateurs biologiques, s'est posée la question de l'utilisation possible de la macrofaune comme un outil de diagnostic de la qualité du milieu marin côtier.

La réponse à cette question a été développée à travers le test d'un des indices biotiques intégrés le plus utilisé en zone tempérée, l'AMBI (Borja et al., 2000), qu'il était possible de mettre en œuvre à La Réunion. Comparativement aux approches analytiques classiques susceptibles d'être utilisables dans le cadre des études environnementales (analyses univariées, multivariées), un des principaux intérêts de l'utilisation des indices biotiques

synthétiques et notamment de l'AMBI est de faciliter l'interprétation de résultats parfois complexes, en terme de diagnostic écologique et d'état de santé du milieu et des communautés. De ce point de vue, il constitue donc un outil complémentaire, permettant de proposer les mesures de gestion les plus adaptées aux situations étudiées.

Les principaux résultats de ce travail ont montré que, dans le cadre d'études réalisées sur des environnements perturbés par des apports organiques, l'utilisation directe de l'indice AMBI, tel qu'il est actuellement proposé en zone tempérée, n'était pas satisfaisante. J'ai donc été amené à réfléchir à une adaptation possible de l'indice, en tenant compte aussi bien de son mode de calcul théorique, que des spécificités locales des communautés macrobenthiques susceptibles d'être à l'origine de son dysfonctionnement. Le problème d'assignation des espèces présentes dans les communautés, à 5 groupes écologiques distincts, caractéristiques de l'environnement sédimentaire et de son état d'enrichissement organique (EG I à EG V au sens de Grall et Glémarec, 1997), constitue la cause majeure du dysfonctionnement de l'AMBI. Ce point a déjà été souligné par plusieurs auteurs en zone tempérée (Simboura, 2004 ; Rosenberg et al., 2004 ; Labruno et al., 2006). Ceci m'a conduit à proposer une nouvelle assignation des espèces recensées à La Réunion, sur la base de la bibliographie existante et de la connaissance de l'autécologie des espèces déterminantes étudiées lors de ce travail. Les résultats obtenus à l'aide de cet « AMBI modifié », se sont révélés tout à fait satisfaisants pour effectuer un diagnostic de l'état du milieu benthique, soumis à des apports organiques importants, aussi bien sur les écosystèmes littoraux et profonds de Bois Rouge, que sur les écosystèmes profonds de Beaufonds. Ils ont de plus contribué à définir un statut écologique global des secteurs analysés.

La mise en œuvre de la stratégie des indices biotiques à La Réunion conduit à plusieurs éléments de réflexion, tant au niveau technique que réglementaire :

- D'un point de vue technique, mes résultats montrent globalement la faisabilité et l'intérêt d'utiliser des indices biotiques synthétiques dans le cadre d'une approche de gestion intégrée des zones côtières de La Réunion. Ils démontrent aussi l'importance de la phase d'adaptation préalable de cet indice aux conditions et aux spécificités faunistiques locales, avant d'envisager leur utilisation à une plus grande échelle. Cette démarche devra s'appuyer sur une mise à jour régulière de la liste faunistique globale initialement proposée par Borja et al. (2000, 2003), avec des éléments acquis sur la faune locale. Elle devra également intégrer un travail ultérieur de test de « l'AMBI modifié » à

de nouveaux secteurs géographiques qui ne sont pas (encore) caractérisés par un état de perturbation avéré, afin d'évaluer la représentativité de cet indice, vis-à-vis de communautés originales notamment révélées par l'analyse spatiale. Cette seconde approche est d'autant plus importante que l'AMBI est un indice qui est surtout connu pour caractériser les perturbations liées à un enrichissement organique, mais semble moins sensible aux perturbations d'origine physique ou « naturelles » (Marin-Guirao et al., 2005 ; Muxika et al., 2005).

L'importance de cette démarche d'adaptation préalable des indices biotiques a également été largement soulignée par d'autres auteurs, aussi bien en zone tropicale (Muniz et al., 2005), que dans certains milieux tempérés caractérisés par des environnements particuliers (Salas et al., 2004 ; Muxika et al., 2005 ; Labrune et al., 2006).

- D'un point de vue plus réglementaire, l'utilisation d'un indice biotique de type « AMBI » et de son cadre d'application m'a permis de définir un état de santé « standardisé » du milieu, basé sur l'état de la communauté benthique (approche qualitative et quantitative). Il est associé à la notion de statut écologique du milieu benthique, défini dans la Directive Européenne Cadre de l'Eau (DCE) (Borja et al., 2003). La définition d'un statut écologique de zones plus ou moins perturbées permet de s'inscrire dans un cadre réglementaire, aussi bien à La Réunion zone tropicale, que dans celui des zones tempérées. Elle a pour objectif la recherche d'un consensus sur l'application de la DCE (Borja et al., 2004).

Même si la recherche d'une standardisation des indices biotiques autour d'une échelle de valeur déterminée et reconnue comme telle, reste complexe dans le cadre de la DCE (Rosenberg et al., 2004, Borja et al., 2004 ; Simbourra et al., 2005), elle offre néanmoins un cadre comparatif général permettant de progresser vers l'objectif principal de la DCE, d'amélioration de la qualité des milieux aquatiques littoraux, pour 2015.

2. CONCLUSION & PERSPECTIVES

Le premier objectif défini initialement était d'identifier les principales communautés de substrat meuble non récifal, rencontrées à La Réunion. Cet objectif a été traité de manière transversale tout au long de ce travail sur la structure des communautés. On peut aujourd'hui considérer qu'un premier inventaire des principales espèces macrobenthiques a été effectué. Même si la liste faunistique n'est pas encore complète, la majorité des polychètes, des mollusques et des cnidaires ont été identifiés jusqu'à l'espèce. Cette étude est la première à s'intéresser simultanément à l'ensemble de la communauté macrobenthique de substrat meuble, entre -20 et plus de 100 mètres de profondeur, et apporte ainsi une vue d'ensemble de son organisation. Elle constitue ainsi un élément de l'étude globale de la biodiversité des communautés marines de La Réunion (Figure 61).

Le deuxième objectif visait à étudier la variabilité spatiale des communautés rencontrées dans les différents secteurs géographiques de l'île, tant en terme de description que de distribution. L'importance de la variabilité spatiale a été démontrée dans un premier temps à l'échelle du secteur de Bois Rouge, où j'ai montré que la structure des communautés était étroitement liée au facteur bathymétrique. Ce schéma structurel, assez classique en zone subtidale, a été confirmé sur tous les autres secteurs étudiés du nord-ouest à l'est de l'île. Les communautés se répartissent ainsi le long d'un gradient « côte - large », où les zones littorales présentent des caractéristiques faunistiques différentes selon les secteurs. Des communautés originales ont été décrites pour la première fois à La Réunion. Dans un second temps, l'analyse a permis de montrer que les principaux paramètres environnementaux à l'origine de la distribution des communautés étaient l'hydrodynamisme, notamment pour les zones les plus littorales, mais également les composantes sédimentaires, ces différents paramètres étant en fait fortement liés. Les résultats ont également montré qu'une part importante de la variabilité spatiale des communautés n'était pas directement expliquée par ces facteurs, mais par d'autres qui restent encore à définir.

Le troisième objectif visait à étudier la sensibilité de la macrofaune benthique face aux sources de perturbations naturelles et anthropiques (activités industrielles) caractéristiques du contexte insulaire. Le suivi spatio-temporel à long terme, effectué sur deux zones de l'île caractérisées par une activité industrielle importante, a mis en évidence des modifications de la composition de la macrofaune en réponse aux perturbations liées aux activités humaines

(enrichissements organiques et terrigènes), auxquelles pouvait s'ajouter une réponse à des perturbations d'origine naturelle en zone littorale (cyclones). Plusieurs espèces sensibles aux perturbations ont été recensées. Elles constituent de véritables « sentinelles » face aux perturbations environnementales. L'une d'entre elles a été décrite pour la première fois dans un tel contexte. L'étude temporelle a également montré que la réponse des communautés face à un gradient croissant de perturbation de type organique, présente des similitudes importantes avec le schéma de succession secondaire défini par Pearson & Rosenberg (1978), même si aucun état de pollution extrême (stade azoïque) n'a encore été atteint. À ce titre, certaines originalités ont aussi été notées dans les successions de communautés qui renforcent la thèse de l'importance des stratégies locales et de l'action des facteurs de milieu par rapport aux schémas généraux établis en zone tempérée, et tendent à montrer la bonne faculté de résistance des communautés macrobenthiques face aux perturbations. Ces résultats mériteraient d'être maintenant confirmés dans d'autres contextes de perturbation, liés à l'anthropisation du littoral (rejets urbains, développement portuaire, ...).

Enfin, l'approche temporelle développée sur deux sites industriels importants de l'île, a montré l'intérêt de développer des alternatives techniques de rejet en mer (forage d'injection, émissaire profond). Même si elles ne permettent pas de s'affranchir totalement des effets négatifs des rejets en milieu naturel, elles offrent des possibilités intéressantes de préservation du littoral et d'utilisation des capacités d'intégration des substrats meubles et de certaines communautés macrobenthiques vivant en milieu profond.

Enfin le **dernier objectif** a consisté à réfléchir au développement d'un outil méthodologique visant à décrire le plus fidèlement possible la qualité des habitats benthiques de La Réunion, en liaison avec des perturbations anthropiques potentielles. Le développement d'un outil appliqué de diagnostic de la qualité des habitats, basé sur les communautés macrobenthiques, est tout à fait possible et a effectivement débuté dans le cadre de ce travail. La meilleure stratégie a consisté dans un premier temps à sélectionner, puis à tester un des indices biotiques : (1) représentatif de la qualité du milieu (c'est-à-dire s'appuyant sur les espèces indicatrices et leurs principales caractéristiques fonctionnelles), (2) le plus utilisé par la communauté scientifique et les gestionnaires du milieu marin en zone tempérée, et (3) transposable au contexte insulaire. D'un point de vue technique, L'AZTI Marine Biotic Index ou AMBI a ainsi pu être adapté aux spécificités locales, et permet de synthétiser simplement, à partir de l'analyse de la composition de l'ensemble de la communauté, l'état de santé écologique d'un milieu benthique donné. Actuellement, il n'a été utilisé en zone tropicale

qu'en Amérique du Sud (Brésil). Même si son utilisation à plus grande échelle reste conditionnée à une phase de test élargie à un panel d'études plus important (cas de zones perturbées et de zones de référence), elle offre à court terme, une perspective d'intégration dans les stratégies réglementaires, liées notamment à la Directive Européenne Cadre sur l'Eau (DCE) applicable à La Réunion.

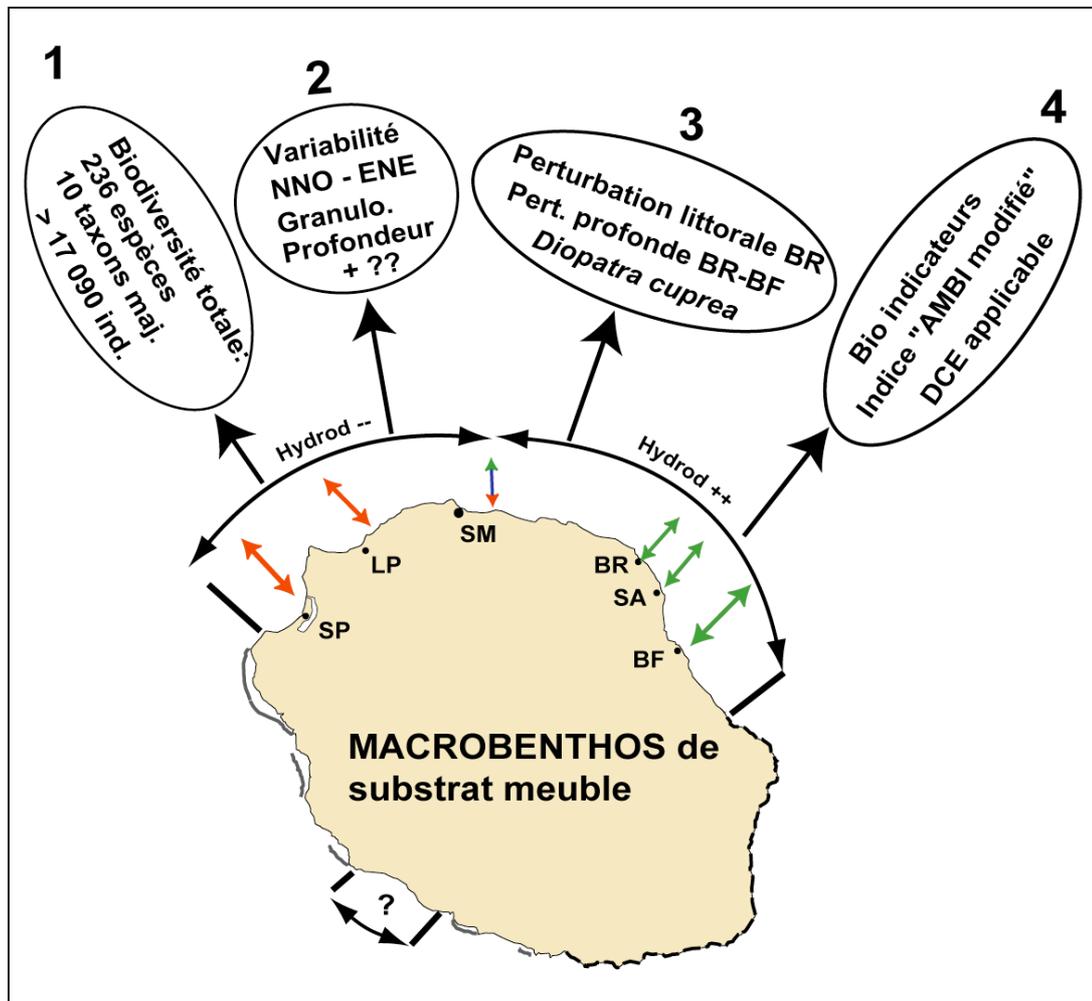


Figure 61: Synthèse des principaux résultats obtenus en réponse aux questions initiales (cf. figure 1). SP : St Paul ; LP : La Possession ; SM : Ste Marie ; BR : Bois Rouge ; SA : St André ; BF : Beaufonds.

Les perspectives d'études ultérieures susceptibles d'être proposées dans la continuité de ce travail, ou sur la base des conclusions précédentes, peuvent être synthétisées autour de 7 questions et axes de recherches :

- 1) Quelle est la part de la variabilité dite « naturelle » des communautés de substrat meuble due aux fluctuations saisonnières ? Les premiers éléments disponibles (cf. résultats non

présentés sur BR) laissent envisager qu'elle est assez faible par rapport aux fluctuations inter-annuelles.

- 2) Quelle serait la réponse des communautés originales et indicatrices de qualité de milieu présentes notamment dans le secteur nord et nord-ouest de l'île, vis-à-vis de sources de perturbations naturelles importantes (cyclones) ou anthropiques (cf. urbanisation du littoral de St Denis - Gillot et le développement portuaire de la baie de La Possession) ?
- 3) Le développement d'études relatives à l'autécologie d'espèces encore peu connues, caractéristiques de certains faciès de communautés à La Réunion serait intéressant:
 - *Heterocyathus spp.* (2 espèces ?), qui entretiennent une relation interspécifique très particulière avec d'autres espèces de macrofaune dans les environnements sableux ;
 - *Lioconcha philipinarum*, espèce de bivalve Vénéridae caractéristique de certains secteurs littoraux de baie, qui a peut-être une éthologie trophique tout à fait particulière (filtreurs stricts, ..?).
 - *Diopatra cuprea*, espèce opportuniste qui a montré ses capacités à adopter une réponse originale par rapport à des apports organiques (cf. variabilité éthologique énigmatique en terme de régime trophique), et qui semble également entretenir des relations interspécifiques avec d'autres espèces plus ou moins opportunistes (Corophiidae, ou Capitellidae, Spionidae, ...)
- 4) Quelle est l'incidence d'autres variables explicatives de milieu liées à l'interface « eau – sédiment » (plancton, oxydation, Chl a, ...) sur la structure des communautés, en plus des variables classiques (granulométrie, enrichissement, hydrodynamisme)? Une recherche approfondie pourrait être engagée sur des marqueurs de type « isotopes stables » et leur traçabilité dans le milieu naturel, dans les organismes benthiques, ou dans les sources de perturbations potentielles, qu'elles soient d'origine anthropique ou naturelle.
- 5) La recherche sur les indices biotiques de type AMBI devrait être approfondie, même si elle ne peut être étendue à d'autres indices intéressants comme le BQI (Rosenberg et al., 2004) (cf. problème du calcul de l'EQ₅₀). Elle pourrait être étendue aux autres secteurs géographiques encore non perturbés de l'île, permettant de tester l'AMBI et d'étayer la liste d'espèces réunionnaises, et leur assignation aux groupes écologiques. Une

réflexion plus globale, sur un indice biotique intégrant simultanément les valeurs d'abondance et de biomasse des espèces se référant aux groupes écologiques, mériterait également d'être menée.

- 6) L'étude de la biodiversité mériterait d'être approfondie. Elle pourrait s'appuyer sur des méthodologies d'interventions et d'analyses plus spécifiques, mises en oeuvre sur les différents secteurs déjà étudiés, et intégrant la prospection de nouveaux secteurs du sud-ouest de l'île. Cette approche permettrait d'étendre les connaissances sur cette macrofaune représentative d'écosystèmes importants, en terme de distribution géographique. Elle contribuerait également à améliorer la connaissance de la diversité, que ce soit à une échelle locale (α diversité), ou à une échelle plus régionale (β et γ diversités).

- 7) L'approche modulaire « affinée » (au sens de Tenore et al., 2006) pourrait être proposée. Elle serait basée sur la recherche des interactions entre habitats (niches écologiques) et groupes écologiques ou fonctionnels, mais à l'échelle de l'île, où les habitats seraient géographiquement plus spécifiques et représentatifs de La Réunion, que dans l'approche de Tenore et al. (2006). Cela donnerait des éléments d'expertise scientifiquement fiables et utilisables dans le cadre d'études visant à définir la qualité écologique de zones de substrats meubles, à partir de typologies de milieux préalablement identifiées. Cette approche pourrait être couplée à celle des indices biotiques. Cela implique cependant une meilleure connaissance de la distribution des habitats, et donc de l'hétérogénéité des zones sédimentaires de La Réunion.

★★★★★★★★★★

BIBLIOGRAPHIE GENERALE

- Agard JBR, Gobin J, Warwick RM (1993) Analysis of marine macrobenthic community structure in relation to pollution, natural oil seepage and seasonal disturbance in a tropical environment (Trinidad, West Indies). *Marine Ecology Progress Series* 92:233-243
- Allee RJ, al. e (2000) Marine and estuarine ecosystem and habitat classification, National Oceanic and Atmospheric Administration - Technical Memorandum NMFS-F/SPO-43
- Aller RC (1982) The effects of macrobenthos on chemical properties of marine sediments and overlying water. In: McCall PL, Tevesz MJS (eds) *Animal-Sediment relations*. Plenum Press, N.Y., p 3-102
- Aller JY, Woodin SA, Aller C (2001) *Organism-sediment interactions.*, Vol. University of South Carolina Press.
- Alongi DM (1989c) Benthic processes across mixed terrigenous-carbonate sedimentary facies on the central Great Barrier Reef continental shelf. *Continental Shelf Research* 9:629-663
- Alongi DM (1990) The ecology of tropical soft-bottom benthic ecosystems. *Oceanography and Marine biology: an Annual Review* 28:381-496
- Alongi DM, Christoffersen P, Tirendi F, Robertson AI (1992) The influence of freshwater and material export on sedimentary facies and benthic processes within the Fly Delta and adjacent Gulf of Papua (Papua New Guinea). *Continental Shelf Research* 12:287-326
- Alongi DM (1998) *Coastal Ecosystem Processes*, Vol. CRC Press, Boca Raton
- Alongi DM, McKinnon AD (2005) The cycling and fate of terrestrially-derived sediments and nutrients in the coastal zone of the Great Barrier Reef shelf Catchment to Reef: Water Quality Issues in the Great Barrier Reef Region. *Marine Pollution Bulletin* 51:239-252
- Amoureux L (1974) Annélides Polychètes de Madagascar recueillies par G Cherbonnier en 1960. *Bull Mus Hist nat* 217:425-462
- Amouroux JM (1974) Etude des peuplements infralittoraux de la côte du Roussillon - II- Faunistique et caractéristiques bionomiques. I Présentation du milieu - III Variations spatiales et saisonnières. *Vie et Milieu XXIV*, fasc 1, fasc 2:209-222
- Andersen FO, Frithsen JB (1991) Effects of burrowing macrofauna on organic matter decomposition in coastal marine sediments. *Symposium of Zoologist Society of London*, p 69-88
- Anne P (1945) Sur le dosage du carbone organique des sols. *Ann. Agron* 15:161-172
- Anonyme (1995) Dossier départemental des risques majeurs: Un exemple, La Réunion, Vol. Prefecture de La Réunion, BRGM, Rectorat, Académie de La Réunion, Conseil Général, DIREN, Région Réunion
- Ansari ZA, Sreepada RA, Kanti A, Gracias ES (1994) Macrobenthic assemblage in the soft sediment of Marmugao harbour, Goa (central west coast of India). *Indian Journal of Marine Sciences* 23:225-231
- ARVAM, PARETO (2005) Suivi environnemental 2004 des rejets profonds de vinasses en mer (-85 m) (Saint-Benoît, La Réunion). Rapport pour le compte de DRM. 42 p.
- Bachelet G (1990) The choice of a sieving mesh size in the quantitative assessment of marine macrobenthos: a necessary compromise between aims and constraints. *Marine Environmental Research* 30:21-35
- Bachelet G, de Montaudouin X, Dauvin JC (1996) The Quantitative Distribution of Subtidal Macrozoobenthic Assemblages in Arcachon Bay in Relation to Environmental Factors: a Multivariate Analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 42:371-391
- Bailey Brock JH (1984) Ecology of the tube-building polychaete *Diopatra leuckarti* Kinberg 1865 (Onuphidae) in Hawaii: community structure, and sediment stabilizing properties. *Zoological Journal of the Linnean Society* 80:191-199

- Bailey Brock JH, Paavo B, Barrett BM, Dreyer J (2002) Polychaetes Associated with a Tropical Ocean Outfall: Synthesis of a Biomonitoring Program off O'ahu, Hawai'i. *Pacific Science* 56:459-479
- Bard E, Hamelin B, Fairbanks R, Zindler A (1990) Calibrations of the 14 Carbone timescale over the past 30 000 years using mass spectrometric U-Th ages from Bardados corals. *Nature* 345:405-410
- Battistini R, Bourrouilh F, Chevalier J, Coudray J, Denizot M, Faure G, Fisher J, Guilcher A, Harmelin-Vivien M, Jaubert J, Laborel J, Montaggioni L, Masse J, Mauge L, Peyrot-Clausade M, Pichon M, Plante R, Plaizat J, Plessis Y, Richard G, Salvat B, Thomassin B, Vasseur P, Weydert P (1995) Eléments de terminologie récifale Indo pacifique. *Téthys* 7:1-111
- BCEOM (1987) Rejets en mer des eaux usées. Choix du point de rejet et du niveau de traitement., Rapport BCEOM - SIA Le Port Possession. 36p.
- BCEOM, ARVAM (2004) Développement de la pisciculture marine en baie de St paul. Etude d'impact environnemental. Etat initial de l'environnement, Rapport BCEOM / ARVAM / PARETO pour le compte de l'ARDA. 51p.
- Belan TA (2003) Benthos abundance pattern and species composition in conditions of pollution in Amursky Bay (the Peter the Great Bay, the Sea of Japan). *Marine pollution bulletin* 46:1111-1119
- Bellan G, Desrosiers G, Willsie A (1988) Use of an Annelid Pollution Index for Monitoring a Moderatly Polluted littoral zone. *Marine Pollution Bulletin* 19:662-665
- Bellan G, Bourcier M (1990) Les enseignements d'une étude sur dix ans (1976-1986) des peuplements de substrats meubles au large d'un émissaire d'eaux usées : Marseille-Cortiou. *Cahiers de Biologie Marine* 31:225-249
- Bergen M, Weisberg SB, Smith RW, Cadien DB, Dalkey A, Montagne DE, Stull JK, Velarde RW, Ranasinghe JA (2001) Relationship between depth, sediment, latitude, and the structure of benthic infaunal assemblages on the mainland shelf of southern California. *Marine Biology* 138:637-647
- Beukema JJ (1974) The efficiency of the Van Veen grab compared with the Reineck box sampler. *Journal du Conseil International d'Exploration de la Mer* 35:319-327
- Bigot L, Quod JP, Letourneur Y (1994) Rejets en mer des effluents du complexe sucrier de Beaufonds (Saint Benoît) : description des fonds marins et analyse de l'impact., rapport ARVAM / Neptune Services pour le compte de Rivière du Mât, 47p.
- Bigot L, Tessier E, Durville P, Quod JP, Mulochaux T (1997) Suivi environnemental des rejets en mer de la "Distillerie Rivière du Mât" (DRM) sur le site de Beaufonds - St Benoît, La Réunion.- Évolution du milieu marin et analyse de l'impact., Rapport ARVAM pour le compte de DRM,45p.
- Bigot L, Quod JP, Troadec R, Tessier E, Acheilman C, Dutrieux E (1998) Étude de suivi environnementale du milieu marin de la Pointe des Galets et de La Possession - Volet 4 : Synthèse / Diagnostic de l'état initial. Définition du suivi 1998-2000, Rapport ARVAM / IARE pour DDE Réunion / CCI Réunion, 33p.
- Bigot L, Capo S (1999) Analyse de l'impact environnemental de cages aquacoles en mer. Baie de St Paul Ile de La Réunion – Etude d'état initial du milieu marin benthique – Rapport ARVAM pour le compte de l'ARDA, 18p.
- Bigot L (2000) Suivi environnemental des rejets de la Distillerie de Savanna sur le site de Bois Rouge- Ile de La Réunion. Evolution des écosystèmes marins entre 1994 et 1999., ARVAM report, 50p.
- Bigot L (2003) Suivi environnemental du milieu marin profond - Distillerie de Savanna- Bois Rouge- St André / la Réunion, ARVAM, St Denis - La Réunion, 41p.

- Bigot L, Garnier R, Turpin E (2003) Suivi environnemental 2002 des rejets profonds de vinasses en mer (-85 m) – Saint-Benoît, La Réunion. Suivi hydrologique, évolution des peuplements macrobenthiques et des peuplements littoraux, rapport ARVAM pour le compte de DRM, 54p.
- Bigot L, Conand C, Amouroux J, Frouin P, Bruggemann H, Gremare A (2006) Effects of industrial outfalls on tropical macrobenthic sediment communities in Reunion Island (Southwest Indian Ocean). *Marine Pollution Bulletin* In press
- Bigot L, Quod J, Conand C (2006) Spatial bathymetric distribution of soft bottom tropical macrobenthos from the exposed east coast of Reunion Island (Southwest Indian Ocean). *Journal of Western Indian Ocean Marine Sciences* In press
- Blanc L, Aliaume C, Zerbi A, Lasserre G (2001) Spatial and temporal co-structure analyses between ichthyofauna and environment: an example in the tropics. *CR Acad. Sciences* 324:635–646
- Blomqvist S (1991) Quantitative sampling of soft-bottom sediments: problems and solutions. *Marine Ecology Progress Series*:295-304
- Boer Wfd, Prins HHT (2002) The community structure of a tropical intertidal mudflat under human exploitation. *ICES journal of marine science* 59:1237-1247
- Bolam SG, Fernandes TF (2002) Dense aggregations of tube-building polychaetes: Response to small-scale disturbances. *Journal of experimental marine biology and ecology* 269:197-222
- Bolam SG, Whomersley P, Schratzberger M (2004) Macrofaunal recolonization on intertidal mudflats: effect of sediment organic and sand content. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 306:157-180
- 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, 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
- Borja A (2004) The biotic indices and the Water Framework Directive: the required consensus in the new benthic monitoring tools. *Marine Pollution Bulletin* 48:405-408
- Borja A, Galparsoro I, Solaun O, Muxika I, Tello E, Uriarte A, Valencia V (2005) The European Water Framework Directive and the DPSIR, a methodological approach to assess the risk of failing to achieve good ecological status. *Estuar Coast Shelf Sci* In Press
- Borja A (2005a) Guidelines for the use of AMBI in the assessment of the benthic ecological quality. *Marine Pollution Bulletin* 50:787-789
- Bosc P (1987) Etude de faisabilité sur l'implantation de récifs artificiels sur la frange littorale nord-ouest de l'île de La Réunion. Rapport pour le Conseil Régional de La Réunion, 189p.
- Botherway KJ, Gardner JPA (2002) Effect of storm drain discharge on the soft shore ecology of Porirua Inlet, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 36:241-255
- Bouchon C, Bouchon-Navaro Y, Faure G (1981) Etude d'environnement de la baie de La Possession. La Réunion, Contrat DDE - Université de La Réunion, 30p.
- Boudouresque CF (1970) Recherches sur les concepts de biocénose et de continuum au niveau de peuplements benthiques sciaphiles. *Vie et Milieu* 21:103-106
- Bourcier M (1996) Long-term changes (1954 to 1982) in the benthic macrofauna under the combined effects of anthropogenic and climatic action (example of one Mediterranean Bay). *Oceanol. Acta* 19:67-78
- Boyd SE, Limpenny DS, Rees HL, Cooper KM, Campbell S (2003) Preliminary observations of the effects of dredging intensity on the re-colonisation of dredged sediments off the southeast coast of England (Area 22). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 57:209-223

- BRL (1994) Port de la Pointe-des-galets. Extension du terminal conteneurs par exondement. Etude d'impact- Diagnostic de l'environnement marin, Rapport BRL pour le compte de DDE Réunion, 61p.
- Brown SS, Gaston GR, Rakocinski CF, Heard RW (2000) Effects of sediment contaminants and environmental gradients on Macrobenthic community trophic structure in Gulf of Mexico Estuaries. *Estuaries* 23:411-424
- Brown BE, Clarke KR, Warwick RM (2002) Serial patterns of biodiversity change in corals across shallow reef flats in Ko Phuket, Thailand, due to the effects of local (sedimentation) and regional (climatic) perturbations. *Marine biology* 141:21-29
- Callaway R (2006) Tube worms promote community change. *Marine Ecology Progress Series* 308:49-60
- Cardell M, Sarda R, Romero J (1999) Spatial changes in sublittoral soft-bottom polychaete assemblages due to river inputs and sewage discharges. *Acta Oecologica* 20:343-351
- Carrasco FD, Carbajal W (1998) The distribution of polychaete feeding guilds in organic enriched sediments of San Vicente Bay, Central Chile. *International Review of Hydrobiology* 83:233-249
- Chabanet P (1994) Etude des relations entre les peuplements benthiques et les peuplements ichthyologiques sur le complexe récifal de St Gilles / La Saline à l'île de La Réunion. Thèse Environnement Marin - Université d'Aix - Marseille III, 235p.
- Chabanet P, Bigot L, Naim O, ., Garnier R, Tessier M, Moyne-Picard M (2002) Coral reef monitoring in Reunion island using GCRMN method (Western Indian Ocean islands states programme) 9th Int. Coral reef symposium. ISRS, Bali 2000.
- Chabanne J, Plante R (1969) Les populations benthiques (endofaune, crevettes Penaeides, poissons) d'une baie de la côte Nord Ouest de Madagascar : Ecologie, biologie et pêche. *Cahiers ORSTOM sér. Océanogr.* VII:41-70
- Chardy P, Clavier J (1988) Biomass and trophic structure of the macrobenthos in the south-west lagoon of New Caledonia. *Marine Biology* 99:195-202
- Christie ND (1975) Relationship between sediment texture, species richness and volume of sediment sampled by a grab. *Marine Biology* 30:89-96
- Clarke KR (1993) Non-Parametric Multivariate Analyses of Changes in Community Structure. *Australian Journal of Ecology* 18:117-143
- Clarke KR, Ainsworth M (1993) A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine Ecology Progress Series*:205-219
- Clarke KR, Warwick RM (1994) Changes in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, Vol. Plymouth Marine Laboratory
- Clarke KR, Warwick RM (1999) The taxonomic distinctness measure of biodiversity: weighting of step lengths between hierarchical levels. *Marine Ecology Progress Series* 184:21-29
- Clarke KR, Warwick RM (2001) A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness. *Marine Ecology Progress Series* 216:265-278
- Clarke KR, Gorley RN (2001) PRIMER v5: User manual, (PRIMER - E Ltd, Plymouth, United Kingdom) Plymouth, Vol
- Clausade M (1971) Peuplements annéliens des levées détritiques et de leurs biotopes de substitution dans la région de Tuléar (Madagascar). *Téthys suppl* 1:127-136
- Colonna M (1994) Chronologie des variations du niveau marin au cours du dernier cycle climatique (0-140 000 ans) dans la partie Sud Occidentale de l'Océan Indien. Implications paléoclimatiques et paléocéanographiques. PHD thesis, Université de Provence, URA 128
- Commito JA (1982) Importance of predation by infaunal polychaetes in controlling the structure of a soft-bottom community in Maine, USA. *Marine biology* 68:77-81

- Conand C, Mangion P (2002) Sea cucumbers on La Reunion Island fringing reefs: Diversity, distribution, abundance and structure of the populations. SPC Beche-de-mer Information Bulletin 17
- Connell JH, Slatyer RO (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111:1119-1144
- Connell JH (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310
- Constable AJ (1999) Ecology of benthic macro-invertebrates in soft sediment environments: a review of progress towards quantitative models and predictions. *Australian Journal of Ecology* 24:452-476
- Crawford CM, Macleod CKA, Mitchell IM (2003) Effects of shellfish farming on the benthic environment. *Aquaculture* 224:117-140
- Cruz-Motta JJ, Collins J (2004) Impacts of dredged material disposal on a tropical soft-bottom benthic assemblage. *Marine Pollution Bulletin* 48:270-280
- Cuet P, Naim O (1989) Les platiers récifaux de La Réunion. Bilan des dégradations de l'Ecosystème récifal. Qualité des eaux, géomorphologie, contexte hydrodynamique et peuplements benthiques. Rapport Université de La Réunion, AUR, 303p.
- Cummings V, Thrush S, Hewitt J, Norkko A, Pickmere S (2003) Terrestrial deposits on intertidal sandflats: sediment characteristics as indicators of habitat suitability for recolonising macrofauna. *Marine ecology Progress series* 253:39-54
- Cunha MR, Moreira MH, Sorbe JC (2000) The amphipod *Corophium multisetosum* (Corophiidae) in Ria de Aveiro (NW Portugal). 2. Abundance, biomass and production. *Marine Biology* 137:651-660
- Currie DR, Isaacs LR (2005) Impact of exploratory offshore drilling on benthic communities in the Minerva gas field, Port Campbell, Australia. *Marine Environmental Research* 59:217-233
- Cutler J (1994) The sipuncula. Their systematics, biology and evolution. Cornell University Press, New York, USA, 453p.
- Daskalakis KD, O'Connor TP (1995) Normalisation and elemental sediment contamination in the coastal United States. *Environmental Sciences and Technology* 29:470-477
- Dauer DM (1984) The use of Polychaete Feeding Guilds as Biological Variables. *Marine pollution Bulletin* 15:301-305
- Dauer DM, Luckenbach MW, Rodi J, A.J. (1993) Abundance biomass comparison (ABC method): effects of an estuarine gradient, anoxic/hypoxic events and contaminated sediments. *Mar Biol* 116:507-518
- Dauer DM, Weisberg SB, Ranasinghe JA (2000) Relationships Between Benthic Community Condition, Water Quality, Sediment Quality, Nutrient Loads, and Land Use Patterns in Chesapeake Bay. *Estuaries* 23:80-96
- Dauvin J-C, Thiebaut E, Gesteira JLG, Ghertsos K, Gentil F, Ropert M, Sylvand B (2004) Spatial structure of a subtidal macrobenthic community in the Bay of Veys (western Bay of Seine, English Channel). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 307:217-235
- Dauvin J-C (2005) Expertise in coastal zone environmental impact assessments. *Marine Pollution Bulletin* 50:107-110
- Dauwe B, Herman PMJ, Heip CHR (1998) Community structure and bioturbation potential of macrofauna at four North Sea stations with contrasting food supply. *Marine Ecology Progress Series* 173:67-83
- Day JH (1951) The Polychaete Fauna of South Africa. Part I. The intertidal and estuarine Polychaeta of Natal and Mosambique. *Annals of the Natal Museum* 12:1-67
- Day JH (1962) Some Polychaeta from the Israel South Red Sea expedition, 1962. *Israel Journal of Zoology* 7

- Day JH (1963) The Polychaete fauna of South Africa. Part 8: New species and records from grab samples and dredgings. *Bulletin of the British Museum (Natural History)* 10:384-445
- Day JH (1967) A monograph on the Polychaeta of Southern Africa - Part I Errantia - Part II Sedentaria. Trustees of the British Museum (Natural History):458
- DDE (1980) Port de la Pointe-des-galets. Etude de l'extension portuaire en baie de La Possession. Etudes d'environnement. Rapport phases 1 et 2 (données biologiques). Centre Univ. Rapport ICHF, Convention DDE Réunion
- DDE (1991) Etude de courantométrie sur et bathymétrie sur le site de Bois Rouge., Rapport technique DDE pour le compte de Distillerie de Savanna, 51p.
- DDE (1993) Étude de courantométrie sur le site de la Pointe de la Ravine Sèche, Beaufonds, St Benoît, Étude réalisée pour "Sucrieries du Nord-Est", 9p.
- De Boer WF, Prins HHT (2002) Human exploitation and benthic community structure on a tropical intertidal flat. *Journal of Sea Research* 48:225-240
- Delacroix P (1982) Etude d'impact sur le site de construction du nouveau port, baie de La Possession., Rapport ISTPM Réunion, 69p.
- Delgado Blas VH (2001) Spatial and temporal distribution of benthic polychaetes of the continental shelf from Tamaulipas, Mexico Gulf. *Revista de Biología Tropical* 49:141-147
- Deshayes GP (1863) Catalogue des Mollusques de l'île de La Réunion (Bourbon). Extrait des notes sur l'île de La Réunion par L. Maillard., Vol. Dentu Editeur
- Diaz-Castaneda V, Harris LH (2004) Biodiversity and structure of the polychaete fauna from soft bottoms of Bahia Todos Santos, Baja California, Mexico. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 51:827-847
- Dittmann S (2000) Zonation of benthic communities in a tropical tidal flat of north-east Australia. *Journal of Sea Research* 43:33-51
- Dittmann S, Vargas S (2001) Tropical tidal flat benthos compared between Australia and Central America. In: Reise K (ed) *Ecological Comparisons of Sedimentary Shores*, Vol 151. Springer-Verlag, Berlin - Heidelberg, p 275-293
- Dobbs FC, Vozarik JM (1983) Immediate effects of a storm on coastal infauna. *Marine Ecology Progress Series* 11:273-279
- Dolédec S, Chessel D (1990) Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique. II. Prise en compte et élimination d'effets dans un tableau faunistique. *Acta Oecolog Gener* 10:207-232
- Dolédec S, Chessel D (1994) Co-inertia analysis: an alternative method for studying species-environment relationships. *Freshwater Biological journal* 31:277-294
- Dos Santos Brasil AC, da Silva SHG (2000) Spatial distribution of polychaeta in a soft-bottom community at Saco Do Ceu, Ilha Grande, Rio de Janeiro, Brazil. *Bulletin of Marine Science* 67:103-112
- Dreyer J, Bailey-Brock JH, McCarthy SA (2005) The immediate effects of Hurricane Iniki on intertidal fauna on the south shore of O'ahu. *Marine Environmental Research* 59:367-380
- Drivas J, Jay M (1988) Coquillages de La Réunion et de l'île Maurice, Vol. Les Editions du Pacifique
- Dullo W-C, Camoin G, Blomeier D, Casanova J, Colonna M, Thomassin B (1995) Morphological evolution and sedimentary facies on the foreslopes of Mayotte, Comoro islands: Direct observations from submersible. *Coral Reefs*
- Durville P (1995) Étude écologique sous-marine. Projet de réhabilitation de la route du littoral - Ile de La Réunion, Rapport OCEA pour le compte de DDE, 89p.

- Dutrieux E (1992) Etude d'impact des rejets de la distillerie de Savanna sur le site de Bois-Rouge (Saint André, Ile de La Réunion). Etude écologique: état initial des fonds marins, Rapp. IARE / ARVAM pour le compte de Distillerie de savanna, 53p.
- Dutrieux E, Quod JP, Bigot L, Hoarau S, Savelli A, Loubie S, Gayte O, Licari ML, Letourneur Y (1995) Sensibilité et vulnérabilité des milieux marins de l'île de la Réunion. Mise en place du SDAGE Réunion, Rapport IARE/ARVAM pour la DIREN Réunion, 136p.
- Eckman J (1983) Hydrodynamic processes affecting benthic recruitment. *Limnol Oceanogr* 28:241-257
- Ellingsen KE (2002) Soft-sediment benthic biodiversity on the continental shelf in relation to environmental variability. *Marine Ecology Progress Series* 232:15-27
- Elliott JM, Décamps H (1973) Guide pour l'analyse statistique des échantillons d'invertébrés benthiques. *Annales de Limnologie* 9:79-120
- Elliott M (1994) The Analysis of Macrobenthic Community Data. *Marine Pollution Bulletin* 28:62-64
- Engle VD, Summers JK, Gaston GR (1994) A benthic index of environmental condition of Gulf of Mexico estuaries. *Estuaries* 17:372-384
- Fauchald K, Jumars PA (1979) The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanography Marine Biology Annual Review* 17:193-284
- Fauchald K (1988) Polychaete studies on Aldabra and associated islands. *Bulletin of the Biological Society of Washington* 8:19-21
- Faure G (1982) Recherche sur les peuplements de Scléactiniares des récifs coralliens de l'archipel des Mascareignes (Océan Indien occidental). thèse d'Etat - Sciences, Université d'Aix-Marseille II, 206p.
- Faure G (1985) Etude d'environnement des baies de Saint Paul et de La Possession (campagne 1984). Convention ADER-PACA, - Université de La Réunion., 52p.
- Faure G (1990) Etude d'impact de l'extension de l'aéroport international de St-Denis Gillot. Investigations, analyse et étude de l'impact sur l'écosystème marin., Rapport Univ. Réunion - BCEOM, 11p.
- Fauvel P (1919) Annélides polychètes de Madagascar et Djibouti et du Golfe persique. *Archives de zoologie expérimentales et générale* 58:315-473
- Fauvel P (ed) (1953) Annélida polychaeta. The fauna of India including Pakistan, Ceylon, Burma and Malaya., Vol. R B S Sewell (Ed) The Indian Press, Allahabad
- Ferraro SP, Swartz RC, Cole FA, Schults DW (1991) Temporal changes in the benthos along a pollution gradient : discriminating the effects of natural phenomena from sewage- industrial wastewater effects. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 33:383-407
- Ferraro SP, Cole FA (1995) Taxonomic level sufficient for assessing pollution impacts on the Southern California bight macrobenthos - Revisited. *Environmental Toxicology and Chemistry* 14:1031-1040
- Field JG, Clarke KR, Warwick RM (1982) A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Marine Ecology Progress Series* 8:37-52
- Fitzhugh K (1984) Temporal and spatial patterns of the polychaete fauna on the central Northern Gulf of Mexico continental shelf. In: Hutchings PA (ed) *Proceedings of the First International Polychaete Conference*, Sydney, Australia, 1983. The Linnean Society of New South Wales, Sydney, p 211-226
- Flach EC (1992) The influence of four macrozoobenthic species on the abundance of the amphipod *Corophium volutator* on tidal flats of the Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* 29:379-394
- Folk R, Ward N (1957) Brazos River Bar : A study of the significance of grain size parameters. *Journal of Sedimentology and Petrology* 27:3-26

- Frontier S, Pichod Viale D (1993) *Ecosystèmes: structures, fonctionnement, évolution*, Vol. Masson, Paris
- Frouin P (1996) *Structure et fonctionnement des écosystèmes benthiques dans les lagons soumis aux perturbations anthropiques. Le lagon de Tahiti, Polynésie Française*. PHD, Université française du Pacifique, 206p.
- Frouin P (2000) *Effects of anthropogenic disturbances of tropical soft-bottom benthic communities*. *Marine ecology Progress series* 194:39-53
- Frouin P, Hutchings P (2001) *Macrobenthic communities in a tropical lagoon (Tahiti, French Polynesia, central Pacific)*. *Coral Reefs* 19:277-285
- Gabrié C, Montaggioni L (1985) *L'érosion des plages balnéaires à La Réunion: généralités et définition de l'état initial et suivi des profils de plages.*, Faculté des Sciences - Université de La Réunion
- Gaertner J, Mazouni N, Sabatier R, Millet B (1999) *Spatial structure and habitat associations of demersal assemblages in the Gulf of Lions: a multicompartment approach*. *Marine Biology* 135:199-208
- Gaertner J, Bertrand J, de Sola L, Durbec J, Ferrandis E, Souplet A (2005) *Large spatial scale variation of demersal fish assemblage structure on the continental shelf of the NW Mediterranean Sea*. *Marine Ecology Progress Series* 297:245-257
- Garnier R, Quod J, Bigot L, Mete K (2000) *Expertise environnementale de la baie de Possession en vue de l'installation d'une centrale électrique – Eléments de description de l'état initial du milieu marin.*, Rapport pour le compte de EDF/SOGREAH/ARIA., 26p.
- Garnier R, Bigot L, Turpin E (2002) *Projet de nouvelle unité de production d'énergie (CTBR 2) Sur le site de Bois Rouge / St André - La Réunion: « Point zéro » environnemental du milieu marin et impacts prévisionnels*, Rapport ARVAM pour le compte de CTBR, 34p.
- Garrigue C, Clavier J, Chevillon C (1998) *Investigations on the soft bottom benthos in a southwest pacific atoll lagoon (Uvea, New Caledonia)*. *Atoll Research Bulletin* 452:1-18
- Giberto DA, Bremec CS, Acha EM, Mianzan H (2004) *Large-scale spatial patterns of benthic assemblages in the SW Atlantic: the Rio de la Plata estuary and adjacent shelf waters*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 61:1-13
- Gout B (1991) *Influence des apports terrigènes dans les écosystèmes lagunaires de Mayotte et de Nouvelle Calédonie (Province Indopacifique). Impact sur les peuplements benthiques*. PhD thesis, Montpellier II
- Gower JC (1967) *Multivariate analysis and multivariate geometry*. *The statistician* : 17:13-28
- Graf G, Rosenberg R (1997) *Bioresuspension and biodeposition: A review*. *Journal of Marine Systems* 11:269-278
- Grall J, Glemarec M (1997) *Using biotic indices to estimate macrobenthic community perturbations in the Bay of Brest*. *Estuar Coast Shelf Sci* 44:43-53
- Gray JS (1974) *Animal-sediment relationships*. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 12:223-261
- Gray JS, Poore GCB, Uglund KI, Wilson RS, Olsgard F, Johannessen O (1997) *Coastal and deep-sea benthic diversities compared*. *Marine Ecology Progress Series* 159:97-103
- Gray JS (2000) *The measurement of marine species diversity, with an application to the benthic fauna of the Norwegian continental shelf*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250:23-49
- Gray JS (2002) *Species richness of marine soft sediments*. *Marine ecology progress series* 244:285-297
- Gremare A, Amouroux JM, Vétion G (1998) *Long-term comparison of macrobenthos within the soft bottoms of the Bay of Banyuls-sur-mer (northwestern Mediterranean Sea)*. *Journal of Sea Research* 40:281-302

- Gremare A, Amouroux J-M, Cauwet G, Charles F, Courties C, De Bovee F, Dinet A, Devenon JL, De Madron XD, Ferre B (2003) The effects of a strong winter storm on physical and biological variables at a shelf site in the Mediterranean. *Oceanologica Acta* 26:407-419
- Grizzle RE (1984) Pollution indicator species of macrobenthos in a coastal lagoon. *Marine ecology progress series* 18:191-200
- Guille A (1971) Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française - Les communautés de macrofaune. *Vie et Milieu* XXII:469-527
- Guille A, Ribes S (1981) Echinodermes associés aux Scléactiniaires d'un récif frangeant de l'île de La Réunion (océan Indien). *Bull Mus Hist nat* 1:73-92
- Guille A (1982) Les rapports des campagnes à la mer - MD 32/ Réunion - N° 82-03, Muséum National d'Histoire Naturelle / TAAF.
- Gunnarsson J, Rosenberg R (1996) Eutrophication increases the association of PCB to dissolved organic matter in marine microcosms. *Marine Pollution Bulletin* 33:100-111
- Gunnarsson J, Bjork M, Gilek M, Granberg M, Rosenberg R (2000) Effects of eutrophication on contaminant cycling in marine benthic systems. *Ambio* 29:252-259
- Hall JA, Frid CLJ, Gill ME (1997) The response of estuarine fish and benthos to an increasing discharge of sewage effluent. *Marine Pollution Bulletin* 34:527-535
- Harkantra SN, Parulekar AH (1994) Soft Sediment Dwelling Macro-Invertebrates of Rajapur Bay, Central West Coast of India. *Indian Journal of Marine Sciences* 23:31-34
- Harkantra SN, Rodrigues N (2004) Environmental influences on the species diversity, biomass and population density of soft bottom macrofauna in the estuarine system of Goa, west coast of India. *Indian Journal of Marine Sciences* 33:187-193
- Harkantra SN, Rodrigues NR (2004b) Numerical Analyses of Soft Bottom Macroinvertebrates to Diagnose the Pollution in Tropical Coastal Waters. *Environmental Monitoring and Assessment* 93:251-275
- Harvey M, Gauthier D, Munro J (1998) Temporal changes in the composition and abundance of the macro-benthic invertebrate communities at dredged material disposal sites in the Anse à Beaufils, baie des Chaleurs, eastern Canada. *Marine Pollution Bulletin* 36:41-55
- Heip C (1995) Eutrophication and zoobenthos dynamics. *Ophelia* 41:113-136
- Hewitt JE, Thrush SF, Cummings VJ, Turner SJ (1998) The effect of changing sampling scales on our ability to detect effects of large-scale processes on communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 227:251-264
- Hily C (1984) Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hypertrophiques de la rade de Brest. Vol I. Etat, Univ. Bretagne Occ. 360p.
- Hily C, Le Bris H, Glémarec M (1986) Impacts biologiques des émissaires urbains sur les écosystèmes benthiques. *Oceanis* 12:419-426
- Hoeksema B, Best M (1991) New observations on Scleractinian corals from Indonesia : 2 Sipunculan associated species belonging to the genera *Heterocyathus* and *Heteropsammia*. *zoologische Mededelingen* 65:221-245
- Holte B, Gulliksen B (1987) Benthic communities and their physical environment in relation to urban pollution from the city of Tromsø, Norway. 2. Soft bottom communities. *Sarsia* 72:133-141
- Holte B, Oug E (1996) Soft-bottom macrofauna and responses to organic enrichment in the subarctic waters of Tromsø, northern Norway. *Journal of Sea Research* 36:227-237
- Holte B, Oug E, Cochrane S (2004) Depth-related benthic macrofaunal biodiversity patterns in three undisturbed north Norwegian fjords. *Sarsia* 89:91-101

- Hotelling H (1933) Analysis of a complex of statistical variables into principal components. *Journal of Education and Psychology* 24:417-441
- Hulthe GS, Hulth S, Hall PO (1998) Effect of oxygen on degradation rate of refractory and labile organic matter in continental margin sediments. *Geochim. Cosmochim. Acta* 62:1319-1328
- Hutchings P (1990) Review of the effects of trawling on macrobenthic epifaunal communities. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*:111-120
- Hylleberg J, Nateewathana A (1984) Temporal and spatial distribution of Nephtyid polychaetes at Phuket Island, Andaman Sea. In: Hutchings PA (ed) *Proceedings of the First International Polychaete Conference, Sydney, Australia, 1983*. The Linnean Society of New South Wales, Sydney, p 292-302
- Inglis GJ, Kross JE (2000) Evidence for Systemic Changes in the Benthic Fauna of Tropical Estuaries as a Result of Urbanization. *Marine Pollution Bulletin* 41:367-376
- James RJ, Smith MPL, Fairweather PG (1995) Sieve mesh size and taxonomic resolution needed to describe natural spatial variation of marine macrofauna. *Marine Ecology Progress Series* 118:187-198
- Jangoux M, Aziz A (1988) les astérides (Echinodermata) récoltés autour de l'île de La Réunion par le N.O. "Marion Dufresne" en 1982. *Bull Mus Hist nat* 10:631-650
- Jaquemet S (2005) Rôle des oiseaux marins tropicaux dans les réseaux trophiques hauturiers du sud-ouest de l'océan Indien. Phd, Université de La Réunion, 161p.
- Jay M, Drivas J (2002) The Cerithiopsidae (Gastropoda) of Reunion Island (Indian Ocean). *Novapex* 3:1-45
- Jennings S, Pinnegar JK, Polunin NVC, Warr KJ (2001) Impacts of trawling disturbance on the trophic structure of benthic invertebrate communities. *Marine Ecology progress Series* 213:127-142
- Kailasam M, Sivakami S (2004) Effect of thermal discharge on benthic fauna off Tuticorin bay, South east of India. *Indian Journal of Marine Sciences* 33:194-201
- Kaiser MJ, Edwards DB, Armstrong PJ, Radford K, Lough NEL, Flatt RP, Jones HD (1998) Changes in megafaunal benthic communities in different habitats after trawling disturbance. *ICES Journal of Marine Science* 55:353-361
- Kamenskaya OE (1977) Amphipods in the fouling of hydrotechnical installations in the sea of Japan. *Sov. J. Mar. Biol.* 3:375-379
- Karakassis I, Eleftheriou A (1997) The continental shelf of Crete: structure of macrobenthic communities. *Marine Ecology Progress Series* 160:185-196
- Karakassis I, Tsapakis M, Hatziyanni E, Papadopoulou K-N, Plaiti W (2000) Impact of cage farming of fish on the seabed in three Mediterranean coastal areas. *ICES Journal of Marine Science* 57:1462-1471
- Karakassis I, Hatziyanni E (2000) Benthic disturbance due to fish farming analyzed under different levels of taxonomic resolution. *Marine ecology Progress series* 203:247-253
- Karlson K, Rosenberg R, Bonsdorff E (2002) Temporal and spatial large-scale effects of eutrophication and oxygen deficiency on benthic fauna in Scandinavian and Baltic waters: A review. *Oceanography and Marine Biology* 40:427-489
- Kendall MA, Aschan M (1993) Latitudinal gradients in the structure of macrobenthic communities: a comparison of Arctic, temperate and tropical sites. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 172:157-169
- Kingston PF, Riddle MJ (1989) Cost effectiveness of benthic faunal monitoring. *Marine Pollution Bulletin* 20:490-496

- Kress N, Herut B, Galil BS (2004) Sewage sludge impact on sediment quality and benthic assemblages off the Mediterranean coast of Israel. a long-term study. *Marine Environ. Research* 57:213-233
- Kruskal JB, Wish M (1978) *Multidimensional scaling*, Vol. SAGE Publications
- Labrune C, Amouroux JM, Sarda R, Dutrieux E, Thorin S, Rosenberg R, Grémare A (2006) Characterization of the ecological quality of the coastal Gulf of Lions (NW Mediterranean). A comparative approach based on three biotic indices. *Marine Pollution Bulletin* 52:34-47
- Lampadariou N, Karakassis I, Pearson TH (2005) Cost / benefit of a benthic monitoring programme of organic benthic enrichment using different sampling and analysis methods. *Marine Pollution Bulletin* 50:1606-1618
- Lancellotti DA, Stotz WB (2004) Effects of shoreline discharge of iron mine tailings on a marine soft-bottom community in northern Chile. *Marine Pollution Bulletin* 48 :303-313
- Le Fur C (1978) Peuplement intertidal d'une plage de lagon corallien du sud- ouest de Madagascar. *Thetys* 8:121-140
- Lebreton JD, Chessel D, Prodon R, Yoccoz N (1988) L'analyse des relations espèces-milieu par l'analyse canonique des correspondances - I - variables de milieu quantitatives. *Acta Oecologica* 9:53-67
- Ledoyer M (1986) Faune de Madagascar 59 (2) - Crustacés Amphipodes gammariens, Familles des Haustoriidae à Vitjazianidae et addendum, Vol. Editions de l'ORSTOM, Paris
- Legendre P, Legendre L (1998) *Developments in Environmental Modelling - Numerical ecology - Second English Edition.*, Vol. Elsevier
- Letourneur Y (1992) Dynamique des peuplements ichthyologiques des platiers récifaux de l'île de La Réunion. Thèse Université d'Aix Marseille II, 244p.
- Letourneur Y (1998) Composition, structures et réseaux trophiques des peuplements de poissons de la côte au vent de l'île de la Réunion. *Cybiurn* 22:267-283.
- Leveau M, Robert G (1986) Étude du milieu marin en baie de la Possession et baie de Saint Paul (campagne 1985), Centre Océanologique de Marseille, Université de La Réunion, 25p.
- Lie U, Pamatmat MM (1965) Digging characteristics and sampling efficiency of the 0.1 m² Van Veen grab. *Limnology and Oceanography* 10:379-384
- Lindegarth M, Valentinsson D, Hansson M, Ulmestrand M (2000) Effects of trawling disturbances on temporal and spatial structure of benthic soft-sediment assemblages in Gullmarsfjorden, Sweden. *ICES Journal of Marine Science* 57:1369-1376
- Lindegarth M, Hoskin M (2001) Patterns of Distribution of Macro-fauna in Different Types of Estuarine, Soft Sediment Habitats Adjacent to Urban and Non-urban Areas. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 52:237-247
- Llanso RJ, Scott LC, Hyland JL, Dauer DM, Russell DE, Kutz FW (2002) An Estuarine Benthic Index of Biotic Integrity for the Mid-Atlantic Region of the United States. II. Index Development. *Estuaries* 25:1231-1242
- Lohrer AM, Thrush SF, Hewitt JE, Berkenbusch K, Ahrens M, Cummings VJ (2004) Terrestrially derived sediment: Response of marine macrobenthic communities to thin terrigenous deposits. *Marine ecology progress series* 273:121-138
- Lohrer AM, Thrush SF, Gibbs MM (2004) Bioturbators enhance ecosystem function through complex biogeochemical interactions. *Nature* 431:1092-1095
- Lohrer AM, Thrush S, Lundquist CJ, Vopel K, Hewitt J, Nicholls PE (2006) Deposition of terrigenous sediment on subtidal marine macrobenthos: response of two contrasting community types. *Marine Ecology Progress Series* 307:115-125
- Long BG, Poiner IR (1994) Infaunal Benthic Community Structure and Function in the Gulf of Carpentaria, Northern Australia. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 45:293-316

- Long BG, Wang YG (1994) Method for comparing the capture efficiency of benthic sampling devices. *Marine Biology* 121:397-399
- Lu L, Wu RSS (2000) An experimental study on recolonization and succession of marine macrobenthos in defaunated sediment. *Marine Biology* 136:291-302
- Lu L (2005) The relationship between soft-bottom macrobenthic communities and environmental variables in Singaporean waters. *Marine Pollution Bulletin* 51:1034-1040
- Mackie SYA, Oliver G, Darbyshire T, Mortimer K (2005) Shallow marine benthic invertebrates of the Seychelles Plateau: high diversity in a tropical oligotrophic environment. *Phil. Trans. R. Soc. A* 363:203-228
- Maire O, Duchêne J, Rosenberg R, Braga de Mendonça Jr J, Grémare A (2006) Effects of food availability on sediment reworking in *Abra ovata* and *Abra nitida*. *Marine Ecology progress Series* In Press
- Makarov YN, Averin BS (1968) Quantitative distribution of zoobenthos in the shelf waters of the Mozambique Channel. *Oceanology* 8:845-848
- Mardia K, Kent J, Bibby J (1992) *Multivariate analysis.*, Vol. Academic Press, New York
- Marin-Guirao L., Cesar Augusto., Marin Arnaldo., Lloret Javier., Ruben V (2005) Establishing the ecological quality status of soft-bottom mining-impacted coastal water bodies in the scope of the Water Framework Directive Establishing the ecological quality status of soft-bottom mining-impacted coastal water bodies in the scope of the Water Framework Directive. *Marine pollution Bulletin* 50:374-387
- Martial S, Join J, Coudray J (2003) Injection of organic liquid waste in a basaltic confined coastal aquifer, Reunion Island. In: Laboratory LBN (ed) *Second International Symposium on Underground Injection Sciences & Technologies*. Lawrence Berkeley National Laboratory, Berkeley
- Martial S (2005) Injection dans un aquifère côtier. Approche hydrogéologique d'une alternative à la gestion d'effluents. Cas de la Distillerie de Savanna, Bois Rouge, Ile de La réunion. PHD, Université de La Réunion, 267p.
- Maurer D, Vargas J (1984) Diversity of soft-bottom benthos in a tropical estuary: Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Marine Biology* 81:97-106
- Maurer D, Gerlinger T, Nguyen H (1998) The response of two spionid polychaetes to natural processes and anthropogenic activities on the San Pedro Shelf, California. *Ophelia* 48:185-206
- Mauroux F, Barrera (1992) Evaluation de la propagation dans l'aquifère littoral par simulation du panache de pollution lié à l'injection des rejets de la distillerie de Bois Rouge - Commune de St André. Rapport BRGM - Réunion pour le compte de la Distillerie de Savanna - R35580 REU 4S 92
- Mc Intyre AD, Elliott Mike JM, Ellis DV (1984) Design of sampling programmes. In: Holme NA, Mc Intyre AD (eds) *Methods for the study of marine benthos*. IBP Handbook (2nd ed), p 1-26
- McCarthy SA, Laws EA, Estabrooks WA, Bailey-Brock JH, Kay EA (2000) Intra-annual Variability in Hawaiian Shallow-water, Soft-bottom Macrobenthic Communities Adjacent to a Eutrophic Estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 50:245-258
- McCune B (1997) Influence of noisy environmental data on canonical correspondence analysis. *Ecology* 78:2617-2623
- McLachlan A, Cockcroft AC, Malan DE (1984) Benthic faunal response to a high energy gradient. *Marine Ecology Progress Series* 16:51-63
- Meksumpun C, Meksumpun S (1999) Polychaete-sediment relations in Rayong, Thailand. *Environmental Pollution* 105:447-456
- Mendez N, Flos J, Romero J (1998) Littoral soft-bottom polychaete communities in a pollution gradient in front of Barcelona (Western Mediterranean, Spain). *Bulletin-of-Marine-Science* 63:167-178

- Mendez N (2002) Annelid assemblages in soft bottoms subjected to human impact in the Urías estuary (Sinaloa, Mexico). *Oceanologica Acta* 25:139-147
- Météo France (1999) Bulletin climatologique, Météo France - Direction Interrégionale de La Réunion
- Mgaya YD, Frederk G, Chimgege J (2005) The negative impacts of raw sewage discharge at Ocean Road area, Dar es Salaam: Coastal management in crisis. In: Wiomsa (ed) Fourth Scientific Symposium, Grand Baie, Mauritius, Abstract
- Miller DC, Muir CL, Hauser OA (2002) Detrimental effects of sedimentation on marine benthos: what can be learned from natural processes and rates ? *Ecological Engineering* 19:211-232
- Molvaer J, Knutsen J, Magnusson B, Rygg B, Skei J, Sorensen J (1997) Classification of environmental quality in fjords and coastal waters. SFT guidelines, 36p.
- Montaggioni L (1971) Premières observations sur la répartition granulométrique et minéralogique des sables volcaniques littoraux de l'île de La Réunion (Océan Indien). *Téthys suppl* 1:299-324
- Montaggioni L (1978) Recherches géologiques sur les complexes récifaux de l'archipel des Mascareignes (Océan Indien Occidental). Thèse es sciences, Univ. Aix Marseille III
- Montaggioni L, Faure G (1980) Les récifs coralliens des mascareignes (Océan Indien). *Coll. Trav. Centre Univ., Univ. Fr. O. Indien*:151 p
- Morris L, Keough MJ (2002) Organic pollution and its effects: a short-term transplant experiment to assess the ability of biological endpoints to detect change in a soft sediment environment. *Marine Ecology Progress Series* 225:109-121
- Morrisey DJ, Underwood AJ, Stark JS, Howitt L (1994) Temporal variation in soft-sediment benthos. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 164:233-245
- Morrisey DJ, Turner SJ, Mills GN, Williamson RB, Wise BE (2003) Factors affecting the distribution of benthic macrofauna in estuaries contaminated by urban runoff. *Marine environmental research* 55:113-136
- Muniz P, Pires AMS (1999) Trophic structure of polychaetes in the São Sebastião Channel (southeastern Brazil). *Marine Biology* 134:517-528
- Muniz P, Pires AMS (2000) Polychaete Associations in a Subtropical Environment (São Sebastião Channel, Brazil): A Structural Analysis. *Marine Ecology - Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli* 21:145-161
- Muniz P, Venturini N, Pires-Vanin AMS, Tommasi LR, Borja A (2005) Testing the applicability of a Marine Biotic Index (AMBI) to assessing the ecological quality of soft-bottom benthic communities, in the South America Atlantic region. *Marine Pollution Bulletin* 50:624-637
- Murdoch MH, Baerlocher F, Laltoo ML (1986) Population dynamics and nutrition of *Corophium volutator* (Pallas) in the Cumberland Basin (Bay of Fundy). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 103:235-249
- Muxika I, Borja A, Bonne W (2005) The suitability of the marine biotic index (AMBI) to new impact sources along European coasts. *Ecological Indicators* 5:19-31
- Netto SA, Warwick RM, Attrill MJ (1999) Meiobenthic and macrobenthic community structure in carbonate sediments of Rocas atoll (North-east, Brazil). *Estuarine Coastal and Shelf Science* 48:39-50
- Nilsson HC, Rosenberg R (2000) Succession in marine benthic habitats and fauna in response to oxygen deficiency: analysed by sediment profile-imaging and by grab samples. *Marine Ecology Progress Series* 197:139-149
- Norkko A, Thrush SF, Hewitt JE, Cummings VJ, Norkko J, Ellis JI, Funnell GA, Schultz D, MacDonald I (2002) Smothering of estuarine sandflats by terrigenous clay: The role of wind-wave disturbance and bioturbation in site-dependent macrofaunal recovery. *Marine ecology progress series* 234:23-41

- Norkko A, Rosenberg R, Thrush S, Whitlatch RB (2006) Scale- and intensity- dependent disturbance determines the magnitude of opportunistic response. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 330:195-207
- Olsgard F, Gray JS (1995) A comprehensive analysis of the effects of offshore oil and gas exploration and production on the benthic communities of the Norwegian continental shelf. *Marine Ecology Progress Series* 122:277-306
- Olsgard F, Somerfield PJ, Carr MR (1998) Relationships between taxonomic resolution, macrobenthic community along patterns and disturbance. *Marine Ecology Progress Series* 172:25-36
- Oug E (1998) Relating species patterns and environmental variables by canonical ordination: An analysis of soft-bottom macrofauna in the region of Tromsø, northern Norway. *Marine Environmental Research* 45:29-45
- Oug E (2001) Polychaetes in intertidal rocky and sedimentary habitats in the region of Tromsø, northern Norway. *Sarsia* 86:75-83
- Paiva PC (1994) Trophic Structure of a Shelf Polychaete Taxocenosis in Southern Brazil. *Cahiers de Biologie Marine* 35:39-55
- Paiva PC (2001) Spatial and Temporal Variation of a Nearshore Benthic Community in Southern Brazil: Implications for the Design of Monitoring Programs. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 52:423-433
- Palmer M (1993) Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondence analysis. *Ecology* 74:1863-1876
- Pardal MA, Marques JC, Bellan G (1993) Spatial Distribution and Seasonal Variation of Subtidal Polychaete Populations in the Mondego Estuary (Western Portugal). *Cahiers de Biologie Marine* 34:497-512
- Parulekar AH, Wagh AB (1975) Quantitative studies on benthic macrofauna of Northeastern Arabian Sea shelf. *Indian Journal of Marine Science* 4:174-176
- Parulekar AH, Ansari ZA (1981b) Bottom fauna of the Malacca Strait. *Mah. Bull. Natl. Inst. Oceanogr.* 14:155-158
- Paul J, Scott J, Campbell D, Gentile J, Strobel C, Valente RM, Weisberg SB, Holland AF, Ranasinghe JA (2001) Developing and applying a benthic index of estuarine condition for the Virginian Biogeographic Province. *Ecological Indicators* 1:83-99
- 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
- Pearson TH (2001) Functional group ecology in soft-sediment marine benthos: the role of bioturbation. *Oceanography and Marine Biology* 39:233-267
- Peres J, Picard J (1964) Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Recueil Travaux Station Marine Endoume* 31:5-137
- Petersen CGJ (1913) Valuation of the sea. II Animal communities of the sea bottom and their importance for marine zoogeography. *Rep. dan. Biol. Stn.* 21:1-44
- Peterson F, Lau S (1974) Subsurface waste disposal by injection in Hawai'i: A conceptual formulation and physical modelling plan, Technical memorandum report n° 41, Water Resources Research Center, Hawai'i University
- Pichon M (1966) Note sur la faune des substrats sablo-vaseux infralittoraux de la baie d'Ambaro (côte nord ouest de Madagascar). *Cahiers ORSTOM sér. Océanogr.* IV:80-93
- Pichon M (1967) Contribution à l'étude des peuplements de la zone intertidale sur sables fins et sables vaseux non fixés dans la région de Tuléar. *Recueil Travaux Station Marine Endoume (Fasc. Hors Série)* 7:57-100

- Pinedo S, Sarda R, Martin D (1997) Comparative study of the trophic structure of soft-bottom assemblages in the Bay of Blanes (Western Mediterranean Sea). *Bulletin of Marine Science* 60:529-542
- Piton B (1992) Etude d'impact des rejets de la distillerie de Savanna sur le site de Bois Rouge (Saint-André) Ile de la Réunion – Etude Océanographique, Rapport IFREMER, 23p.
- Piton B, Taquet M (1992) Océanographie physique des parages de l'île de La Réunion (Océan Indien). Doc. Scientifique de l'ORSTOM:39
- Pocklington P, Wells PG (1992) Polychaetes, key taxa for marine environmental quality monitoring. *Marine Pollution Bulletin* 24:593-598
- Poore GCB, Mobley MC (1980) Canonical correlation analysis of marine macrobenthos survey data. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 45:37-50
- Posey M, Lindberg W, Alphin T, Vose F (1996) Influence of storm disturbance on an offshore benthic community. *Bulletin of Marine Science* 59:523-529
- Posey MH, Alphin TD, Banner S, Vose F, Lindberg W (1998) Temporal variability, diversity and guild structure of a benthic community in the northeastern Gulf of Mexico. *Bulletin-of-Marine-Science* 63:143-155
- Posey M, Alphin T (2002) Resilience and stability in an offshore benthic community: Responses to sediment borrow activities and hurricane disturbance. *Journal of coastal research* 18:685-697
- Pothin K (2005) Analyse de la dispersion larvaire des poissons récifaux à La Réunion à travers l'étude de leurs otolithes. PHD, Université de La Réunion, 233p.
- Quod JP, Bigot L, Dutrieux E (1995) Endiguement de la ravine des Lataniers (La Possession - Ile de la Réunion) - description des fonds marins et analyse de l'impact, rapport ARVAM / IARE pour le compte de la SEDRE, 22p.
- Raman AV, Adishesasai K (1989) Macrobenthos from littoral areas off Visakhapatnam, east coast of India. *Indian Journal of Marine Sciences* 18:265-269
- Reish DJ (1959) An ecological study of pollution in Los Angeles, Long beach harbours, California. Allan Hancock Found. Publ. occ. papers 22:1-117
- Reiss H, Kroncke I (2005) Seasonal variability of benthic indices: An approach to test the applicability of different indices for ecosystem quality assessment. *Marine Pollution Bulletin* 50:1490-1499
- Rhoads DC, Young DK (1970) The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure. *Journal of Marine Research* 28:150-178
- Rhoads DC (1974) Organism-sediment relations on the muddy sea floor. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 12:263-300
- Ribes S (1978) La macrofaune vagile associée à la partie vivante des Scléactiniaires sur un récif frangeant de l'île de La Réunion (océan Indien). Thèse de 3e cycle, Aix-Marseille II
- Rice DL, Rhoads DC (1989) Early diagenesis of organic matter and nutritional value of sediment. In: G. Lopez, G. Taghon, Levinton JS (eds) *Ecology of marine deposit feeders*, p 309-317
- Riddle MJ (1988) Patterns in the distribution of macrofaunal communities in coral reef sediment on the central Great Barrier Reef. *Marine Ecology Progress Series* 47:281-292
- Robert R (1986) Climat et hydrologie à La Réunion: Etude typologique et régionale des pluies et de l'écoulement. Thèse d'état, Université Paul Valéry, Montpellier II, 438p.
- Roberts DE (1996) Patterns in subtidal marine assemblages associated with a deep- water sewage outfall. *Mar.Freshwater.Res.* 47:1-9
- Roberts RD, Gregory MR, Foster BA (1998) Developing an efficient macrofauna monitoring index from an impact study - A dredge spoil example. *Marine Pollution Bulletin* 36:231-235

- Rodriguez Villanueva V, Martinez Lara R, Diaz Castaneda V (2000) Structure and composition of the benthic polychaete families in Bahia de Todos Santos, Baja California, Mexico. *Bulletin of Marine Science* 67:113-126
- Rogers SI, Greenaway B (2005) A UK perspective on the development of marine ecosystem indicators. *Marine Pollution Bulletin* 50:9-19
- Rosenberg R (1995) Benthic marine fauna structured by hydrodynamic processes and food availability. *Neth.J.Sea.Res.* 34:303-317
- Rosenberg R (2001) Marine benthic faunal successional stages and related sedimentary activity. *Scientia Marina* 62:107-119
- Rosenberg R, Agrenius S, Hellman B, Nilsson C, Nordling K (2002) Recovery of marine benthic habitats and fauna in a Swedish fjord following improved oxygen conditions. *Marine Ecology Progress Series* 234:43-53
- Rosenberg R, Nilsson HC, Gremare A, Amouroux J-M (2003) Effects of demersal trawling on marine sedimentary habitats analysed by sediment profile imagery. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 285-286:465-477
- Rosenberg R, Blomqvist M, Nilsson H, 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
- Rullier F (1962) Une petite collection d'Annélides Polychètes de l'île Maurice. *Bulletin de la Société zoologique de France* 5-6:471-481
- SAFEGE (2004) Etude d'impact d'état initial. Aménagement et valorisation du front de mer de St Denis., Rapport pour le compte de la CINOR - Ile de La Réunion
- Saiz Salinas J (1993) Sipuncula from Réunion island (Indian Ocean). *Journal of Natural History* 27:535-555
- Salas F, Neto J, Borja A, Marques JC (2004) Evaluation of the applicability of a marine biotic index to characterize the status of estuarine ecosystems: the case of Mondego estuary (Portugal). *Ecological Indicators* 4:215-225
- Samaai T, McClurg T, Blair A, Weert S (2005) An assessment of benthic changes during 4 years of organic enrichment by effluent discharges off KwaZulu-Natal south coast. In: Wiomsa (ed) Fourth Scientific Symposium, Grand Baie, Mauritius, Abstract
- SAR (1995) Schéma d'Aménagement Régional - Approuvé par décret n°95-1169 du 6 novembre 1995., Région Réunion, 157p.
- SDAGE (2001) Schéma Directeur d'Aménagement des Eaux - Comité de Bassin de La Réunion, Région & Département de La Réunion, 41p.
- Shannon CE, Weaver W (1949) *The mathematical theory of communication*, Vol. Urbana, IL: University of Illinois Press.
- Shepard RN (1962) The analysis of proximities: multidimensional scaling with an unknown distance function. *Psychometrika* 27:125-140
- Shin PKS, Lam WKC (2001) Development of a Marine Sediment Pollution Index. *Environmental Pollution* 113:281-291
- Shin PKS, Ellingsen KE (2004) Spatial patterns of soft-sediment benthic diversity in subtropical Hong Kong waters. *Marine ecology progress series* 276:25-35
- Shin PKS, Huang ZG, Wu RSS (2004) An updated baseline of subtropical macrobenthic communities in Hong Kong. *Marine Pollution Bulletin* 49:119-141
- 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* 3:77-111

- Simboura N (2004) Bentix Index vs. Biotic Index in monitoring: an answer to Borja et al., 2003. *Marine pollution Bulletin* 48:404-405
- Simboura N, Panayotidis P, Papathanassiou E (2005) A synthesis of the biological quality elements for the implementation of the European Water Framework Directive in the Mediterranean ecoregion: The case of Saronikos Gulf. *Ecological Indicators* 5:253-266
- Smith KL, Howard JD (1972) Comparison of a grab sampler and large volume corer. *Limnology and Oceanography* 17:142-145
- Snelgrove PVR, Butman CA (1994) Animal sediment relationships revisited : cause vs effect. *Oceanography and Marine Biology* 32:111-177
- Snelgrove PVR (1999) Getting to the bottom of marine biodiversity: sedimentary habitats. *BioScience* 49:129-138
- Snelgrove PVR, Grassle JF, Grassle JP, Petrecca RF, Stocks KI (2001) The role of colonization in establishing patterns of community composition and diversity in shallow-water sedimentary communities. *Journal of Marine Research* 59:813-830
- SOGREAH (1998) Distillerie Rivière du Mât – Saint-Benoît – Note d’incidence du rejet en mer, Rapport technique pour le compte de DRM, 23p.
- SOGREAH (2000) Distillerie Rivière du Mât – Saint-Benoît – Optimisation du diffuseur-Intérêt d’un émissaire plus profond, Rapport pour le compte de DRM, 10p.
- SOGREAH, PARETO (2005) Station intercommunale de la CINOR. Caractérisation du milieu marin. Rapport pour le compte de la CINOR / SEDRE, 116p.
- Sola MCR, Paiva PC (2001) Temporal variation of the sublittoral benthic macrofauna in Urca Beach (RJ) after storms. NOTE. *Revista brasileira de oceanografia/Brazilian journal of oceanography* 49:137-142
- Soler O (1997) Atlas climatique de La Réunion, Vol. Météo France Réunion
- Solis-Weiss V, Aleffi F, Bettoso N, Rossin P, Orel G, Fonda-Umani S (2004) Effects of industrial and urban pollution on the benthic macrofauna in the Bay of Muggia (industrial port of Trieste, Italy). *The Science Of The Total Environment* 328:247-263
- Somerfield PJ, Clarke KR (1995) Taxonomic levels, in marine community studies, revisited. *Marine Ecology Progress Series*:113-119
- Somerfield PJ, Olsford F, Carr JL (1997) A further examination of two new taxonomic distinctness measures. *Marine Ecology Progress Series* 154:303-306
- Stark JS, Riddle MJ, Snape I, Scouller RC (2003) Human impacts in Antarctic marine soft-sediment assemblages: correlations between multivariate biological patterns and environmental variables at Casey Station. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 56:717-734
- Taddei D, Frouin P (2005) Spatial and short-term temporal variability of macrofauna communities in sediments: A fringing reef from Reunion Island (Indian Ocean). 10th International Coral Reef Symposium (ICRS). Japanese Coral Reef Society, Okinawa, Japan, p 52-57
- Takasaki (1974) Hydrologic conditions related to subsurface and surface disposal of wastes in Hawai, US Geological Survey Open File Report 1 -74
- Taquet M (2004) Le comportement agrégatif de la dorade Coryphène (*Coryphaena hippurus*) autour des objets flottants. Thèse Université de Paris 6, 172p.
- Taylor JD (1997) Diversity and structure of tropical Indo-Pacific benthic communities: Relation to regimes of nutrient input, Vol. Cambridge University Press, New York
- Tenore KR, Rice DL (1980) A review of trophic factors affecting secondary production of deposit-feeders. In: Tenore KR, Coull BC (eds) *Marine benthic dynamics*. University of South Carolina, Columbia, SC, p 325-340

- Tenore KR, Zajac RN, Terwin J, Andrade F, Blanton J, Boynton W, Carey D, Diaz R, Holland AF, Lopez-Jamar E, Montagna P, Nichols F, Rosenberg R, Queiroga H, Sprung M, Whitlatch RB (2006) Characterizing the role benthos plays in large coastal seas and estuaries. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 330:392-402
- terBraak CJF (1986) Canonical Correspondance Analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67:1167-1179
- TerBraak CJF (1988) CANOCO- an extension of DECORANA to analyse species-environment relationships. *Vegetatio* 75:159-160
- terBraak CJF, Verdonschot P (1995) Canonical Correspondance analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Science* 57:255-289
- Teske PR, Wooldridge TH (2001) A comparison of the macrobenthic faunas of permanently open and temporarily open / closed South African estuaries. *Hydrobiologia* 464:227-243
- Tessier E (1992) Etude d'impact des rejets de la distillerie de Savanna sur le site de Bois Rouge (St André), Ile de La Réunion - Etude halieutique, Rapport IFREMER Réunion / ARVAM pour le compte de l'Industrielle Sucrière de Bourbon, 47p.
- Tessier E (2005) Dynamique des peuplements ichtyologiques associés aux récifs artificiels à l'île de La Réunion (Ouest Océan indien). Implication dans la gestion des pêcheries côtières. Thesis PHD, University de La Réunion, 231p.
- Thioulouse J, Chessel D, Doledec S, Oliver J (1996) ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics Comput.* 7:75-83
- Thomassin BA, Vivier M-H, Vitiello P (1976) Distribution de la meiofaune et de la macrofaune des sables coralliens de la retenue d'eau épircifale du grand recif de tular (Madagascar)*1. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 22:31-53
- Thomassin B (1978) Les peuplements des sédiments coralliens de la région de Tuléar (SW de Madagascar). Leut insertion dans le contexte côtier Indo-Pacifique. PHd thesis, University of Aix Marseille II
- Thorson G (1957) Bottom communities (Sublittoral or shallow shelf). *Mem. of geol. Soc. Amer.* 67:461-534
- Thrush SF, Pridmore RD, Hewitt JE (1994) Impacts on Soft-Sediment Macrofauna - The Effects of Spatial Variation on Temporal Trends. *Ecological Applications* 4:31-41
- Thrush SF, Hewitt JE, Norkko A, Cummings VJ, Funnell GA (2003) Macrobenthic recovery processes following catastrophic sedimentation on estuarine sandflats. *Ecological Applications* 13:1433-1455
- Tomczak M, Godfrey J (1994) *Regional Oceanography: An Introduction*. Pergamon:422 p
- Troadec R (1991) Courantologie et sedimentologie des baies de Saint Paul et de La Possession à l'île de La Réunion., Thèse de l'Université d'Aix Marseille II - Université de La Réunion, 217p.
- Trueblood DD, Gallagher ED, Gould DM (1994) 3 Stages of Seasonal Succession on the Savin Hill Cove Mudflat, Boston Harbor. *Limnology and Oceanography* 39:1440-1454
- Turquet J, Tessier E, Bosc P, Quod JP (1998) Les récifs artificiels et le recrutement larvaire. Rapport CRPMEM / ARVAM / ARDA, 51p.
- Underwood AJ (1996) Detection, interpretation, prediction and management of environmental disturbances: some roles for experimental marine ecology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 200:1-27
- Underwood AJ (1997) On beyond BACI: sampling designs that might reliably detect environmental disturbances. *Ecol Appl* 4:3-15
- Vadon C, Guille A (1984) Les Ophiuridae (Ophiuroidea, Echinodermata) de la campagne MD 32 du "Marion-Dufresne" autour de l'île de la Réunion. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris* 6:583-615

- Venturini N, Muniz P, Rodriguez M (2004) Macrobenthic subtidal communities in relation to sediment pollution: the phylum-level meta-analysis approach in a south-eastern coastal region of South America. *Marine Biology* 144:119-126
- Voss C, Souza W (1987) Variable density flow and solute transport simulation of regional aquifers containing a narrow freshwater saltwater transition zone. *Water Resources Research* 23:1851-1866
- Ward T, Kenchington R, Faith D, Margules C (1998) Marine BioRap guidelines: rapid assessment of marine biological diversity, CSRIO, Perth, Australia
- Ward T (2000) Indicators for assessing the sustainability of Australia's marine ecosystems. *Marine Freshwater Research* 51:435-446
- Warwick RM (1986) A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. *Marine Biology*:557-562
- Warwick RM, Ruswahyuni (1987) Comparative study of the structure of some tropical and temperate marine soft-bottom macrobenthic communities. *Marine Biology* 95:641-649
- Warwick RM (1988) The level of taxonomic discrimination required to detect pollution effects on marine benthic communities. *Marine Pollution Bulletin* 19:259-268
- Warwick RM, Clarke KR (1994) Relearning the ABC - Taxonomic Changes and Abundance Biomass Relationships in Disturbed Benthic Communities. *Marine Biology* 118:739-744
- Warwick RM, Clarke KR (1995) New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Marine Ecology Progress Series* 129:301-305
- Warwick RM, Clarke KR (1996) Relationships between body-size, species abundance and diversity in marine benthic assemblages: facts or artefacts? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 202:63-71
- Warwick RM, Ashman CM, Brown AR, Clarke KR, Dowell B, Hart B, Lewis R, E., Shillabeer N, Somerfield PJ, Tapp JF (2002) Inter-annual changes in the biodiversity and community structure of the macrobenthos in Tees Bay and the Tees estuary, UK, associated with local and regional environmental events. *Marine Ecology Progress Series* 234:1-13
- Weisberg SB, Ranasinghe JA, Dauer DM, Schaffner LC, Diaz RJ, Fristhsen JB (1997) An estuarine benthic index of biotic integrity (B-IBI) for Chesapeake Bay. *Estuaries* 20:149-158
- Wentworth CK (1922) A scale of grade and class terms for clastic sediments. *Journal of Geology* 30:377-392
- Weydert P (1971) Étude sédimentologique et hydrodynamique d'une coupe de la partie médiane du Grand Récif de Tuléar (S.W. de Madagascar). *Thetys*:237-280
- Whittaker R (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21:213-251
- Widdicombe S, Austen MC (2001) The interaction between physical disturbance and organic enrichment: An important element in structuring benthic communities. *Limnology and Oceanography* 46:1720-1733
- Wigley RL (1967) Comparative efficiencies of Van Veen and Smith-McIntyre grab samplers as revealed by motion pictures. *Ecology* 48:168-169
- Word J (1990) The infaunal trophic index, a functional approach to benthic community analyses. Phd thesis, University of Washington, 297p.
- Yang J, Gao A, Chen Q, Hu X, Yang G (2004) Ecology of benthic macrofauna in the intertidal zone near the Zhejiang Ninghai Power Station. *Donghai marine science/Donghai Haiyang* 22:48-55
- Ysebaert T, Herman PMJ (2002) Spatial and temporal variation in benthic macrofauna and relationships with environmental variables in an estuarine, intertidal soft-sediment environment. *Marine ecology Progress series* 244:105-124

- Zajac RN, Whitlatch RB (1982) Responses of estuarine infauna to disturbance. 2. Spatial and temporal variation of succession. *Marine ecology progress series* 10:15-27
- Zajac RN, Whitlatch RB, Thrush S (1998) Recolonization and succession in soft-sediment infaunal communities: the spatial scale of controlling factor. *Hydrobiologia* 375 / 376:227-240
- Zmarzly DL, Stebbins TD, Pasko D, Duggan RM, Barwick KL (1994) Spatial Patterns and Temporal Succession in Soft-Bottom Macroinvertebrate Assemblages Surrounding an Ocean Outfall on the Southern San Diego Shelf - Relation to Anthropogenic and Natural Events. *Marine Biology* 118:293-307

LISTE DES FIGURES & TABLEAUX

1. LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Principaux objectifs de la thèse	6
Figure 2 : La Réunion dans son contexte géographique régional (d'après Durville, 2002)	9
Figure 3 : Principaux secteurs géomorphologiques des littoraux de La Réunion	11
Figure 4 : Schéma des principaux flux d'alizés à La Réunion (A) et distribution des vents moyens (calculés sur 10 ans) (d'après Soler - Météo France, 1997)	12
Figure 5: Principaux types de houles affectant La Réunion (d'après Gabrié et Montaggioni, 1985)	13
Figure 6: Localisation géographique des secteurs d'études	16
Figure 7 : Principaux courants identifiés en baie de St Paul en régime d'alizés. CSA : Courant superficiel lié aux alizés. (modifié d'après Troadec, 1991).	17
Figure 8: Principaux courants identifiés en baie de La Possession en régime général d'alizés. (d'après Troadec, 1991, dans Bigot et al., 1998).	19
Figure 9 : Les flux d'Alizés à la Réunion (Soler, 1997) ; Présentation du secteur nord-est	20
Figure 10: Les principaux schémas courantologiques identifiés à Bois Rouge / St André	21
Figure 11 : Vue du littoral nord-est et du site de Bois Rouge en 2003.	23
Figure 12: Coupe géologique du secteur de Bois Rouge et position du forage d'injection littoral de la distillerie (d'après Martial, 2005)	23
Figure 13: Nature sédimentaire des fonds marins identifiés devant le complexe de Bois Rouge (d'après Bigot, 2003)	24
Figure 14: Nature sédimentaire des fonds marins identifiés devant le complexe de St André (d'après Bigot, 2003)	25
Figure 15: Localisation géographique du secteur de Beaufonds / St Benoît	26
Figure 16: Configuration des rejets en mer par émissaire, sur le site de Beaufonds / St Benoît	28
Figure 17: Vues sous-marines de l'émissaire, sur le site de Beaufonds, en 2001, à -55 m.	28
Figure 18: Illustration de la stratégie d'échantillonnage, définie dans le cadre de cette étude et localisation des différents sites d'études.	30
Figure 19: Localisation des stations au sein de chaque secteur d'étude et vues d'ensembles de ces différents secteurs – A : St Paul ; B : La Possession ; C : Ste Marie ; D : Bois Rouge / St André ; E : Beaufonds / St Benoît.	32
Figure 20 : Schéma théorique illustrant la notion de distance taxonomique (w_{ij}) entre les niveaux taxonomiques dans un arbre phylogénique (d'après Clarke et Warwick, 1994).	40
Figure 21 : Schéma théorique des courbes de k-dominance d'abondance et de biomasse, dans 3 conditions de milieu spécifiques (non pollué, modérément pollué, très pollué) (d'après Warwick et Clarke, 1994).	42
Figure 22: Etapes méthodologiques liées à la mise en œuvre d'une analyse de type NMDS (d'après Field et al., 1982)	43
Figure 23: Schéma du principe de l'AFC interclasse. Le facteur discriminant noté S+ peut être l'effet « site » ou l'effet « profondeur ». X+ correspond à l'étape de regroupement des échantillons « synthétiques » vis-à-vis du facteur S+. Les échantillons supplémentaires correspondent eux à la matrice initiale. La projection finale sur les axes de l'AFC met en évidence les facteurs de discrimination (centre de gravité) et la manière dont se répartissent les échantillons (d'après Thioulouse, et al., 1996).	45
Figure 24: Map of the study area showing the two studied sites (Bois Rouge industrial complex, BR and Saint Andre, SA) and the sampling stations.	55
Figure 25: Cumulated grain size curves assessed in 1994 for each sampling depth at BR (A) and SA (B). The results of the main Kolmogorov-Smirnov non-parametric test are also provided (NS: No significant; *** $p < 0.001$; ** $p < 0.01$).	57
Figure 26: Spatial patterns of the mean abundance \pm SD and mean biomass \pm SD of the total macrofauna at BR (A) and SA (B).	59
Figure 27: Spatial patterns of species richness (A) and diversity Shannon index (B) across a depth profile at BR and SA	61
Figure 28: NMDS plots for square root transformed macrobenthos taxa / abundance data at BR (A) and SA (B) with the distinction of 3 groups of stations (shallow, intermediate, deep). The lines indicate the degree of seriation by linking successive points along the depth transect from shallow station (20 m) to deep station (>100 m). Index of Multivariate Seriation (IMS) values are at the top right. (Values) are the % significance levels in a permutation test for absence of seriation ($T = 999$).	62
Figure 29: Localisation géographique des secteurs et des sites étudiés lors de l'analyse spatiale. Les stations d'échantillonnages sont situées le long d'un gradient bathymétrique entre -20 et -190 mètres de profondeur.	74
Figure 30 : Granulométrie des sédiments - courbes de fréquences cumulées par fractions granulométriques par profondeur et par sites échantillonnés.	78

- Figure 31: Analyse en Composantes Principales sur la totalité des variables sédimentaires des 32 stations. Les stations associées aux sites (2 lettres) sont référencées de la manière suivante: 1 pour 20 m ; 2 pour 50 m ; 3 pour 80 m ; 4 pour 100 m ; 5 pour 120 m ; 6 pour 140 m ; 7 et 8 pour 160 et 190 m. _____ 80
- Figure 32 : Répartition des principaux taxons et des régimes alimentaires des annélides polychètes à chacun des sites étudiés (BF: Beaufonds ; SA: Saint André ; BR: Bois Rouge ; LP: La Possession ; SM: Sainte Marie ; SP: St Paul). _____ 81
- Figure 33: Courbes ABC et valeurs de la statistique W associée pour chaque secteur d'étude. _____ 85
- Figure 34: NMDS effectué sur les données d'abondance (A), et sur les données de biomasses (B) après transformation racine carrée. _____ 87
- Figure 35: AFC inter classe (COA) effectuée sur les données d'ABONDANCE et utilisant le facteur discriminant "SITES". La projection des stations autour de leur centre de gravité (les sites) est visualisée en (A). La projection des espèces à fortes contributions relatives par rapport à ces sites, est visualisée en (B). La liste complète des espèces associées aux AFC (représentées par 4 lettres pour les noms de Genre / Espèce) est fournie en annexe 5. _____ 88
- Figure 36: AFC inter classe (COA) effectuée sur les données de biomasse et utilisant le facteur discriminant "sites". La projection des stations autour de leur centre de gravité (les sites) est visualisée en (A). La projection des espèces à fortes contributions relatives par rapport à ces sites, est visualisée en (B). La liste complète des espèces associées aux AFC (représentées par 4 lettres pour les noms de Genre / Espèce) est fournie en annexe 5. _____ 90
- Figure 37: AFC inter classe (COA) effectuée sur les données d'abondance et utilisant le facteur discriminant "profondeur" (20; 50 ; 80 ; 100 ; 120 m). La projection des stations autour de leur centre de gravité (les profondeurs) est visualisée en (A). La projection des espèces à fortes contributions relative (en gras) par rapport à ces profondeurs, est visualisée en (B). La liste des espèces associées aux AFC est fournie en annexe 5. _____ 92
- Figure 38 : Cercle des corrélations des fractions granulométriques de l'ensemble des stations utilisées lors de l'analyse spatiale. Les valeurs correspondent à la taille des fractions granulométriques de moins de 63 μm à 4 mm. _____ 95
- Figure 39: Cercle et matrice de corrélations entre les différentes variables explicatives. Les corrélations significatives sont en gras (*seuil de 5% ; **seuil de 1%). Les variables dans les cercles sont celles sélectionnées pour l'ACC. _____ 96
- Figure 40: Diagrammes de l'Analyse Canonique des Correspondances (ACC) relatifs aux données faunistiques d'abondance et projection des variables instrumentales. Les principales espèces ayant une inertie supérieure à l'inertie moyenne de l'ACC (20.09 %) sont indiquées et répertoriées par 8 lettres, 4 pour le genre et 4 pour l'espèce. Le nom complet de ces espèces et leurs pourcentages d'inertie sont fournis dans le Tableau 7. _____ 98
- Figure 41: Analyse de la richesse spécifique cumulée (tous taxons confondus) en fonction de l'effort d'échantillonnage sur les 5 secteurs d'études de l'analyse spatiale. _____ 102
- Figure 42: Exemples d'espèces caractérisées par un régime alimentaire « suspensivore ou filtreur » rencontrées à La Réunion. _____ 108
- Figure 43: Exemples d'espèces caractérisées par un régime alimentaire « carnivore », représentatives de la macrofaune à La Réunion. _____ 111
- Figure 44: Exemples d'espèces caractérisées par un régime alimentaire « détritivore » fréquemment rencontrées à La Réunion. _____ 114
- Figure 45: Map of the study area showing the Bois Rouge industrial complex (BR), the reference area (SA), the sampling stations and the two potentially impacted areas. _____ 125
- Figure 46: Cumulated grain size curves assessed in 1994 for all sampled depths at BR (A). Temporal changes in cumulated granulometry curves for stations BR 3 (B), BR 14 (C) and BR 16 (D). _____ 128
- Figure 47: MDS plots for square root transformed macrobenthos taxa/abundance data. (A): Samples collected in 1994 with the distinction of 3 groups of stations: Shallow, Intermediate and Deep. (B): All samples collected during the present study are provided (datas for station BR 16b were only available for 2003). (C and D): Respectively, samples for intermediate and deep stations. _____ 130
- Figure 48: Temporal changes in species richness (A), mean abundance of macrofauna (B), mean biomass of macrofauna per unit of surface area (C), Shannon index H' (D), taxonomic diversity Δ (E), and taxonomic distinctness Δ^* (F). _____ 132
- Figure 49: Temporal changes of St Andre (SA) shallow station (control site) in cumulated granulometry curves (A), macrofauna species richness (B), mean abundance (C), mean biomass (D), and Shannon index (H') (E). _____ 133
- Figure 50: Temporal changes of ABC plots at station BR 3 (A) and temporal changes in the W associated statistic at all sampled stations (B). _____ 134
- Figure 51: Site et stations d'échantillonnages de Beaufonds – St Benoît (BF), montrant la position de l'émissaire et les zones potentiellement impactées par les rejets à partir de 1999 (in Bigot et al., soumis). _____ 151

Figure 52: Evolution temporelle sur le site de Beaufonds, de la richesse spécifique (A), de l'abondance moyenne par station \pm EC (B), de la diversité taxonomique (Δ^*) (C) et de l'indice de diversité de Shannon (H') (D). _	153
Figure 53: NMDS effectué sur les données espèces – abondance collectées à Beaufonds de 1998 à 2004, après transformation racine carrée. _____	154
Figure 54: Des espèces caractérisées par leur régime alimentaire, ou potentiellement associées à des perturbations à La Réunion. _____	157
Figure 55: Maps of the studied areas showing the sampling stations of the Bois Rouge (BR - SA) (A) and the Beaufonds (BF) (B) industrial complexes, together with potentially impacted areas. _____	166
Figure 56: Temporal changes in AMBI at BR-SA, computed on the species assignment proposed by Borja et al. (2000). _____	170
Figure 57: Temporal changes in modified AMBI (which consider <i>Diopatra cuprea</i> as a EG IV species) at the BR-SA site (A), and correlations between modified AMBI and H' (B) and Δ^* (C). _____	171
Figure 58: Temporal changes in species richness (A), mean abundance of macrofauna \pm SD (B), and H' (C) at BF site _____	173
Figure 59: Temporal changes in modified AMBI at BF site (A), and correlation between modified AMBI and H' (B) and Δ^* (C). _____	174
Figure 60: Schéma théorique de succession secondaire des communautés macrobenthiques en réponse à un enrichissement organique (d'après Pearson & Rosenberg, 1978, repris par Nilsson & Rosenberg, 2002) _____	186
Figure 61: Synthèse des principaux résultats obtenus en réponse aux questions initiales (cf. figure 1). SP : St Paul ; LP : La Possession ; SM : Ste Marie ; BR : Bois Rouge ; SA : St André ; BF : Beaufonds. _____	193

2. LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1: Principaux événements cycloniques et incidence, relevés à la Réunion entre 1999 et fin 2002 (synthèse issue de données DDE, non publiées). _____	14
Tableau 2: Principales caractéristiques des secteurs, sites et stations échantillonnées _____	32
Tableau 3: Chronologie des campagnes d'intervention terrain entre 1994 et 2004 _____	33
Table 4: Contribution of the main taxa at BR and SA sites in 1994. Abundances (Ab) are provided in ind.m ⁻² \pm SD and absolute biomasses (AFDW) are provided in mg.m ⁻² \pm SD. In bold, contribution of the main species. Mean total abundance and biomass are given for each site, respectively in ind. m ⁻² and mg. m ⁻² . ANN = polychaete, BIV = bivalve, CNI = cnidarian, CRU = crustacean, ECH = echinoderm, GAS = gastropod, NEM = nemertean, SIP = sipunculan. _____	58
Tableau 5: Résultats des tests de Kruskal Wallis relatifs à la comparaison du contenu organique moyen par niveau bathymétrique (NS : Non Significatif, N = nombre d'échantillons). _____	79
Tableau 6: Variations spatiales de la richesse spécifique, de l'abondance moyenne \pm SD, de la biomasse moyenne \pm SD, de la diversité (H') et de la diversité taxonomique inter individus Δ^* sur toutes les stations. *: Valeurs mesurées sur les 2 stations échantillonnées en 2003 à BR. _____	82
Tableau 7: Liste des principales espèces de l'ACC présentant les pourcentages d'inertie les plus élevés (à gauche) et les plus bas (à droite) vis-à-vis des 4 variables instrumentales « profondeur, sables grossiers, sables fins et très fins, Carbone organique ». Le numéro des espèces (N°) correspond à celui de l'ACC. _____	99
Tableau 8: Spatio-temporal changes in the main sediment characteristics on BR and SA sites. Silt: grain size fraction < 63 μ m, TOM: Total Organic Matter, TOC: Total Organic Carbon. Values are provided in % DW. _____	129
Tableau 9: Species contributions to temporal changes in BR macrobenthos composition within each group of stations as revealed by the SIMPER procedure. The contribution (%) of each species to between-year dissimilarities are provided in brackets. In bold the species with an important contribution to year dissimilarities. (A : Shallow ; B : Intermediate ; C : Deep). _____	136
Tableau 10: Temporal change in relative abundance and biomass of dominant species at BR. Relative abundance (RA): % of total number of macrobenthic animals; biomass (AFDW) : mg. m ⁻² . SD: standard deviation. Dominant species are listed in bold. Pol: polychaetes, Sip: sipunculans, Nem: nemerteans, Cni: cnidarians, Biv: bivalves, Gas: gastropods, Ech: echinoderms. _____	137
Tableau 11: Contributions des principales espèces impliquées dans l'évolution temporelle des communautés à Beaufonds, sur les stations BF 10, BF 2 et BF 19. Les contributions des espèces aux dissimilarités inter-annuelles (procédure SIMPER, Primer) sont données entre parenthèse et exprimées en % . _____	155
Tableau 12: Main environmental and macrofaunal characteristics at BR-SA. _____	169
Tableau 13: Temporal changes in relative abundance of ecological groups, modified AMBI and ecological status at BR-SA and BF impacted stations. _____	172

ANNEXES

ANNEXE 1: Liste des espèces, Familles, Classes et Embranchements recensés dans le cadre de ce travail, et représentation géographique (présence / absence) au sein des 6 secteurs étudiés. ____ **222**

ANNEXE 2: Poids moyens individuels (en mg) mesurés pour les principales espèces de macrofaune au sein de trois grands secteurs géographiques : SP-LP : St Paul – La Possession ; BR-SA : Bois Rouge – St André ; SM : Ste Marie / Gillot. Nb rep. est le nombre de groupes utilisés pour calculer le poids moyen par taxon ; Nb ind. est le nombre total d'individus pesés. _____ **224**

ANNEXE 3: Liste des espèces, des familles et des taxa collectées sur les sites de Bois Rouge et de St André (présence / absence) en mars 1994. SA ; BR * Première description pour La Réunion. _ **226**

ANNEXE 4 : Données brutes relatives aux variables sédimentaires utilisées lors de l'analyse spatiale. Les fractions sédimentaires sont exprimées en %. Les taux de Matière Organique Totale (TOM) et de Carbone organique Total (TOC) sont exprimés en %. La taille moyenne des sédiments (Tm) est exprimée en Phi. _____ **228**

ANNEXE 5 : Liste des espèces utilisées dans les AFC interclasses et codes correspondant aux figures 35, 36 et 37 _____ **229**

ANNEXE 6: Liste des espèces collectées sur les sites de Bois Rouge et de Beaufonds. L'assignation des espèces aux différents groupes écologiques (1 to 5; EG I à EG V dans le texte) est basée sur la liste AZTI, qui a été adaptée à cette étude. POL: polychètes; BIV: bivalves; CNI: cnidaires; CRU: crustacés; ECH: échinodermes GAS: gastéropodes, NEM: németiens; SCA: scaphopodes, SIP: siponcles; N.A: pas d'assignation. En gras: espèces caractérisées par une assignation spécifique, modifiée par rapport à la liste initiale. _____ **230**

Taxon	Classe	Famille	*	Genre / Espèce	Secteurs						
					SP	LP	SM	SA	BR	BF	
CNI	Anthoz	Pennatulidae		Virgularia sp		■					
CNI	Anthoz	Undet	*	Antipathaire indet sp1	■	■	■	■	■	■	■
CRU	Crust	Alpheidae		Alpheus sp	■						
CRU	Crust	Ampeliscidae		Ampelisca sp2							■
CRU	Crust	Anthuridae		Calathura sp1	■		■	■	■		
CRU	Crust	Anthuridae	*	Leptocheilia sp2	■	■	■				
CRU	Crust	Caprellidae		Phtisica sp	■						
CRU	Crust	Caridae	*	esp indet 3							■
CRU	Crust	Caridae	*	Ogyrides sp							■
CRU	Crust	Corophiidae		Erichthonius cf. brasiliensis	■	■	■	■	■		
CRU	Crust	Corophiidae		Erichthonius sp	■	■	■	■	■		
CRU	Crust	Corophiidae	*	Siphonocetes sp1	■	■	■	■	■		
CRU	Crust	Gammaridae	*	Gammaridae indet							■
CRU	Crust	Gammaridae	*	Gammaridae indet 114		■					
CRU	Crust	Gammaridae	*	Photis sp1 (blc)		■					
CRU	Crust	Goneplacidae		Xenophthalmodes morsei	■	■	■	■	■		■
CRU	Crust	Hippidae		Albunea sp1							■
CRU	Crust	Hippolytidae	*	Hippolyte sp1		■					
CRU	Crust	Isaidae	*	Gammaropsis sp1							■
CRU	Crust	Isaidae	*	Photis cf. longicaudata		■					
CRU	Crust	Leucosiidae	*	Myra sp1							■
CRU	Crust	Leucosiidae		Randallia speciosa	■	■					
CRU	Crust	Leucothoidae	*	Leucothoe sp1	■						■
CRU	Crust	Lysiosquillidae	*	Lysiosquilla sp1							■
CRU	Crust	Nannastacidae		Campilaspis sp	■	■	■	■	■		
CRU	Crust	Paguridae	*	esp indet sp1	■	■	■	■	■		■
CRU	Crust	Pardaliscidae	*	Pardaliscidae indet							■
CRU	Crust	Portunidae	*	esp indet sp4							■
CRU	Crust	Portunidae	*	esp indet 1		■	■	■	■		
CRU	Crust	Portunidae	*	esp indet 2							■
CRU	Crust	Processidae	*	Processa sp1	■	■	■	■	■		■
CRU	Crust	Processidae	*	Processa sp2 (big)							■
CRU	Crust	Tanaidacea		Apseudes sp1		■					
CRU	Crust	Thalassinidae		Upogebia sp1		■	■	■	■		■
CRU	Crust	Thalassinidae		Upogebia sp2							■
CRU	Crust	Undet	*	Amphi (sp indet BR 96.1)							■
CRU	Crust	Undet	*	Amphi 116		■					
CRU	Crust	Undet	*	Amphi indet (yx blanc /rond/a)							■
CRU	Crust	Undet	*	Amphi indet (= BR 96.10)		■					
CRU	Crust	Undet	*	Amphi indet (= BR 96.11)		■					
CRU	Crust	Undet	*	Amphi indet (= BR 96.12)		■					
CRU	Crust	Undet	*	Amphi indet (bosselé ?)		■					
CRU	Crust	Undet	*	Amphi indet (rond = BR96.2)							■
CRU	Crust	Undet	*	Amphi indet = BR 96.4							■
CRU	Crust	Undet	*	Amphi indet = BR 96.5							■
ECH	Ophiur	Amphiuridae	*	Amphiurid sp3		■					
ECH	Ophiur	Amphiuridae	*	Amphiuridae sp2							■
ECH	Ophiur	Amphiuridae	*	Amphiura sp1	■	■	■	■	■		■
ECH	Aster	Benthopectinidae		Cheraster cf. reunionensis							■
ECH	Echin	Brissidae		Brissopsis luzonica	■	■	■	■	■		
ECH	Echin	Brissidae		Brissus latecarinatus							■
ECH	Echin	Brissidae		Maretia planulata	■						■
ECH	Echin	Brissidae		Metalia spatangus			■				
ECH	Echin	Cidaridae		Eucidaris sp							■

Taxon	Classe	Famille	*	Genre / Espèce	Secteurs						
					SP	LP	SM	SA	BR	BF	
ECH	Echin	Clypeasteridae		Echinodiscus bisperforatus						■	
ECH	Aster	Goniasteridae		Ognaster capella							■
ECH	Echin	Loveniidae		Lovenia elongata	■	■	■	■	■		■
GAS	Gastro	Actaeocinidae		Actaeocina conspicua							■
GAS	Gastro	Actaeocinidae		Cyliclona collyra	■						
GAS	Gastro	Architectonocidae		Helicacis sp1							■
GAS	Gastro	Cerithidae		Cerithium sp1							■
GAS	Gastro	Conidae		Conus tessulatus							■
GAS	Gastro	Cucumariidae	*	Trachythone sp1	■	■	■	■	■		
GAS	Gastro	Mitridae		Vexillum filistriatum							■
GAS	Gastro	Nassaridae		Cyllene concinna							■
GAS	Gastro	Nassaridae		Nassarius novaehollandiae	■						■
GAS	Gastro	Nassaridae		Nassarius sp2							■
GAS	Gastro	Naticidae	*	Natica sp1							■
GAS	Gastro	Naticidae		Naticarius sp1							■
GAS	Gastro	Olividae		Oliva ornata							■
GAS	Gastro	OpistoB		Philine aperta							■
GAS	Gastro	Pyramidellidae		Pyramidella terebellum		■	■	■	■		■
GAS	Gastro	Pyreniellidae		Pyrene sp1	■						
GAS	Gastro	Terebridae		Cancilla salisburyi							■
GAS	Gastro	Terebridae		Hastulla matheroniana	■	■	■	■	■		■
GAS	Gastro	Terebridae		Terebra laevigata							■
GAS	Gastro	Turritellidae		Turritella auricincta	■	■	■	■	■		■
NEM	Anopla	Undet	*	Nemerte sp2							■
NEM	Anopla	Undet	*	Némerte sp3							■
NEM	Anopla	Undet	*	Némerte sp4							■
NEM	Anopla	Undet	*	Némerte sp5							■
NEM	Anopla	Valenciinidae	*	Nemerte sp1 (baseodiscus sp)	■	■	■	■	■		■
SCA	Scaph	Gadilidae		Polychides arnaudi							■
SCA	Scaph	Siphonodentallidae		Antalis guilleri							■
SIP	Sipun	Aspidosiphonidae		Aspidosiphon cf. mülleri	■	■	■	■	■		■
SIP	Sipun	Golfingiidae	*	Phascalion sp1							■
SIP	Sipun	Golfingiidae	*	esp indet 1							■
SIP	Sipun	Golfingiidae	*	sp indet 2	■						■
VAR	Pygnog	Ammotheidae		Achelua sp1							■
VAR	Gastro	Doridien	*	Nudib sp indet							■
VAR	Osteich	Gobiidae		Gobiidae indet sp							■
VAR	Osteich	Muraenidae		Muraenidae indet sp							■
VAR	Phoron	Phoronida		Alcampa sp1							■
VAR	Pygnog	Phoxichilidiidae		Anoplodactylus sp1	■						■
VAR	Turbell	Plathelminthe	*	indet sp1		■					■

2. ANNEXE 3: Liste des espèces, des familles et des taxa collectées sur les sites de Bois Rouge et de St André (présence / absence) en mars 1994. SA  ; BI  * Première description pour La Réunion.

Taxa	Family	Species	Stations					
			1	2	3	4	5	6
ANN	Ampharetidae	* Ampharete cf. acutifrons (Grube, 1860)						
ANN	Ampharetidae	Samytha sp (Malmgren, 1866)						
ANN	Ampharetidae	* Samythella affinis (Day, 1963)						
ANN	Amphinomidae	* Eurythoe parvecarunculata (Horst, 1912)						
ANN	Aphroditidae	* Pareulepsis gaeyi (Fauvel, 1918)						
ANN	Aphroditidae	* Sigalion mathildae (Audouin & Milne Edwards, 1832)						
ANN	Aphroditidae	* Sthenelais boa (Johnston, 1839)						
ANN	Aphroditidae	* Sthenelais limicola (Ehlers, 1864)						
ANN	Capitellidae	Notomastus sp (Sars, 1851)						
ANN	Capitellidae	* Dasybranchus caducus (Grube, 1846)						
ANN	Capitellidae	Notomastus sp (Sars, 1851)						
ANN	Chaetopteridae	* Mesochaetopterus minutus (Potts, 1914)						
ANN	Eunicidae	* Diopatra cuprea cuprea (Bosc, 1802)						
ANN	Eunicidae	* Lumbrineris latreilli (Audouin & Milne Edwards, 1834)						
ANN	Eunicidae	* Oenone fulgida (Savigny, 1818)						
ANN	Eunicidae	* Onuphis eremita (Audouin & Milne Edwards, 1833)						
ANN	Glyceridae	* Glycera prashadi (Fauvel, 1932)						
ANN	Glyceridae	* Goniada emerita (Audouin & Milne Edwards, 1833)						
ANN	Mageloniidae	* Magelona cf. americana (Müller, 1858)						
ANN	Nephtyidae	* Nephtys (Aglaophamus) dibranchis (Grube, 1877)						
ANN	Orbinidae	* Scoloplos madagascariensis (Fauvel, 1919)						
ANN	Owenidae	* Myriochele cf. picta (Southern, 1921)						
ANN	Owenidae	undet. Sp						
ANN	Paralacydoniidae	* Paralacydonia paradoxa (Fauvel, 1913)						
ANN	Phyllococidae	* Phyllodoce malmgreni (Gravier, 1900)						
ANN	Pilargidae	* Ancistrosyllis parva (Day, 1963)						
ANN	Sabellidae	* Potamilla linguicollaris (Day, 1961)						
ANN	Serpulidae	* Ditrupa gracillima (Grube, 1878)						
ANN	Serpulidae	* Serpula vermicularis vermicularis (Linnaeus, 1767)						
ANN	Serpulidae	* Vermiliopsis babylonia (sp. nov.)						
ANN	Spionidae	* Aonides oxycephala (Sars, 1862)						
ANN	Spionidae	* Laonice cirrata (Sars, 1851)						
ANN	Spionidae	* Laonice quadridentata (Blake & Kudenov, 1978)						
ANN	Spionidae	* Malacoceros indicus (Fauvel, 1928)						
ANN	Spionidae	* Prionospio cf. pinnata (Ehlers, 1901)						
ANN	Spionidae	* Prionospio ehlersi (Fauvel, 1928)						
ANN	Spionidae	* Prionospio steenstrupi (Malmgren, 1867)						
ANN	Spionidae	* Spio pacifica (Blake & Kudenov, 1978)						
ANN	Syllidae	* Syllis (Typosyllis) variegata (Grube, 1860)						
ANN	Terebellidae	Melinna sp (Malmgren, 1866)						
ANN	Terebellidae	* Thelepus ehremerbergi (Leuckart, 1849)						
ANN	Terebellidae	* Terrebrellides stroemi (Sars, 1835)						
ANN	Trophiocchaethidae	* Poecilochaetus serpens (Allen, 1904)						
CRU	Nannastacidae	Campilaspis sp (Sars, 1865)						
CRU	Portunidae	undet. Sp						
CRU	Processidae	Processa sp (Leach, 1815)						
CRU	Thalassinidae	Upogebia sp (Leach, 1814)						
CRU	Alpheidae	Alpheus sp (Fabricius, 1798)						
CRU	Ampeliscidae	Ampelisca sp (Kroyer, 1842)						
CRU	Anthuridae	Calathura sp (Nordman & Stebbing, 1886)						
CRU	Caprellidae	Phtisica sp (Slabber, 1749)						
CRU	Caridae	Ogyrides sp (Stebbing, 1914)						
CRU	Corophiidae	* Erichthonius brasiliensis (Dana, 1852)						
CRU	Corophiidae	Siphonocetes sp (Koyer, 1845)						
CRU	Goneplacidae	Xenopthalmodes moebi (Richters, 1880)						
CRU	Hippidae	Albunea sp (Weber, 1795)						
CRU	Isaidae	* Photis cf. longicaudata (Bate & Westwood, 1862)						
CRU	Gammaridae	undet. sp						
CRU	Lysiosquillidae	Lysosquilla sp						

ANNEXE 3 (SUITE)

Taxa	Family	Species	Stations						
			1	2	3	4	5	6	
BIV	Cardiidae	<i>Frigidocardium centumviratum</i> (Mellvill & Standen, 1899)							
BIV	Cuspidaridae	<i>Pseudonearea thaumasya</i> (Sturany, 1902)							
BIV	Lucinidae	<i>Pillucina neglecta</i> (Habe, 1960)							
BIV	Modiolidae	<i>Amygdalum soyoae</i> (Habe, 1958)							
BIV	Cardiidae	<i>Microcardium</i> sp							
BIV	Poromyiidae	<i>Poromya (tenuiconcha) soyoa</i> (Kira, 1952)							
BIV	Tellinidae	<i>Tellina</i> sp							
BIV	Veneridae	<i>Dosinia minor</i> (Deshaye, 1863)							
BIV	Veneridae	<i>Lioconcha philipinarum</i> (Hanley, 1844)							
BIV	Veneridae	<i>Timoclea concinna</i> (Viader, 1951)							
GAS	Actaeocinidae	<i>Cylichna collyra</i> (Melvill, 1906)							
GAS	Cerithiidae	<i>Cerithium</i> sp							
GAS	Nassaridae	<i>Cyllene concinna</i> (A.Adams, 1851)							
GAS	Nassaridae	<i>Nassarius novaehollandiae</i> (Reeve, 1845)							
GAS	Naticidae	<i>Naticarius</i> sp							
GAS	Terebridae	<i>Cancilla salisburyi</i> (Drivas & Jay, 1990)							
GAS	Terebridae	<i>Hastulla matheroniana</i> (Deshayes, 1859)							
GAS	Turitellidae	<i>Turitella auricincta</i> (Von Martens, 1875)							
CNI	Antipatharian	* <i>Antipathes</i> sp							
CNI	Actiniaria	undet. Sp							
CNI	Dendrophyllidae	<i>Heterocyathus aequicostatus</i> (Milne Edwards & Haime, 1848)							
CNI	Pennatulidae	* <i>Pennatula inflata</i> (Kükenthal, 1910)							
ECH	Amphiuridae	<i>Amphiura</i> sp							
ECH	Brissidae	* <i>Brissopsis luzonica</i> (Gray, 1851)							
ECH	Loveniidae	* <i>Lovenia elongata</i> (Gray, 1845)							
ECH	Goniasteridae	<i>Ogmaster capella</i> (Müller & Troschel, 1842)							
NEM	Anopla	<i>Baseodiscus</i> sp							
SCA	Siphonodentaliidae	<i>Polychides arnaudi</i> (Scarabino, 1995)							
SIP	Aspidosiphonidae	<i>Aspidosiphon (Aspidosiphon) müelleri</i> (Diesing, 1851)							
SIP	Golfingiidae	<i>Phascolion</i> sp. (Théel, 1875)							

3. **ANNEXE 4** : Données brutes relatives aux variables sédimentaires utilisées lors de l'analyse spatiale. Les fractions sédimentaires sont exprimées en %. Les taux de Matière Organique Totale (TOM) et de Carbone organique Total (TOC) sont exprimés en %. La taille moyenne des sédiments (Tm) est exprimée en Phi.

Sites	Stations	Depth (m)	Sediment grain size (in mm) according the Wenworth scale																		Tm (phi)	TOM (%)	TOC (%)	
			GL 4	GL 3.15	GR 2	GR 1.6	GR 1.25	STG 1	STG 0.8	STG 0.63	SG 0.5	SM 0.4	SM 0.315	SM 0.25	SF 0.2	SF 0.16	SF 0.125	STF 0.1	STF 0.08	STF 0.063				VA < 0.063
1	SP 1	20	0.00	0.01	0.02	0.00	0.02	0.02	0.08	0.16	0.67	1.49	3.64	9.35	7.08	9.01	24.46	2.02	11.05	4.15	26.78	3.310	1.01	0.27
	SP 2	50	0.03	0.02	0.02	0.01	0.03	0.03	0.13	0.08	0.21	0.35	1.30	2.63	2.34	3.17	15.47	2.76	18.73	10.16	42.55	3.866	1.22	0.26
	SP 3	80	0.00	0.07	0.04	0.08	0.11	0.05	0.35	0.16	0.73	3.35	0.99	2.25	1.74	2.16	11.83	2.10	19.50	9.84	44.64	3.866	2.75	0.28
	SP 4	100	1.30	0.28	1.44	1.57	2.37	1.99	7.87	2.78	5.37	4.08	4.25	3.63	1.88	2.03	5.11	0.86	7.50	6.73	38.97	2.864	2.62	0.28
	SP 5	120	0.33	0.27	3.53	3.08	5.47	4.57	13.49	2.88	5.67	4.99	2.29	2.86	1.47	1.40	3.50	0.66	4.22	3.76	35.44	2.423	3.72	0.23
2	LP 1	20	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.01	0.20	0.17	1.32	2.35	4.19	14.18	9.96	12.29	26.72	1.47	7.10	0.92	19.10	3.371	0.84	0.33
	LP 2	50	0.00	0.01	0.00	0.01	0.01	0.02	0.06	0.05	0.36	1.02	0.95	3.21	3.80	6.66	31.32	3.39	16.74	3.56	28.83	3.475	1.47	0.27
	LP 3	80	0.00	0.00	0.01	0.00	0.02	0.03	0.17	0.23	0.89	1.62	0.98	2.78	2.22	4.18	25.30	3.73	26.71	4.37	26.76	3.750	4.58	0.27
	LP 4	100	0.22	0.41	1.29	0.66	0.64	0.71	1.57	0.92	2.70	4.26	2.33	3.77	2.43	3.07	16.16	2.72	15.99	5.18	34.96	3.421	7.47	0.25
3	SM 1	20	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.23	0.28	0.49	1.90	1.98	5.28	4.78	8.15	29.33	3.16	19.98	2.40	22.05	3.417	0.83	0.18
	SM 2	50	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.02	0.08	0.04	0.26	0.43	0.75	2.95	4.83	10.10	40.15	2.59	11.34	1.72	24.75	3.419	1.16	0.18
	SM 3	80	0.00	0.00	0.04	0.03	0.07	0.06	0.36	0.10	0.64	2.08	1.22	3.38	2.72	4.06	26.43	2.12	16.38	5.87	34.44	3.531	2.30	0.41
	SM 4	100	0.44	0.61	2.18	1.52	2.32	1.68	6.56	2.87	6.76	7.73	4.50	5.97	2.59	2.38	11.26	1.92	10.31	2.80	25.58	2.754	5.99	0.19
	SM 5	120	0.00	0.03	0.27	0.29	0.34	0.26	1.20	0.81	1.16	1.76	1.86	3.16	2.72	3.22	22.16	2.04	16.30	6.42	36.02	3.638	3.01	0.41
4	BR 1	20	0.00	0.00	0.00	0.04	0.03	0.39	0.51	1.22	1.66	1.69	4.20	3.46	5.93	30.47	3.58	20.93	2.54	23.33	1.00	0.041	0.16	3.53
	BR 2	50	0.00	0.01	0.01	0.01	0.02	0.03	0.09	0.10	0.23	0.32	0.64	1.17	1.32	1.89	13.65	2.78	22.87	10.72	43.71	3.863	1.71	0.47
	BR 3	80	0.00	0.00	0.02	0.00	0.02	0.02	0.13	0.34	0.61	1.76	0.25	0.56	0.63	1.20	8.85	1.64	23.35	13.73	46.66	4.031	2.31	0.38
	BR 4	100	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.06	0.24	0.37	0.62	1.03	0.83	1.22	8.95	2.12	22.20	14.42	47.92	4.082	2.37	0.45
	BR 5	120	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.09	0.03	0.05	0.05	0.44	1.14	0.94	1.79	7.92	1.93	21.63	12.75	51.15	4.143	2.28	0.40
	BR 6	140	0.00	0.00	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.05	0.11	0.17	0.70	1.45	1.35	1.98	10.05	2.20	21.89	12.21	47.79	3.975	2.14	0.42
	BR 7*	160	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.10	0.00	0.00	1.60	0.00	12.50	1.90	23.20	13.20	47.50	0.041	1.90	0.29
	BR 8*	190	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.20	0.00	0.30	0.00	0.00	2.00	0.00	8.90	1.40	20.10	10.30	56.80	0.056	2.40	0.25
5	SA 1	20	0.00	0.00	0.10	0.22	0.52	0.76	5.53	3.66	12.17	18.41	18.56	14.80	2.21	1.29	0.93	0.04	0.18	0.02	20.59	2.401	0.72	0.11
	SA 2	50	0.00	0.00	0.03	0.07	0.06	0.04	0.17	0.11	0.29	0.53	1.57	4.46	3.78	5.52	20.27	3.50	17.62	8.10	33.77	3.695	1.80	0.42
	SA 3	80	0.00	0.00	0.05	0.13	0.31	0.19	0.72	0.38	1.78	2.94	1.80	3.88	2.83	3.70	11.91	2.16	13.01	7.87	46.33	3.749	2.53	0.63
	SA 4	100	0.00	0.00	0.03	0.01	0.04	0.04	0.28	0.15	0.15	0.26	0.77	2.98	2.65	5.12	17.48	2.84	19.23	10.51	37.42	3.750	1.58	0.32
	SA 5	120	0.00	0.07	0.41	0.17	0.27	0.17	1.31	1.38	2.35	3.43	3.17	8.09	4.52	4.57	10.62	2.54	12.87	7.27	35.95	3.421	1.58	0.32
6	BF 1	20	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.03	0.26	0.26	1.09	1.99	3.56	8.37	4.40	6.37	26.93	4.16	19.45	3.23	19.86	3.417	0.79	0.28
	BF 2	50	0.00	0.00	0.03	0.04	0.06	0.07	0.67	0.61	1.21	1.87	2.27	5.73	4.05	6.47	30.56	2.81	12.31	3.08	28.13	3.310	1.20	0.50
	BF 3	80	0.00	0.03	0.08	0.04	0.07	0.07	0.33	0.51	0.82	1.37	0.52	0.83	0.56	0.80	4.24	1.47	14.07	13.78	60.41	4.468	4.15	1.35
	BF 4	100	0.00	0.01	0.02	0.03	0.04	0.07	0.16	0.40	0.73	1.09	0.47	1.05	0.77	1.15	7.32	1.56	18.71	12.38	54.04	4.468	3.63	1.24

4. ANNEXE 5 : Liste des espèces utilisées dans les AFC interclasses et codes correspondant aux figures 35, 36 et 37

Taxons	Genre / espèce	Code AFC	Taxons	Genre / espèce	Code AFC	Taxons	Genre / espèce	Code AFC	Taxons	Genre / espèce	Code AFC
ANN	Ampharete acutifrons	Amph acu	ANN	Idanthyrsus pennatus	Idanth pen	BIV	Tellina (tellinella) crucigera	Telli cru	CRU	Apsedes sp1	Apsou sp1
ANN	Ampharete sp.	Amph sp.	ANN	Amphiglena cf. mediteranea	Amphi med	BIV	Tellina (Tellinella) asperina	Telli asp	ECH	Amphiura sp1	Amph sp1
ANN	Amphicteis gunneri	Amph gun	ANN	Branchiomma nigromaculata	Branc nigr	BIV	Tellina sp1	Telli sp1	ECH	Amphiurid sp2	Amph sp2
ANN	Samytha sp1	Samyt sp1	ANN	Branchiomma sp1	Branc sp1	BIV	Tellina sp4	Telli sp4	ECH	Amphiurid sp3	Amph sp3
ANN	Samytheta affinis	Samyth aff	ANN	Chone filicaudata	Chon filic	BIV	Callista costata	Calli cost	ECH	Brissopsis luzonica	Briss luz
ANN	Chloeia fusca	Chloe fus	ANN	Euchone rosea	Euch ros	BIV	Dosinia minor	Dosi min	ECH	Brissus latecarinatus	Bris late
ANN	Chloeia inermis	Chloe ine	ANN	Potamilla retiformis	Potam retif	BIV	Gouldia sp	Goul sp	ECH	Trachytone sp.	Trach sp.
ANN	Eurythoe parvecarunculata	Eury parv	ANN	Potamilla linguicollaris	Potam ling	BIV	Lioconcha philipinarum	Lioc phil	ECH	Lovenia elongata	Love elo
ANN	Harmothoe gilchristi	Harm gil	ANN	Sabella fusca	Sabe fus	BIV	Timoclea concinna	Timoc con	ECH	Cheraster cf. reunionensis	Cher reu
ANN	Harmothoe lunulata	Harm lun	ANN	Sabella gracillima	Ditru grac	BIV	Veneridea indet sp2	Vene sp2	ECH	Echinodiscus bisperforatus	Echi bis
ANN	Lepidonotus purpureus	Lepido purp	ANN	Placostegus sp.	Placo sp.	CNI	Actiniaire sp1	Acti sp1	ECH	Maretia planulata	Mare pla
ANN	Pareulepsis gayi	Pareu ga	ANN	Serpula vermicularis	Serp verm	CNI	Actiniaire sp2	Acti sp2	ECH	Metalia spatangus	Met spat
ANN	Sigalion mathildae	Sigal math	ANN	Vermiliopsis babylonica	Verm bab	CNI	Antipathes sp1	Anti sp1	ECH	Ognaster capella	Ogna cap
ANN	Sthenelais boa	Sthen boa	ANN	Aonides oxycephala	Aoni oxy	CNI	Dendronephthya indet sp1	Deno sp1	GAS	Actaeocina conspicua	Acta con
ANN	Sthenelais limicola	Sthen lim	ANN	Laonice quadridentata	Laon quad	CNI	Heterocyathus aequicostatus	Hetero aequi	GAS	Cylichna collyra	Cyli col
ANN	Dasybranchus caducus	Dasy cad	ANN	Malacoceros indicus	Malac ind	CNI	Pennatula inflata	Penn inf	GAS	Cancilla salisburyi	Canci sal
ANN	Notomastus sp1	Notom sp1	ANN	Malacoceros sp2	Malac sp2	CNI	Pteroides isosceles	Pter iso	GAS	Vexillum filistriatum	Vexil fil
ANN	Notomastus sp2	Notom sp2	ANN	Polydora sp.	Polyd sp.	CNI	Virgularia sp	Virg sp	GAS	Cyllene concinna	Cycl con
ANN	Notomastus sp3	Notom sp3	ANN	Prionospio queenslandica	Prion queen	CRU	Alpheus sp	Alph sp1	GAS	Nassarius novaehollandiae	Nass nova
ANN	Spiochaetopterus costarum	Spioch cos	ANN	Prionospio ehlersi	Prion ehl	CRU	Ampelisca sp2	Amp sp2	GAS	Natica sp1	Natic sp1
ANN	Cirratulus africanus	Cirra afri	ANN	Prionospio steenstrupi	Prion stee	CRU	Calathura sp1	Cala sp1	GAS	Oliva ornata	Oliv orna
ANN	Tharyx cf. marioni	Thar mar	ANN	Scolecopsis cf. victoriensis	Scole vict	CRU	Leptochelia sp2	Lepto sp2	GAS	Philine aperta	Phil ape
ANN	Cossura coasta	Coss coa	ANN	Scolecopsis lefebvrei	Scole lef	CRU	Phtisica sp1	Phtis sp1	GAS	Pyrene sp1	Pyre sp1
ANN	Diopatra cuprea cuprea	Diop cup	ANN	Scolecopsis viridis	Scole vir	CRU	Siphonocetes sp	Siphon sp	GAS	Hastulla matheroniana	Hast mat
ANN	Lumbrineris sp1	Lumbr sp1	ANN	Spio pacifica	Spio paci	CRU	Gammaridae indet 114	Gam114	GAS	Turritella auricincta	Turite auri
ANN	Lumbrineris sp2	Lumbr sp2	ANN	Syllis (Haplosyllis) spongicola	Syll spon	CRU	Xenophthalmodes morsei	Xenoph mor	NEM	Némerte sp3	Nem sp3
ANN	Oenone fulgida	Oeno fulg	ANN	Syllis (Syllis) gracilis	Syll grac	CRU	Albunea sp1	Albu sp1	NEM	Némerte sp1	Nem sp1
ANN	Onuphis (Nothria) conchylega	Onup con	ANN	Syllis (Typosyllis) variegata	Syll vari	CRU	Hippolyte sp1	Hippo sp1	NEM	Némertien sp2	Nem sp2
ANN	Glycera prashadi	Glycer pras	ANN	Syllis sp3	Syll sp3	CRU	Gammaropsis sp	Gammaro sp	SCA	Polychides araudi	Poly arn
ANN	Glycera tessellata	Glycer tes	ANN	Pista brevibranchia	Pist bre	CRU	Photis sp1	Phot sp1	SCA	Antalis guilleri	Anta guil
ANN	Goniada emerita	Gonia emer	ANN	Pista sp1	Pista sp1	CRU	Myra sp1	Myra sp1	SIP	Aspidosiphon mülleri	Aspid müel
ANN	Magelona cf. americana	Magel amer	ANN	Polycoccus cf. coccineus	Polyc coc	CRU	Randallia speciosa	Rand spec	SIP	Phascolion sp1	Phas sp1
ANN	Magelona cincta	Magel cinc	ANN	Streblosoma sp	Streb sp.	CRU	Leucothoe sp1	Leuco sp1	SIP	Golfingidae sp1	Golf sp1
ANN	Magelona papillicornis	Magel papi	ANN	Terrebella ehremerbergi	Tere ehr	CRU	Campilaspis sp	Camp sp	SIP	Golfingidae sp2	Golf sp2
ANN	Euclymene sp.	Euclym sp.	ANN	Terrebellides stroemi	Tere stro	CRU	Paguridae sp1	Paguridae sp1	VAR	Turbellarié indet sp1	Plath sp1
ANN	Nephtys Aglaophamus dibranci	Nepht dib	ANN	Thelepus setosus	Thele set	CRU	Portunidae indet 4	Portu sp4	VAR	Achelia sp.	Ach sp.
ANN	Nereis (Nereis) sp.	Ner sp.	ANN	Poecilochaetus serpens	Poeci serp	CRU	Processa sp1	Proce sp1	VAR	Anoplodactylus sp	Anoplo sp
ANN	Scolaricia sp	Scola sp	BIV	Frigidocardium centumviratum	Frig cent	CRU	Upogebia sp1	Upog sp1			
ANN	Scoloplos madagascariensis	Scolo mada	BIV	Microcardium sp1	Microca sp1	CRU	Upogebia sp2 (tet pointue)	Upog sp2			
ANN	Myriochele cf. picta	Myrio pict	BIV	Anachlamys sp1	Anachl sp1	CRU	Amphi indet BR 96.1	Amphi 96.1			
ANN	Owenidae undet sp2	Owen sp2	BIV	Corbula persica	Corb per	CRU	Amphi 116	Amphi 116			
ANN	Owenidae undet sp3	Owen sp3	BIV	Pseudonearea thomasya	Pseud thom	CRU	Amphi indet BR 96.10	Amphi 96.10			
ANN	Paralacydonia paradoxa	Paral par	BIV	Pillucina hawaiiensis	Pilluc haw	CRU	Amphi indet BR 96.11	Amphi 96.11			
ANN	Paraonis gracilis gracilis	Parao grac	BIV	Pillucina neglecta	Pilluc neg	CRU	Amphi indet BR 96.12	Amphi 96.12			
ANN	Phyllodoce (anaetides) longipes	Phyll long	BIV	Amygdalum soyoae	Amyg soy	CRU	Amphi indet BR96.2	Amphi BR96.2			
ANN	Phyllodoce castanea	Phyll cast	BIV	Pinna muricata	Pinna muricata	CRU	Amphi indet BR 96.4	Amphi 96.4			
ANN	Phyllodoce fristedti	Phyll fris	BIV	Poromya (tenuiconcha) soyoa	Poro soy	CRU	Amphi indet BR 96.5	Amphi 96.5			
ANN	Phyllodoce malmgreni	Phyll malm	BIV	Poromyidae indet	Poro indet	CRU	Amphi indet BR 96.7	Amphi 96.7			
ANN	Ancistrosyllis parva	Ancis par	BIV	Pteria sp. (juv.)	Pter sp.	CRU	Erichthonius brasiliensis	Erich bras			

ANNEXE 6: Liste des espèces collectées sur les sites de Bois Rouge et de Beaufonds. L'assignation des espèces aux différents groupes écologiques (1 to 5; EG I à EG V dans le texte) est basée sur la liste AZTI, qui a été adaptée à cette étude. POL: polychètes; BIV: bivalves; CNI: cnidaires; CRU: crustacés; ECH: échinodermes GAS: gastéropodes, NEM: némertiens; SCA: scaphopodes, SIP: siphoncles; N.A: pas d'assignation. En gras: espèces caractérisées par une assignation spécifique, modifiée par rapport à la liste initiale.

Class or Phyla	Species	Sensitivity group Borja et al (2000)	group used for this study	Class or Phyla	Species	Sensitivity group Borja et al (2000)	group used for this study
POL	Phyllodoce malmgreni	2 (for all Genus)	2	CRU	Apseudes sp1	3 (for the genus)	3
POL	Pista brevibranchia	2	1	CRU	Calathura sp1	2 (for Tanaidacea)	2
POL	Placostegus sp.	1 (for Serpulidae)	1	CRU	Campylaspis sp	0	0
POL	Poecilochaetus serpens	1	1	CRU	Erichthonius cf. brasiliensis	1	1
POL	Polydora sp1	4	4	CRU	Erichthonius sp.	1	1
POL	Potamilla linguicollaris	2	2	CRU	Portunidae undet (sp1)	0 (Portunidae)	0
POL	Potamilla reniformis	2	2	CRU	Portunidae undet (sp2)	0 (Portunidae)	0
POL	Prionospio cf. pinnata	4	4	CRU	Gammaridae undet 1 14	1 (for Gammaridae)	1
POL	Prionospio ehlersi	4	4	CRU	Gammaridae undet 2	1 (for Gammaridae)	1
POL	Prionospio steenstrupi	4	4	CRU	Gammaropsis sp1	1	1
POL	Eurythoe parvecarunculata	1 (for Euphosine sp.)	1	CRU	Hippolytidae undet (sp1)	1	1
POL	Samytha sp1	1 (for all Genus)	1	CRU	Leptochelia sp2	3	3
POL	Samytha sp2	1 (for all Genus)	1	CRU	Lysosquilla sp	N.A	N.A
POL	Samythella affinis	2 (for S. vanellii)	2	CRU	Myra sp1	N.A	N.A
POL	Scolaricia Sp	1	1	CRU	Ogyrides sp	N.A	1
POL	Scolecopsis cf. lefebvrei	3	3	CRU	Paguridae undet sp1	1 (for Pagurus sp)	1
POL	Scolecopsis cf. victoriensis	3	3	CRU	Photis cf. longicaudata	1	1
POL	Scolecopsis sp1	3	3	CRU	Phtisica sp	1	1
POL	Scoloplos madagascariensis	1 (for all Genus)	1	CRU	Processa sp1	1	1
POL	Scoloplos armiger	1	1	CRU	Siphonocetes sp1	1	1
POL	Sigalion cf. capense	2 (for all Genus)	2	CRU	Upogebia sp1	1	1
POL	Sigalion mathildae	2	2	CRU	Xenophthalmodes morsei	N.A	2
POL	Serpula vermicularis	1	1	ECH	Amphiruridae undet sp2	2 (for Amphiruridae)	2
POL	Spio pacifica	3 (for all Genus)	3	ECH	Amphirura sp1	2 (for Amphiruridae)	2
POL	Spiochaetopterus costarum	3	3	ECH	Cheraster reunionensis	N.A	1
POL	Sternaspis scutata	3	3	ECH	Brissus latecarinatus	1 (for the Brissopsis sp)	N.A
POL	Sthenelais boa	2	2	ECH	Eucidaris sp	N.A	N.A
POL	Sthenelais limicola	2	2	ECH	Maretia planulata	1 (for the Echinocardium sp)	1
POL	Syllis gracilis	2 (for all Genus)	2	ECH	Brissopsis luzonica	1 (for the Brissopsis sp)	1
POL	Syllis variegata	2 (for all Genus)	2	ECH	Lovenia elongata	N.A	3
POL	Terebella ehremerbergi	1	1	GAS	Acteocina conspicua	1	1
POL	Terrellidides stroemi	1	1	GAS	Cancilla salisburyi	N.A	1
BIV	Amygdalum soyoae	3 (for Musculista sp)	3	GAS	Cerithium sp1	N.A	1
BIV	Anachlamys sp1	1 (for Chlamys sp.)	1	GAS	Cyllichna collyra	2 (for Cyllichna sp)	2
BIV	Microcardium sp	3 (for all Cardiidae)	3	GAS	Doridien undet	1 (for Dorididae)	1
BIV	Cardium sp1	3 (for all Cardiidae)	3	GAS	Eulimidae undet.	N.A	N.A
BIV	Callista impar	1 (for Callista chione)	1	GAS	Hastulla matheroniana	N.A	1
BIV	Corbula persica	4 (for C. gibba)	4	GAS	Heliacus sp1	N.A	1
BIV	Dosinia minor	1 (for all genus)	1	GAS	Nassarius novaehollandiae	2 (for Nassarius sp)	2
BIV	Frigidocardium centumiliratum	3 (for Cardiidae)	3	GAS	Natica sp1	2	2
BIV	Lioconcha philippinarum	1 (for all Veneridae)	1	GAS	Naticarius sp1	2	2
BIV	Microcardium sp1	3 (for Cardiidae)	3	GAS	Oliva ornata	N.A	1
BIV	Pillucina neglecta	1 (for Lucinidae)	1	GAS	Philine aperta	2	2
BIV	Poromya soyoa	N.A	2	GAS	Pyrene sp1	N.A	1
BIV	Pseudonearea thomasya	1 (for Cuspidaridae)	1	GAS	Cyllene concinna	N.A	1
BIV	Tellina sp1	1 (for all Family)	1	GAS	Pyramidella terebellum	N.A	1
BIV	Tellina sp3	1 (for all Family)	1	GAS	Terebra laevigata	N.A	2
BIV	Timoclea concinna	1 (for T. ovata)	1	GAS	Pyramidella terebellum	N.A	1
BIV	Corbula persica	N.A	2	GAS	Turitella auricincta	1 (for Turitella sp)	1
BIV	Venus torcumia	1 (for Venus sp)	2	GAS	Vexillum filistriatum	N.A	1
CNI	Actiniaria sp1	2 (for all Actiniaria)	2	NEM	Baseodiscus sp	3 (for Nemertea)	3
CNI	Actiniaria sp2	2 (for all Actiniaria)	1	NEM	Nemertea sp2	3 (for Nemertea)	3
CNI	Antipathaire undet	N.A	2	NEM	Nemertea sp3	3 (for Nemertea)	3
CNI	Heterocyathus aequicostatus	2 (for Anthozoa)	1	SCA	Antalis guillieri	1 (for Antalis sp)	1
CNI	Pennatulina inflata	1	1	SCA	Polychides arnaudi	1 (for Dentalium sp)	1
CRU	Albunea sp1	N.A	1	SIP	Aspidosiphon cf. muelleri	1	1
CRU	Alpheidae sp1	2	1	SIP	Phascollon sp1	1 (for Golfingidae)	1
CRU	Ampelisca sp2	1 (for the genus)	N.A	SIP	Phascollon sp2	1 (for Golfingidae)	1
CRU	Amphipoda undet	N.A	N.A	PYC	Anoplodactylus sp1	2 (for A. pygmaeus)	2
CRU	Amphipoda undet (sp2)	N.A	N.A	OST	Muraenidae	N.A	1
CRU	Amphipoda undet (sp3)	N.A	N.A	PHO	Phoronida undet	2 (for Phoronis sp)	2
CRU	Portunidae undet (sp3)	1 (Portunidae)	2	PLA	Platheminthe undet sp1	2 for Plathelminthes	2

Résumé

La Réunion est une île volcanique jeune des Mascareignes. Son plateau continental est étroit et les habitats souvent constitués par des fonds sédimentaires répartis sur une grande partie du littoral abritent des communautés diversifiées de macrofaune. L'anthropisation croissante ces 20 dernières années est source de différentes pollutions. Les zones côtières non-récifales et le benthos des substrats meubles sont peu connus. La structure de ces communautés est décrite essentiellement pour le nord et l'est de l'île et détermine les modalités de leur fonctionnement, notamment en réponse aux perturbations. Un premier inventaire des espèces benthiques trouvées entre 20 et plus de 140 m de profondeur a été réalisé. L'étude de la macrofaune et des principales variables environnementales a mis en évidence le rôle déterminant de la bathymétrie. La granulométrie des sédiments et l'hydrodynamisme sont importants, notamment en zone littorale, où le macrobenthos est soumis aux perturbations naturelles (cyclones et dépressions) et anthropiques. La réponse du macrobenthos à des perturbations dues à des activités industrielles a été suivie pendant plusieurs années sur deux secteurs de l'est de l'île où les rejets en mer se font différemment. Elle s'est traduite par un impact croissant des rejets sur le milieu, et une réponse de la macrofaune selon un schéma-type de succession secondaire de communautés, impliquant des espèces originales bio-indicatrices de perturbation, les polychètes Eunicidae *Diopatra cuprea*, des Spionidae et des Capitellidae. Un outil de diagnostic de la santé de ces écosystèmes côtiers tropicaux a été adapté au contexte local ; il est basé sur le calcul d'un indice biotique intégrateur de la qualité de milieu prenant en considération toute la communauté benthique. Il répond aux exigences de la Directive Européenne Cadre sur l'Eau. La macrofaune sédimentaire constitue donc un outil pertinent, complémentaire pour ces analyses, tant en terme de biodiversité, que de suivi des pollutions, et s'intègre dans les stratégies de gestion intégrée des littoraux tropicaux insulaires.

Mots-clés : communautés macrobenthiques, perturbations, biodiversité, La Réunion, tropical, indices biotiques, DCE, gestion intégrée

THE SOFT BOTTOM MACROBENTHIC COMMUNITIES FROM TROPICAL NON REEFAL AREA : DIVERSITY AND RESPONSE TO MARINE ENVIRONMENTAL CHANGES AT REUNION ISLAND (INDIAN OCEAN)

Abstract

Reunion Island is a young volcanic tropical island from Mascareignes. Its continental shelf is narrow and its habitats are often constituted by soft bottoms expanding throughout the coast where a diverse macrobenthic communities live. Since twenty years, anthropogenic activities arise involving diverse pollution sources. Little is known on soft bottom non-reefal coastal areas. Composition of these benthic communities was studied essentially for the North and the East of the Island and revealed how these communities responded to disturbance. A first inventory of benthic species mainly living from 20 to 140 meters deep was made. The main role of bathymetry on the macrofauna was shown during the study in addition to others environmental factors. Granulometry and hydrodynamism are important in coastal areas where macrofauna is submitted to both natural (hurricane, tropical storms) and anthropogenic disturbances. Monitoring of the macrobenthic fauna within two sectors located on the East coast and where discharges into the ocean use different pathways, was recorded for several years in response to the increasing impact of industrial activities. Results have highlighted a response of the macrofauna to disturbances following a typical model of secondary succession of communities, involving the establishment of original bioindicators species such as Eunicidae polychaeta *Diopatra cuprea*, Spionidae and Capitellidae. A useful tool to establish the ecological quality status of coastal soft bottoms has been adjusted to the local ecosystems. It is based on the computation of an integrated biotic index taking into account, both the quality of the studied area, and the whole benthic community. This tool will probably prove worthwhile in the scope of the EU Water Framework Directive. In conclusion, macrobenthic community seems to be a good tool for the integrated coastal zone management of tropical areas as well as in terms of marine biodiversity or anthropogenic disturbances management.

Key-words: macrobenthic communities, disturbance, biodiversity, Reunion island, tropical, biotic index, WFD, integrated management