

Université de Lille 1 - Sciences et Technologies
Ecole Doctorale
Sciences de la Matière, du Rayonnement et de l' Environnement

THÈSE
présentée par

Céline ROLET

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L' UNIVERSITÉ DE LILLE 1

Discipline: Géosciences, Écologie, Paléontologie, Océanographie

**Les communautés macrozoobenthiques des sédiments meubles
intertidaux du littoral Nord - Pas-de-Calais:
Structure, relations avec les limicoles hivernants
et enjeux de conservation**

Présentée le 11 juin 2015 à Wimereux devant un jury composé de:

Jean-Claude DAUVIN , Professeur, Université de Caen-Basse Normandie	Rapporteur
Jérôme FOURNIER , Chargé de Recherche CNRS, MNHN Dinard	Rapporteur
Grégory BEAUGRAND , Directeur de Recherche CNRS, Université de Lille 1	Examineur
Dominique DAVOULT , Professeur, Université Pierre et Marie Curie Paris VI	Examineur
Laurent GODET , Chargé de Recherche CNRS, Université de Nantes	Examineur
Alain LEPRÊTRE , Professeur, Université de Lille 1	Examineur
Christophe LUCZAK , Maître de Conférences, Université d'Artois	Directeur de thèse
Nicolas SPILMONT , Maître de Conférences, Université de Lille 1	Co-Directeur de thèse



Les communautés macrozoobenthiques des sédiments meubles intertidaux du littoral Nord – Pas-de-Calais : Structure, relations avec les limicoles hivernants et enjeux de conservation

Cette thèse a été financée par la Région Nord – Pas-de-Calais et la Fondation pour la Recherche sur la biodiversité (FRB) et s'insère dans le projet MACROFONE (FRB 2012-2015) « Les communautés **MACRO**zoobenthiques des sédiments meubles intertidaux du Nord - Pas-de-Calais : structure et **FON**ctionnement Ecologiques, relations avec l'avifaune hivernante » en partenariat avec Eden 62 et le Conservatoire Faunistique Régional (CFR).



Cette thèse a été préparée au sein du Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences UMR LOG CNRS 8187 à la Station marine de Wimereux (Université de Lille 1 – Sciences et Technologies).



Résumé : Les zones intertidales meubles sont reconnues comme des écosystèmes d'interface majeurs, procurant un habitat transitoire et/ou permanent pour la reproduction, l'alimentation et la migration de nombreuses espèces. Cependant, dans le contexte d'une anthropisation croissante des zones littorales, ces zones d'interface sont aujourd'hui menacées. Il apparaît donc primordial d'étudier leur biodiversité et leur fonctionnement écologique afin de mettre en place des mesures de gestion et de conservation efficaces. Pour répondre à cette problématique, les relations entre la macrofaune benthique (proies) et les oiseaux limicoles (parmi leurs principaux prédateurs) ont été étudiées à l'échelle du littoral Nord – Pas-de-Calais. Les principales questions de ce travail étaient : (1) Quelles sont les communautés macrobenthiques présentes dans ces zones intertidales ? (2) Quelles sont leurs relations avec les limicoles hivernants dans un cadre spatial ? (3) De potentiels forçages anthropiques affectent-ils ces deux compartiments (i.e. benthique et/ou avifaune) ? Ce travail de thèse a permis de caractériser la diversité, l'abondance, la biomasse et la distribution spatiale des communautés macrobenthiques des sédiments meubles intertidaux selon la classification d'habitats EUNIS et d'étudier les relations (approche fonctionnelle) entre ces communautés et leurs prédateurs principaux, les limicoles, en période hivernale. Des sites d'importance écologique ont pu être mis en évidence et doivent être ciblés en priorité pour la mise en place de mesures de gestion et de conservation à l'échelle régionale.

Mots-clés : communautés macrozoobenthiques, plages, estuaires, cartographie, limicoles hivernants, conservation, Nord – Pas-de-Calais

Abstract: Soft intertidal areas are recognized as major interface ecosystems providing permanent or transitory habitat for reproduction, feeding and migration of many species. However, in the context of increasing human impact on coastal areas, beaches and estuaries are highly threatened. Studying their biodiversity and ecological functioning is therefore required to implement effective management and conservation strategies. As a contribution to achieve this goal, the relationship between benthic macrofauna (preys) and shorebirds (among their most important predators) were studied at the scale of Northern France. The main questions of this study were: (1) What are the macrobenthic communities found in soft intertidal areas (beaches and estuaries)? (2) What are their relationships with wintering shorebirds in a spatial context? (3) Do human forcings potentially affect these two biological compartments (i.e. benthic communities and shorebirds)? This work enabled, in a first step, the characterization of macrozoobenthic communities located in soft intertidal areas (diversity, abundance, biomass and spatial distribution) according to the EUNIS habitat classification. The relationship (functional approach) between these communities and their major predators (shorebirds) in winter has been investigated in a second step. Ecologically important sites have been identified and should be targeted as a priority for the implementation of management and conservation strategies at the regional scale.

Keywords: macrozoobenthic communities, beaches, estuaries, mapping, wintering shorebirds, Northern France

Remerciements

Au moment de conclure ces trois années de thèse, ce mémoire est l'occasion de remercier chaleureusement toutes les personnes qui m'ont soutenue, que ce soit avant ou pendant cette grande aventure.

Je commencerais tout d'abord par remercier mon directeur de thèse, le Dr. Christophe Luczak, initiateur de ce projet de thèse. Merci d'avoir relevé le « défi » !! Tu as su trouver un sujet à la hauteur de mes espérances mais également un financement, chose difficile à obtenir de nos jours ! Parce que oui, trouver une thèse trois ans après mon Master 2 n'était pas chose évidente. Je te serai donc toujours reconnaissante d'avoir cru en moi. Je te remercie également pour ton encadrement, ton soutien, nos longues discussions qu'elles soient professionnelles ou personnelles et pour m'avoir fait partager tes connaissances en écologie marine et autres domaines scientifiques ! Je ne rentrerai pas dans les détails de la complexité... Merci également de m'avoir fait découvrir pendant de longues heures dans le labo de la très bonne musique mais aussi les plus grands succès de « Patrick Juvet » !

Un énorme merci au Dr. Nicolas Spilmont, mon second directeur et compatriote thiérachien. Au cours de ces 3 années, voire plus si l'on remonte à mes années Licence et Master où tu étais le jeune MCF fraîchement recruté, tu m'auras fait découvrir différentes facettes, non pas de ta personnalité, mais plutôt de ta « pilosité » (allez tu ne m'en voudras pas) ! Merci pour ton encadrement, tes conseils, les corrections dans la langue de Shakespeare, ta disponibilité à tout moment de la journée et pour nos échanges sur la thèse mais aussi sur la pluie et le beau temps.

Je remercie également le Pr. Alain Leprêtre d'avoir accepté d'être mon directeur de thèse la première année, avant que mes chefs actuels n'aient passé avec brio leur HDR, et je le remercie aujourd'hui d'avoir accepté de faire partie de mon jury en tant qu'examineur.

Toute ma reconnaissance va également au Pr. Jean-Claude Dauvin. En 2009, vous m'avez retenue pour réaliser un stage de Master 2 à vos côtés. A partir de ce jour, je n'ai plus quitté la loupe binoculaire ! Vous avez été le premier à me former à la détermination de la faune benthique et à me passionner pour ce groupe faunistique. Merci de m'avoir refait confiance quelques mois plus tard lors de différents contrats réalisés à la Station Marine de Wimereux. Puis, vous êtes reparti dans votre région de prédilection sans pour autant laisser vos étudiants, prenant régulièrement de leurs nouvelles. Aujourd'hui, je vous remercie d'avoir accepté de juger mon travail de thèse en tant que rapporteur.

Ma gratitude va également envers les quatre autres personnes qui ont accepté de prendre de leur temps pour juger mon travail : les Dr. Jérôme Fournier, Laurent Godet et Grégory Beaugrand, et le Pr. Dominique Davoult.

Ce travail de thèse n'aurait pu avoir lieu sans un financement. Je remercie donc la région Nord – Pas-de-Calais et la Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité mais également les différentes structures avec lesquelles j'ai pu collaborer : le Conservatoire Faunistique Régional (CFR), Eden 62, le Groupe Ornithologique du Nord – Pas-de-Calais (GON) et plus particulièrement Alain Ward et tous les ornithologues de la région qui ont effectué de 1988 à nos jours les dénombrements de limicoles à la mi-janvier.

Je remercie François Schmitt, directeur du Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences ainsi que Sébastien Lefebvre et Lionel Denis, tous deux directeurs de la Station Marine, pour leur accueil au sein de leurs structures.

Jean-Marie, un énorme merci pour ton aide précieuse lors de doutes quant à l'identification de certains spécimens, pour ta bonne humeur, ta gentillesse et les moments de zénitude dans le labo avec ta musique classique. Merci aussi de m'avoir formée à l'identification avant de commencer ma thèse lors de différents contrats et d'être venu me chercher pour me montrer les spécimens « rares ». Je te souhaite une belle et heureuse retraite. Juste un regret : ne pas avoir pu reprendre ta place pour perpétuer tout ce que tu as apporté à la taxonomie régionale ! J'espère que d'autres chercheurs reprendront le flambeau.

Un travail sur le benthos intertidal nécessite beaucoup d'heures sur le terrain, parfois même dans des conditions météorologiques tumultueuses ! Pour ceux qui connaissent le Nord – Pas-de-Calais, je ne vous fais pas de dessin ! Je remercie donc toutes les personnes qui ont participé aux sorties terrains en 2012 bravant le froid, le brouillard, la pluie mais aussi la vase : Christophe, Nicolas, Eric, Jean-Marie, Dominique, Virginie, Katia, Michel, Thierry, Mik, Gaspard, Fabien, Muriel, Sandrine mais aussi les stagiaires venus prêter main forte : Juliette, Thomas et Guillaume. Merci de votre aide précieuse, pour votre bonne humeur et pour nos parties de rigolade. Je ne reviendrai pas sur cette fameuse histoire de carottier que je n'arrivais pas à enfoncer dans le sédiment lors de notre première sortie terrain... En voyant les sourires de mes chefs, j'ai compris que je faisais une grave erreur... Que m'a-t-il pris de faire ça devant eux ? J'étais partie pour me faire charrier pendant un petit moment ! Une mention spéciale à ma petite Virginie, enfoncée dans la vase avec le tamis, et qui, entraînée par les vagues, s'est retrouvée les fesses dans l'eau : « Eh j'ai sauvé l'échantillon, rien n'est sorti du tamis ! », oui mais dans le doute on va le refaire... Ma pauvre je t'en aurai fait voir avec mes sorties. Un grand merci à toi, ma copine, qui maîtrise mieux que personne « Monica » après avoir passé des heures à réaliser mes analyses granulométriques.

Merci également à tous ceux qui m'ont fourni des données bio-sédimentaires des plages et estuaires du littoral Nord – Pas-de-Calais : Jean-Claude Dauvin, Nicolas Desroy, Carole Vallet, Dominique Davoult, l'équipe du GEMEL Antoine, Thierry et Jean-Denis. Merci aux benthologues du RESOMAR lors de nos rencontres et discussions aux ateliers Benthos !

Merci à Arnaud Héquette et Adrien Crapoulet pour leur aide quant à la caractérisation morphologique des plages et pour l'extraction des données LIDAR !

Je remercie tous les maîtres de conférences de Lille : François, Vincent, Fabienne, Valérie, Sébastien, Lionel et Fabrice. Après avoir été mes « professeurs » lors de mon cursus universitaire, vous m'avez accueillie pendant deux ans à vos côtés. Merci de m'avoir donné cette chance d'enseigner et merci pour nos discussions et rigolades lors des longs trajets entre Wimereux et le campus lillois.

Merci au personnel administratif et plus particulièrement à Katia et Evelyne, que j'ai beaucoup embêté avec mes nombreux ordres de missions ! Merci pour votre disponibilité et votre efficacité avec toute cette paperasse.

Un grand merci à tout le personnel de la Station Marine pour leur bonne humeur quotidienne, leur gentillesse et pour nos discussions au détour d'un couloir ou autour d'un café : Josette, Christelle, Christine, Michou, Thierry, Didier, Dominique, Gwen, Philippe, Muriel, Valérie et Patoche ! Merci à Eric, compagnon de la pause-café, pour nos nombreux échanges scientifiques et personnels.

Après 5 années passées à la Station Marine, nombreux sont les étudiants (stagiaires, doctorants, post-doctorants) que j'ai pu croiser que ce soit pour quelques semaines ou durant plusieurs années. De là sont nées de profondes amitiés ! Merci donc aux anciens, présents au début de cette thèse et maintenant dispatchés aux quatre coins du monde ou de l'Hexagone : les colocs' de Wimereux Sophie, Gaspard, Clément et Pierre, Elo ; Sandrine et Aurélie (compatriotes benthologues !) ; mon ami mexicain Benj, la 'Beaugrand' Team Isa, Virg' et Gabriel, le second accent chantant du sud-ouest Antoine ; mes amis de bureau : Armo présente depuis le M1, notre célèbre piafologue breton « Mik » et sa Marinette omniprésente via skype et le téléphone. Un énorme merci à mon petit crabichon guadeloupéen pour son amitié, son soutien dans les moments de doute et pour sa belle surprise : félicitations à vous 2 ! Merci à Stella pour nos heureuses retrouvailles en colloque et au resto, parce que oui on aime la bonne bouffe et le bon vin ! Merci à ceux qui étaient en doctorat en même temps que moi : Fabien, John, Olmo, Alice, F-P, Renosh et bienvenue au petit nouveau Stéphane ! Merci à mon binôme de toujours Julien ! Je n'oublierais pas de remercier mes anciens colocs : Juliette & Greg et Sylvain & Maud. On se souviendra de nos amis « acariens », de notre chaudière en panne, du toit qui fuit et de notre superbe cuisine temporaire ! Merci aux futurs mariés qui ont été là du début à la « quasi » fin pour leur amitié et leur soutien sans faille : Olive et So ! Bref un grand merci à vous tous pour nos moments de détente lors de soirées, d'apéros, de balades et pour nos nombreuses parties de fous rires !

Une pensée pour mes stagiaires : Juliette, Margaux, Alois, Camille et Hélène. J'espère ne pas vous avoir traumatisé avec la détermination ! Et à toutes celles qui sont passées dans mon bureau : Célia et les filles arcachonnaises Aurélie et Vania !

Merci aux photographes pour les belles illustrations : Olive, Alex, Adrien, Christophe et Hans Hillewaert.

Un merci à mes amis d'enfance qui m'ont toujours prise pour une folle à faire des études aussi longues ! Merci pour nos retrouvailles le week end et votre soutien ! Une pensée à ma bidoche et à ma loute qui m'ont donné la chance d'être « tata », bienvenue à vos petites merveilles !

Ma plus profonde reconnaissance va vers ma famille et plus particulièrement mes parents et beaux-parents. Merci d'avoir cru en moi, d'avoir financé ces longues études et d'avoir été présent quand j'avais besoin de réconfort. Moi qui voulais travailler dans le domaine médical et devenir sage-femme, je vais toutefois devenir Docteur mais dans un tout autre domaine. J'espère que vous serez fiers de moi ! Merci au petit frère Juju et ma belle-sœur Juju bis qui m'offriront dans quelques mois le plus beau des cadeaux, celui d'être marraine ! Merci à ma Mamie, à mes oncles et tantes et aux cousins-cousines.

Pendant ces 3 ans, une fidèle bête poilue a su me faire rire et me détendre par ses multiples pitreries, mais aussi me réconforter par ses gros ronrons bien souvent nocturnes ! Merci à Grégory et sa famille de m'avoir donné ce joli chaton devenu une belle bête de 7 kg et qui fait la joie de la maison !

Enfin, je souhaiterai remercier celui qui est entré dans ma vie il y a 6 ans. Merci pour ta présence, ton soutien sans faille et ta patience ! Merci de m'avoir réconforté dans les moments de doutes parce qu'il y en a eu et d'avoir su trouver les mots justes pour me pousser toujours un peu plus loin. Un énorme merci pour les corrections et la maintenance informatique de dernière minute !

Un grand merci à Skype, au chocolat et aux plantes anti-stress !

Je remercie finalement mon PC qui a décidé de me quitter ce vendredi 3 avril 2015... à quelques jours de déposer le manuscrit. Un peu de piment, sinon ce n'était pas marrant !

Je dédie cette thèse à mes grands-parents, ma marraine Pascale et mon oncle Denis

A mon/ma filleul (e) !

Sommaire

Introduction	1
Chapitre I : Le littoral Nord – Pas-de-Calais : caractéristiques environnementales, enjeux écologiques et socio-économiques	
I - Caractéristiques environnementales générales du littoral Nord – Pas-de-Calais.....	21
1. Contexte géographique et géomorphologique.....	21
2. Caractéristiques climatiques et hydrodynamiques.....	22
a- Contexte climatique.....	22
b- Contexte hydrodynamique.....	23
3. Caractéristiques morphologiques et sédimentaires.....	26
a- En domaine côtier.....	26
b- En domaine intertidal.....	27
II - Les enjeux écologiques, socio-économiques et de conservation sur le littoral Nord – Pas-de-Calais.....	34
1. Un littoral caractérisé par une importante richesse patrimoniale.....	34
a- Les falaises.....	34
b- Les dunes.....	35
c- Les estrans rocheux.....	38
d- Les estrans sableux.....	41
2. Un littoral soumis à une forte anthropisation.....	46
a- Les aménagements sur le littoral.....	47
b- Les activités professionnelles.....	55
c- Les activités récréatives.....	58
3. Un besoin de gestion, de protection et de conservation des espaces naturels.....	62

a- Les sites Natura 2000 à l'échelle régionale.....	63
b- Les Réserves Naturelles Nationales (RNN).....	65
c- Les sites acquis par le Conservatoire du littoral.....	66
d- Les Zones Naturelles d'Intérêt Ecologique Faunistique et Floristique (ZNIEFF).....	67
e- Le Parc Naturel Marin des Estuaires Picards et de la mer d'Opale.....	69

Chapitre II : Les communautés macrozoobenthiques des sédiments meubles intertidaux de la région Nord – Pas-de-Calais

I - Avant-propos.....	73
II - Données et méthodes utilisées.....	75
III - Principaux résultats.....	83
IV- Conclusions.....	83
V - Publication : Linking macrobenthic communities structure and zonation patterns on sandy shores : Mapping tool toward management and conservation perspectives in Northern France.....	84
1. Introduction.....	86
2. Materials and methods.....	88
2.1. Study area.....	88
2.2. Sampling design.....	88
2.3. Community analysis.....	88
2.4. Allocation to the EUNIS classification and mapping.....	90
3. Results.....	90
3.1. General description of the intertidal macrofauna.....	90
3.2. Zonation patterns of macrofauna of the sandy shores.....	91
3.3. Correspondence between intertidal zonation patterns and the EUNIS habitat classification.....	94
4. Discussion.....	94

4.1. Zonation patterns of the sandy shores.....	94
4.2. Applicability of the EUNIS classification with zonation patterns of intertidal macrofauna.....	96
4.3. On the usefulness of the sandy shore mapping and EUNIS classification for marine conservation and management.....	96
5. Conclusions.....	97

Chapitre III : Les limicoles hivernants : distribution spatiale, relations avec les ressources alimentaires et capacité d'accueil sur le littoral de la région Nord – Pas-de-Calais

I - Avant-propos.....	104
II - Données et méthodes utilisées.....	105
III - Principaux résultats.....	106
IV – Conclusions.....	107
V – Publication 1 : Les Limicoles hivernants sur le littoral Nord - Pas-de-Calais : vers une typologie d'occupation de l'espace en lien avec les ressources alimentaires.....	108
Introduction.....	110
Matériels et Méthodes.....	111
Sites d'études.....	111
Recensements des Limicoles.....	111
Les communautés macrobenthiques des sédiments meubles du littoral Nord – Pas-de-Calais.....	112
Les relations Limicoles – macrofaune benthique.....	114
Résultats.....	114
Effectifs et répartition spatiale.....	114
Relations macrofaune benthique – Limicoles (proies – prédateurs).....	120
Discussion.....	121
Conclusion.....	127

VI – Publication 2 : Capacité d’accueil du littoral Nord - Pas-de-Calais pour les limicoles en hiver.....	132
Introduction.....	134
Matériels et Méthodes.....	136
Site d’étude.....	136
Les communautés macrozoobenthiques du littoral Nord – Pas-de-Calais.....	137
Les recensements des limicoles.....	140
Les relations limicoles - macrofaune benthique.....	141
Résultats.....	144
Nombre d’oiseaux/jours sur le littoral Nord – Pas-de-Calais.....	144
Estimation de la consommation de la macrofaune benthique par les limicoles en janvier.....	147
Discussion.....	153
Conclusions.....	156

Chapitre IV : Activités anthropiques sur le littoral Nord – Pas-de-Calais : quels impacts sur les communautés macrobenthiques des substrats meubles intertidaux et pour les limicoles hivernants ?

I - Avant-propos.....	159
II - Données et méthodes utilisées.....	160
1. Impact d’aménagements portuaires sur les communautés macrobenthiques (proies) et sur les limicoles hivernants (prédateurs) : plage des Hemmes de Marck (Publication 1).....	160
2. Impact de la présence humaine sur la distribution spatiale des limicoles : baie de Canche (Publication 2).....	161
III - Principaux résultats et conclusions de l’étude menée sur la plage des Hemmes de Marck (Publication 1).....	162
IV – Principaux résultats et conclusions de l’étude menée en baie de Canche (Publication 2).....	162

V – Publication 1 : Anthropogenic impact on macrobenthic communities and consequences for shorebirds in Northern France: A complex response.....	163
1. Introduction.....	165
2. Materials and Methods.....	166
2.1. Study site.....	166
2.2. Sampling strategy.....	166
2.3. Laboratory work.....	166
2.4. Statistical analysis and mapping of macrobenthic communities.....	167
2.5. Long-term changes in shorebird populations.....	168
2.6. Shorebird spatial distribution.....	168
3. Results.....	168
3.1. Distribution of macrobenthic communities before the harbor extension (in 1982).....	168
3.2. Distribution of macrobenthic communities 28 years later (in 2010).....	168
3.3. Long-term change in shorebird abundances.....	169
3.4. Associations between shorebirds and macrobenthic communities.....	169
4. Discussion.....	170
4.1. Changes in the spatial distribution of intertidal macrobenthic communities.....	170
4.2. Long-term changes in shorebird abundances and interactions with macrobenthic communities...171	
4.3. Implications for management and conservation.....	171
VI – Publication 2 : Shorebirds and their food supplies : A human mediated relationship at local scale.....	177
Introduction.....	178
Materials and Methods.....	180
Study site.....	180

Sampling design.....	182
Foraging shorebirds and human presence counts.....	182
Macrobenthos data.....	183
Data analyses.....	183
Results.....	185
Relationships between foraging shorebirds and their food resources.....	185
Interactions between foraging shorebirds and humans.....	190
Discussion.....	192
Temporal and spatial interactions between food resources, foraging shorebirds and humans.....	192
Management implications.....	195
Chapitre V : Discussion générale.....	196
Références bibliographiques.....	215
Annexes.....	238
Annexe 1 : Fascicule cartographique : Cartographie des communautés benthiques intertidales des substrats meubles de la région Nord – Pas-de-Calais.....	239
Annexe 2 : Publication Luczak et al. (2013) : A multilevel core sampler device to directly estimate food supply accessible to waders.....	275

Liste des figures

Introduction générale

Figure 1 : Schéma conceptuel d'un écosystème dune – plage - zone de surf, illustrant les quatre caractéristiques et processus définissant ces zones et leurs assemblages écologiques : 1) des frontières longues et ouvertes, 2) des zones malléables en fonction des conditions environnementales, 3) les échanges entre les différents systèmes et 4) l'interface terre-mer composée d'espèces terrestres et marines (Schlacher et al., 2015).....3

Figure 2 : Les trois schémas de zonation de la macrofaune des estrans sableux (zonation de Brown, Dahl et Salvat ; adapté de McLachlan et Brown, 2006). EHWS correspond à Ebb High Water Spring et ELWS à Ebb Low Water Spring6

Figure 3 : Exemple de réseau trophique au sein de la zone intertidale (Modifié de McLusky et Elliott, 2004).....8

Chapitre I : Le littoral Nord – Pas-de-Calais : caractéristiques environnementales, enjeux écologiques et socio-économiques

Figure I-1 : Localisation des principaux types de littoraux de la région Nord – Pas-de-Calais (d'après Héquette, 2010).....21

Figure I-2 : Rose des vents annuels dans le Pas-de-Calais par 50°9 N et 1°3 E (d'après Le Cam et Baraer, 2011).....23

Figure I-3 : Marnage en Manche orientale et au sud de la mer du Nord (modèle de marée CSTFRANCE ; modifié de Lazure et Desmare, 2011).....24

Figure I-4 : Vitesses maximales en vives eaux moyennes en Manche orientale et au sud de la mer du Nord (modifié de Lazure et Desmare, 2011).....25

Figure I-5 : Hauteurs moyennes significatives des vagues en Manche orientale et au sud de la mer du Nord (modifié d'Arduin et Accensi, 2011).....26

Figure I-6 : Nature des fonds marins de la Manche orientale et du sud de la mer du Nord (modifié de Garlan et Marchès, 2011).....27

Figure I-7 : Classification du type de plage selon Masselink et Short (1993) en fonction de la vitesse de chute des particules (Dean, 1973) et du marnage relatif (RTR).....28

Figure I-8 : Systèmes de barres/bâches en baie de Wissant (© Adrien Cartier).....29

Figure I-9 : Diagramme conceptuel de la morphodynamique des plages en fonction du paramètre de Dean (Ω) et du relative tidal range (RTR) d'après Scott et al. (2011).....29

Figure I-10 : Evolution du trait de côte du Nord – Pas-de-Calais entre 1963 et 2000 (d'après Chaverot, 2006).....32

Figure I-11 : Types d'habitats rencontrés sur le littoral Nord – Pas-de-Calais (© Céline Rolet, Moàna Gothland).....34

Figure I-12 : (a) Falaise calcaire du Cap Blanc-Nez datant du Crétacé (© Céline Rolet) et (b) falaise à soubassement de marnes Kimméridgiennes du Cran aux Œufs (© O. Glippa).....	35
Figure I-13 : Dune Dewulf située à l’Est de Dunkerque sur les communes de Leffrinckoucke, Ghyvelde et Zuydcoote (© Adrien Cartier). Dune bordière colonisée par les oyats (<i>Ammophila arenaria</i>) puis dune à argousiers (<i>Hippophaë rhamnoides</i>).....	36
Figure I-14 : Panne dunaire humide localisée au Platier d’Oye avec présence d’argousiers (<i>Hippophaë rhamnoides</i>) au premier plan (© Christophe Luczak).....	37
Figure I-15 : Mare de panne dunaire humide localisée au Platier d’Oye avec une hutte de chasse à l’arrière-plan (© Christophe Luczak).....	37
Figure I-16 : Le chou marin <i>Crambe maritima</i> typique des cordons de galets (© Olivier Glippa).....	40
Figure I-17 : Grand Gravelot <i>Charadrius hiaticula</i> adulte et son petit lors de la période de nidification (© Mikaël Jaffré).....	40
Figure I-18 : La slikke colonisée par la salicorne (à gauche ; <i>Salicornia spp.</i>) et par la spartine (à droite ; <i>Spartinia spp.</i> ; © GEMEL Picardie).....	42
Figure I-19 : La communauté à végétation vivace composée par l’Aster maritime (à gauche ; <i>Aster tripolium</i> ; © GEMEL Picardie), l’Atropis maritime (au centre ; <i>Puccinellia maritima</i> ; © Ralph Forbes) et le Statice commun (à droite ; <i>Limonium vulgare</i> ; © Phil Smith).....	43
Figure I-20 : La communauté à végétation crassulescente colonisée par la Soude maritime (<i>Suaeda maritima</i>) et l’Obione faux-pourprier (à droite, <i>Halimione portulacoides</i> ; © GEMEL Picardie).....	43
Figure I-21 : La communauté à végétation annuelle des sols secs littoraux composée de la Sagine maritime (à gauche ; <i>Sagina maritima</i> ; © John Somerville), la Lepture maigre (au centre ; <i>Parapholis strigosa</i> ; © Phil Smith) et la Cochléaire du Danemark (à droite ; <i>Cochlearia danica</i> ; © Carl Farmer).....	44
Figure I-22 : Groupe mixte de phoques veaux-marins et gris au niveau de la plage des Hemmes de Marck (© Virginie Raybaud).....	45
Figure I-23 : Carte globale des impacts humains cumulés et zoom sur une des zones les plus impactées : Manche et mer du Nord (Delavenne, 2012 ; Adaptée d’Halpern et al., 2008).....	46
Figure I-24 : Trafic maritime (passagers et marchandises) en Manche et au sud de la mer du Nord (Cumunel et Guingand, 2011).....	47
Figure I-25 : Bassin de Mardyck depuis l’écluse des Dunes (© Adrien Cartier).....	48
Figure I-26 : Centrale nucléaire de Gravelines vue depuis le large (© Christophe Luczak).....	49
Figure I-27 : Port de Calais dans sa configuration actuelle (©Mer & Marine).....	50

Figure I-28 : Projection des futurs aménagements dans le cadre de « Calais Port 2015 ».....	51
Figure I-29 : Port de Boulogne-sur-Mer (©Mer & Marine).....	52
Figure I-30 : Exemples d'aménagements effectués aux ports de Dunkerque, Calais et Boulogne-sur-Mer.....	52
Figure I-31 : Exemples d'aménagements de protection contre l'érosion et la submersion marine présents sur les plages du littoral Nord – Pas-de-Calais.....	54
Figure I-32 : Exemples d'aménagements de protection contre l'érosion et la submersion marine présents au niveau des baies de la région (Canche et Authie) et sur les plages adjacentes (Sainte-Cécile, Le Touquet et Berck).....	55
Figure I-33 : Pêche à la crevette grise <i>Crangon crangon</i> (© Adrien Cartier).....	56
Figure I-34 : Moules de bouchots à Tardinghen (© Céline Rolet) et aux Hemmes de Marck (© Christophe Luczak).....	58
Figure I-35 : Sports de loisirs pratiqués sur l'estran. (a) Char à voile à Berck (© Céline Rolet), (b) Planche à voile en baie de Wissant (© Adrien Cartier), (c) Enduropale du Touquet (© France 3 région) et (d) Trail de la Côte d'Opale en baie de Wissant (© Adrien Cartier).....	59
Figure I-36 : Mesures de gestion et de protection des milieux naturels du littoral Nord – Pas-de-Calais.....	62
Figure I-37 : Carte des sites littoraux acquis par le Conservatoire du littoral.....	67
Figure I-38 : Carte des ZNIEFF continentales de type I sur le littoral Nord – Pas-de-Calais.....	69
 Chapitre II : Les communautés macrozoobenthiques des sédiments meubles intertidaux de la région Nord – Pas-de-Calais	
Figure II-1 : Positionnement des stations échantillonnées sur le littoral Nord – Pas-de-Calais entre 1998 et 2012 et zooms sur les baies de Canche et d'Authie.....	77
Figure II-2 : Niveaux hiérarchiques de la classification d'habitats EUNIS. Exemple appliqué aux sédiments meubles intertidaux.....	81
Figure II-3 : Méthodologie pour la réalisation de la cartographie des communautés benthiques des sédiments meubles intertidaux de la région Nord – Pas-de-Calais.....	82
 Publication Rolet et al. (2015). <i>Continental Shelf Research</i> 99, 12-25	
Figure 1: Location of the study area.....	88
Figure 2: Location of the stations sampled between 1998 and 2012. Color represent the sampling year.....	88

Figure 3: (a) Dendrogram of the average agglomerative clustering and (b) Multidimensional scaling ordination performed on the basis of Bray-Curtis similarity matrix calculated from the 4th root transformed species density data of 347 stations and 108 taxa. Assemblages obtained by multivariate analyses were then combined with the DFO method (Godet et al., 2009). This procedure distinguished seven macrobenthic communities: Group (1) *Scolecopsis squamata*/*Eurydice pulchra*/*Bathyporeia* spp., group (2) *Nephtys cirrosa*/*Scolecopsis squamata*/*Crangon crangon*, group (3) *Peringia ulvae*/*Pygospio elegans*/*Macoma balthica*, group (4) Diptera larvae, group (5) *Pygospio elegans*/*Corophium arenarium*, group (6) *Corophium arenarium* and group (7) *Lanice conchilega*.....91

Figure 4: (a) Map of the macrobenthic communities of the sandy shores in the Southern Bight of the North Sea (France) from the Cape Gris-Nez to the Belgium border according to the previous assemblages identified (“groups”) and the correspondence with the EUNIS habitat classification. (b) Map of the macrobenthic communities of the sandy shores along the Eastern English Channel (Nord – Pas-de-Calais region, France) from the Authie estuary to the Cape Gris-Nez according to the previous assemblages identified (“groups”) and the correspondence with the EUNIS habitat classification. The Marine Protected Area is bounded by the blue line and extends seaward.....92

Figure 5: Sediment characteristics (%): contents in mud, fine sand, medium sand, coarse sand, fine gravel and coarse gravel for each defined macrobenthic community (“groups”) and the correspondence with the EUNIS habitat classification (i.e A2.223 “Amphipods and *Scolecopsis* spp. in littoral medium-fine sand”, A2.23 “Polychaete/Amphipod-dominated fine sand shores”, A2.24 “Polychaete/Bivalve-dominated muddy sand shores”, A2.21 “Strandline”, A2.242 “*Cerastoderma edule* and Polychaete in littoral muddy sand, A2.244 “*Bathyporeia pilosa* and *Corophium arenarium* in littoral muddy sand” and A2.245 “*Lanice conchilega* in littoral sand”).....93

Figure 6: Box-Whisker plots showing the range of all 7 communities for: (a) densities (ind.m⁻²), (b) biomasses (g.m⁻²) and (c) species richness. Box-Whisker plots indicate median, minimum, maximum, lower and upper quartiles.....93

Chapitre III : Les limicoles hivernants : distribution spatiale, relations avec les ressources alimentaires et capacité d'accueil sur le littoral de la région Nord – Pas-de-Calais

Publication Rolet et al. (2014). *Le Héron* 47 (1), 1-22

Figure 1 : Localisation des 16 sites de recensements à la mi-janvier des Limicoles hivernants (sites Wetlands International) sur le littoral Nord – Pas-de-Calais (numéro, lieu et code du site). La flèche représente le site de recensement n°15 (Plages d’Ecault à Berck S06TOUQ1) - Map of the Nord – Pas-de-Calais coastline showing the location of the 16 sites (Wetlands International sites) covered by the mid-January counts of wintering shorebirds (number, area and code of the area). The arrow represents the counting site n°15 (Beaches from Ecault to Berck S06TOUQ1).....113

Figure 2 : Identification sur le terrain des différentes communautés macrobenthiques. (a) Estuaire de la Canche avec la « zone de dessiccation » (A2.21) et la communauté des sables envasés intertidaux à Polychètes et Bivalves (A2.24 ; © C. Luczak) et (b) Plage de Zuydcoote avec la « zone de dessiccation » (A2.21), la communauté des sables fins à moyens intertidaux à Amphipodes et *Scolecopsis* spp. (A2.223) et la communauté des sables fins intertidaux dominés par les Polychètes et Amphipodes (A2.23 ; © C. Rolet). La flèche représente les différentes zones observées depuis le haut

vers le bas de la zone intertidale - Field identification of the different macrobenthic communities. (a) The Canche estuary with the “Strandline” (A2.21) and the Polychaete/Bivalve-dominated muddy sand shores community (A2.24 ; © C. Luczak). (b) Zuydcoote beach with the “Strandline” (A2.21), the Amphipods and *Scolelepis spp.* in littoral medium-fine sand community (A2.223) and the Polychaete/Amphipod-dominated fine sand shores community (A2.23 ; © C. Rolet). The arrow symbolises the different areas observed from the upper to the lower shore..... 114

Figure 3 : Abondances moyennes des Limicoles hivernants à l’échelle du littoral Nord – Pas-de-Calais sur la période 1988-2013. Les sites les plus fréquentés sont cités par ordre décroissant. La flèche représente le site de recensement n°15 (Plages d’Ecault à Berck S06TOUQ1) - Bubble plot of the mean abundances of wintering shorebirds over the 1988-2013 period at the Nord – Pas-de-Calais scale. The most popular sites are listed in descending order. The arrow represents the counting site n°15 (Beaches from Ecault to Berck S06TOUQ1)..... 116

Figure 4 : Relation entre l’abondance moyenne et l’écart-type moyen des Limicoles. Le cercle rouge représente les sites « hot-spot », le cercle bleu foncé les sites « refuge » et le cercle vert les sites où les abondances sont relativement constantes au cours du temps (secteurs secondaires). La droite noire symbolise la bissectrice (la moyenne est égale à l’écart-type). Les graphiques rouges correspondent aux abondances des Limicoles pour les zones « hot-spot » sur la période 1988-2013 et les graphiques bleus aux abondances des Limicoles pour les « zones de refuge » pour la même période. Le trait noir sépare les sites où le nombre moyen de Limicoles est inférieur ou supérieur à 600 individus (correspondant au nombre moyen de Limicoles à l’échelle du littoral) - Relationships between mean abundance and standard deviation of wintering shorebirds. The red ring represents the « hot-spot » sites, the dark blue ring the “refuge” sites and the green ring the sites where abundances are low and constant over the studied period (secondary sites). The black line symbolises the first bisectrix (mean is equal to standard deviation). Red graphs correspond to abundances of wintering shorebirds in the « hot-spot » areas over the 1988-2013 period and dark blue graphs correspond to abundances of wintering shorebirds in the “refuge” areas over the same period. The vertical black line separates the sites with a mean number of shorebirds inferior/superior to 600 individuals (corresponding of the mean number of shorebirds at the global scale)..... 117

Figure 5 : Proportion de chaque espèces dominantes de Limicoles hivernant sur l’ensemble du littoral et sur chacun des sites de la région Nord – Pas-de-Calais : Huîtrier pie (*Haematopus ostralegus*), Bécasseau sanderling (*Calidris alba*), Bécasseau variable (*Calidris alpina*), Courlis cendré (*Numenius arquata*), Grand Gravelot (*Charadrius hiaticula*), Tournepiere à collier (*Arenaria interpres*), Pluvier argenté (*Pluvialis squatarola*), Bécasseau maubèche (*Calidris canutus*) et autres Limicoles (Avocette élégante – *Recurvirostra avosetta* ; Barge à queue noire – *Limosa limosa* ; Barge rousse – *Limosa lapponica* ; Bécasseau minute – *Calidris minuta* ; Bécasseau violet – *Calidris maritima* ; Chevalier arlequin – *Tringa erythropus* ; Chevalier culblanc – *Tringa ochropus* ; Chevalier gambette – *Tringa totanus* ; Gravelot à collier interrompu – *Charadrius alexandrinus* et Petit gravelot – *Charadrius dubius*) - Dominant species (%) wintering on the whole coastal area and on each site of the Nord – Pas-de-Calais coastline : Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*), Sanderling (*Calidris alba*), Dunlin (*Calidris alpina*), Curlew (*Numenius arquata*), Ringed plover (*Charadrius hiaticula*), Ruddy turnstone (*Arenaria interpres*), Grey plover (*Pluvialis squatarola*), Red knot (*Calidris canutus*) and other shorebird species (Avocet – *Recurvirostra avosetta* ; Black-tailed godwit – *Limosa limosa* ; Bar-tailed godwit – *Limosa lapponica* ; Little stint – *Calidris minuta* ; Purple sandpiper – *Calidris maritima* ; Spotted redshank – *Tringa erythropus* ; Green sandpiper – *Tringa ochropus* ; Common redshank –

Tringa totanus ; Kentish plover– *Charadrius alexandrinus* et Little ringed plover – *Charadrius dubius*).....118

Figure 6 : Abondances moyennes des 8 principales espèces de Limicoles hivernant sur le littoral Nord – Pas-de-Calais : (a) Huîtrier pie (*Haematopus ostralegus*), (b) Bécasseau variable (*Calidris alpina*), (c) Bécasseau sanderling (*Calidris alba*), (d) Courlis cendré (*Numenius arquata*), (e) Grand Gravelot (*Charadrius hiaticula*), (f) Tournepierre à collier (*Arenaria interpres*), (g) Pluvier argenté (*Pluvialis squatarola*), (h) Bécasseau maubèche (*Calidris canutus*). La flèche représente le site de recensement n°15 (Plages d'Ecault à Berck S06TOUQ1). Les bulles représentent les secteurs où l'espèce est la plus abondante - Mean abundances of the 8 main shorebird species wintering on the Nord – Pas-de-Calais coastline : (a) Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*), (b) Dunlin (*Calidris alpina*), (c) Sanderling (*Calidris alba*), (d) Curlew (*Numenius arquata*), (e) Ringed plover (*Charadrius hiaticula*), (f) Ruddy turnstone (*Arenaria interpres*), (g) Grey plover (*Pluvialis squatarola*), (h) Red knot (*Calidris canutus*). The arrow represents the counting site n°15 (Beaches from Ecault to Berck S06TOUQ1). Bubbles represent the sites where the species is the most abundant.....119

Figure 7 : Relations entre l'abondance moyenne des Limicoles et la biomasse macrobenthique moyenne (g/m²). La couleur des points représente le nombre de communautés macrobenthiques présentes sur les sites de recensements : 2 communautés (vert), 1 communauté (violet) et 3 communautés (bleu). La droite de régression linéaire est symbolisée en noir et le coefficient de détermination R² vaut 0,71 - Relationships between mean abundances of wintering shorebirds and the mean macrobenthic biomass (g/m²). The color of points represents the number of macrobenthic communities listed on the counting sites : two communities (green), one community (purple) and three communities (blue). The linear regression is symbolised in black and the coefficient of determination R² is equal to 0.71.....121

Photos : Mollusques Bivalves (© C. Luczak). (a) *Donax vittatus* – da Costa, 1778 (22-23 mm) et (b) *Macoma balthica* – Linnaeus, 1758 (12-13 mm) - Molluscs Bivalves (© C. Luczak). (a) *Donax vittatus* – da Costa, 1778 (22-23 mm) and (b) *Macoma balthica* – Linnaeus, 1758 (12-13 mm).....121

Publication Rolet et al. *Alauda* (En préparation)

Figure 1 : Le littoral Nord – Pas-de-Calais : Principales villes, baies et localisation des Réserves Naturelles (RN), des zones protégées par la Directive Oiseaux (Zone de Protection Spéciale ZPS), des zones protégées par la Directive Habitats Faune-Flore (Site d'Intérêt Communautaire SIC) et délimitation du Parc Naturel Marin des Estuaires Picards et de la mer d'Opale - Map of the Nord – Pas-de-Calais coastline showing the main cities, estuaries and the location of Natural Reserves (RN), protected areas by the Bird Directive (ZPS), protected areas by the Fauna and Flora Habitat Directive (SIC) and delimitation of the Marine Natural Park «des Estuaires Picards et de la mer d'Opale ».....137

Figure 2 : Cartographie des communautés macrobenthiques des substrats meubles de la région Nord – Pas-de-Calais (de la frontière belge à la baie d'Authie) selon la classification d'habitats EUNIS. Le Parc Naturel Marin des Estuaires Picards et de la mer d'Opale est signalé par le trait bleu et s'étend vers le large (modifié de Rolet et al., 2015b) - Map of the macrobenthic communities of the sandy shores along the Nord –Pas-de-Calais coastline (from the Belgian border to the Authie estuary) according to the EUNIS habitat classification. The Marine Protected Area is bounded by the blue line and extends seaward (modified from Rolet et al., 2015b).....139

Figure 3 : Localisation des 12 sites de recensements à la mi-janvier des limicoles hivernants (sites Wetlands International) sur le littoral Nord – Pas-de-Calais (numéro, lieu et code du site). La double flèche représente le site de recensement n°11 (Plages d’Ecault à Berck S06TOUQ1) - Map of the Nord – Pas-de-Calais coastline showing the location of the 12 sites (Wetlands International sites) covered by the mid-January counts of wintering shorebirds (number, area and code of the area). The double arrow represents the counting site n°11 (Beaches from Ecault to Berck S06TOUQ1).....141

Figure 4 : Nombre d’oiseaux/jours en janvier sur le littoral Nord – Pas-de-Calais et proportion relative des principales espèces (%) : Huîtrier-pie (*Haematopus ostralegus*), Bécasseau sanderling (*Calidris alba*), Bécasseau variable (*Calidris alpina*), Courlis cendré (*Numenius arquata*), Grand Gravelot (*Charadrius hiaticula*), Pluvier argenté (*Pluvialis squatarola*), Bécasseau maubèche (*Calidris canutus*), Barge rousse (*Limosa lapponica*) et autres limicoles (Barge à queue noire – *Limosa limosa* ; Bécasseau minute – *Calidris minuta* ; Chevalier arlequin – *Tringa erythropus* ; Chevalier culblanc – *Tringa ochropus* ; Chevalier gambette – *Tringa totanus* ; Gravelot à collier interrompu – *Charadrius alexandrinus* et Petit gravelot – *Charadrius dubius*) - Number of bird/day in January on the Nord – Pas-de-Calais coastline and proportion of the main shorebird species (%): Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*), Sanderling (*Calidris alba*), Dunlin (*Calidris alpina*), Curlew (*Numenius arquata*), Ringed plover (*Charadrius hiaticula*), Grey plover (*Pluvialis squatarola*), Red knot (*Calidris canutus*), Bar-tailed godwit (*Limosa lapponica*) and other species shorebirds (Black-tailed godwit – *Limosa limosa* ; Little stint – *Calidris minuta* ; Spotted redshank – *Tringa erythropus* ; Green sandpiper – *Tringa ochropus* ; Redshank – *Tringa totanus* ; Kentish plover – *Charadrius alexandrinus* et Little ringed plover – *Charadrius dubius*).....144

Figure 5 : Proportion relative des huit principales espèces de limicoles (%) pour les 12 sites de recensements - Proportion of the eight main shorebird species (%) for the 12 counting sites.....146

Figure 6 : Consommation (en grammes) et proportions (%) respectives des huit principales espèces de limicoles à la mi-janvier - Consumption (grammes) and proportions (%) of the eight main shorebird species at mid-January.....148

Figure 7 : Proportion relative des huit principales espèces de limicoles consommatrices de macrozoobenthos (%) pour les 12 sites de recensements - Proportion of the eight main shorebird species feeding macrozoobenthos (%) for the 12 counting sites.....148

Chapitre IV : Activités anthropiques sur le littoral Nord – Pas-de-Calais : quels impacts sur les communautés macrobenthiques des substrats meubles intertidaux et pour les limicoles hivernants ?

Publication Rolet et al. (2015). *Biological Conservation* 184, 396-404

Figure 1: Location of the study site.....166

Figure 2: Spatial distribution of macrobenthic communities in the “Hemmes de Marck” beach according to the EUNIS classification (colored) and the main area of staging and wintering shorebirds (hatched): (a) in 1982 (i.e. two years before the Calais harbour extension) and (b) in 2010 (i.e. 26 years

later). The hatched red area corresponds to the area of harbour extension and seawall construction, absent in 1982. The red line represents the seawall, built in 1984.....167

Figure 3: Long-term changes in coastal shorebird abundances in the “Hemmes de Marck” beach (1982 to 2012). (a) First principal component (PC1) calculated from a standardised Principal Component Analysis (PCA) performed on coastal shorebird abundances (41% of the total variability). The vertical dashed line separates periods before and after 1997. (b) First normalised eigenvectors. The width of the histogram represents the value of the eigenvector (positively in green and negatively in red). Arrows indicate the trend of each species in relation to the PC1.....169

Figure 4: Shorebird abundances in the “Hemmes de Marck” beach from 1980 to 2012 for: (a) Red knot, (b) Sanderling, (c) Oystercatcher, (d) Grey plover, (e) Dunlin and (f) the sum of all shorebird species. The vertical dashed line separates periods before and after 1997.....170

Appendix B: Multidimensional scaling ordination (MDS) performed on the basis of Bray-Curtis similarity matrix calculated from the 4th root transformed species abundance data of 17 stations performed on the macrobenthic communities for both periods: (1) in 1982 before the extension of Calais harbour and (2) in 2010, 28 years later. According to the EUNIS habitat classification, codes correspond to: A2.24 “Polychaetes/Bivalves dominated muddy sand shores”, A2.223 “Amphipods and *Scolecopsis spp.* in littoral medium fine sand” and A2.23 “Polychaetes/Amphipods dominated fine sand shores”. Bubbles correspond to the EUNIS communities identified by the DFO method (Godet et al., 2009).....175

Appendix C: Long-term changes in coastal shorebird abundances in the “Hemmes de Marck” beach (1982 to 2012). (1) Second principal component (PC2) calculated from a standardised Principal Component Analysis (PCA) performed on coastal shorebird abundances (27% of the total variability). (2) Second normalised eigenvectors. The width of the histogram represents the value of the eigenvector (positively in green).....176

Publication Rolet et al. *Journal of Applied Ecology* (En préparation)

Figure 1: Location of the Canche estuary. The square grid represents the study area and the 78 sampling stations.....182

Figure 2: Relationship between macrobenthic biomass (g.m⁻²) and the number of shorebirds during: (a) the wintering, (b) the pre-nuptial and (c) the post-nuptial staging periods.....188

Figure 3: Maps representing the macrobenthos biomass (g.m⁻²) and the frequency of shorebird occupancy (%) in the 78 sampling squares of the study area during: (a) the wintering, (b) the pre-nuptial and (c) the post-nuptial staging periods.....189

Figure 4: Maps representing the frequency of shorebird occupancy (%) and the frequency of human presence (%) in the 78 sampling squares of the study area during: (a) the wintering, (b) the pre-nuptial and (c) the post-nuptial staging periods.....191

Figure 5: Results of the segregation test for each season (red dots) with the 95% permutation interval (grey polygon).....192

Liste des tableaux

Chapitre I : Le littoral Nord – Pas-de-Calais : caractéristiques environnementales, enjeux écologiques et socio-économiques

Tableau I-1 : Classification des plages du littoral Nord – Pas-de-Calais en fonction du paramètre de Dean (Ω) et des classifications de Masselink et Short (1993) et Scott et al. (2011).....31

Tableau I-2 : Zones de Protection spéciale (ZPS ; Natura 2000) du littoral Nord – Pas-de-Calais (Code, localisation, superficies totale et marine, d’après INPN).....63

Tableau I-3 : Sites d’Intérêt Communautaire (SIC ; Natura 2000) du littoral Nord – Pas-de-Calais (Code, localisation, superficies totale et marine, habitats inscrits à l’annexe I de la Directive Habitats Faune/Flore (21/05/92) ; d’après INPN).....64

Tableau I-4 : Sites acquis par le Conservatoire du littoral au niveau de la région Nord – Pas-de-Calais, communes concernées, surfaces protégées (ha), date d’acquisition et gestionnaires du site.....66

Tableau I-5 : ZNIEFF continentales de type I sur le littoral de la région Nord – Pas-de-Calais (d’après INPN).....68

Chapitre II : Les communautés macrozoobenthiques des sédiments meubles intertidaux de la région Nord – Pas-de-Calais

Tableau II-1 : Sites de prélèvements de la macrofaune benthique et du sédiment, date de prélèvement, coefficient de marée, nombre de radiales et de stations par site et provenance des données.....76

Tableau II-2 : Critères utilisés pour les descriptions des paramètres biotiques et abiotiques sur le terrain selon la méthode DFO (modifié de Godet, 2008).....79

Publication Rolet et al. (2015). *Continental Shelf Research* 99, 12-25

Table 1: Characterisation of the identified macrobenthic communities: characterising species (%), the five most abundant species (%), densities ($\text{ind.m}^{-2} \pm \text{SD}$), biomasses ($\text{g.m}^{-2} \pm \text{SD}$), species richness (number of species $\pm \text{SD}$), cover (km^2), location, zonation on the shore, wave exposure and the correspondence between the identified communities and the EUNIS habitat classification (code and name). The common species between our identified communities and the EUNIS habitat classification are in bold.....89-90

Table 2: Cover (km^2 and %) of each macrobenthic community into and outside of the Marine Protected Area (MPA). Contribution (%) of the MPA for each macrobenthic community.....97

Appendix: Faunistic list of the macrobenthic species encountered under this study and number of species listed by taxa. Names of species are updated according the World Register of Marine Species (WORMS, <http://www.marinespecies.org/>; consulted 15th February 2015).....100-102

Chapitre III : Les limicoles hivernants : distribution spatiale, relations avec les ressources alimentaires et capacité d'accueil sur le littoral de la région Nord – Pas-de-Calais

Publication Rolet et al. (2014). *Le Héron* 47 (1), 1-22

Tableau 1 : Noms et codes des 16 sites recensés sur le littoral Nord – Pas-de-Calais avec le nombre d'années de recensements, l'abondance moyenne des Limicoles avec l'écart type (\pm SD) et le nombre d'espèces recensées - Names and codes, number of counts (years), mean abundances of wintering shorebirds with standard deviation (\pm SD) and number of listed species for the 16 counting sites located on the Nord – Pas-de-Calais coastline.....112

Tableau 2 : Correspondance entre les sites de recensements des Limicoles hivernants et ceux des prélèvements de macrofaune benthique (noms des communes). Sont indiquées pour chaque site, la biomasse moyenne (g/m^2) \pm écart-type (SD) de la macrofaune benthique sur l'intégralité du site, de la communauté A2.223 « Sables fins à moyens intertidaux à Amphipodes et *Scolecipis spp* », de la communauté A2.23 « Sables fins intertidaux dominés par les Polychètes et Amphipodes » et de la communauté A2.24 « Sables envasés intertidaux dominés par les Polychètes et Bivalves » de chaque site. Le signe ‘-’ correspond à l'absence de données pour la biomasse macrobenthique sur le site et/ou à l'absence de la communauté macrobenthique dans le site - Counting sites of wintering shorebirds and correspondance with benthic macrofauna sites (cities). Mean biomass (g/m^2) \pm standard deviation (SD) of benthic macrofauna for each site, for the “Amphipods and *Scolecipis spp.* in littoral medium-fine sand community” (A2.223) of each site, for the “Polychaete/Amphipod-dominated fine sand shores community” (A2.23) of each site and for the “Polychaete/Bivalve-dominated muddy sand shores community” (A2.24) of each site. ‘-’ corresponds to the absence of macrobenthic biomass data on the site and/or the absence of the macrobenthic community on the site.....115

Tableau 3 : Liste des 18 espèces de Limicoles rencontrées lors des recensements « wetlands » de la mi-janvier sur le littoral Nord – Pas-de-Calais au cours de la période 1988-2013 - List of the 18 shorebird species encountered on the Nord – Pas-de-Calais coastline over the 1988-2013 period during the mid-winter counts.....116

Tableau 4 : Proies (espèces macrobenthiques) par ordre de préférence pour les principales espèces de Limicoles et communautés EUNIS où sont trouvées les proies : A1 « Substrat rocheux », A2.21 « Zone de dessiccation », A2.223 « Sables fins à moyens intertidaux à Amphipodes et *Scolecipis spp* », communauté A2.23 « Sables fins intertidaux dominés par les Polychètes et Amphipodes » et communauté A2.24 « Sables envasés intertidaux dominés par les Polychètes et Bivalves ». Les données concernant les proies potentielles proviennent de la littérature : CRAMP & SIMMONS, 1983 ; LUCZAK *et al.*, 2001 ; DEL HOYO *et al.*, 1996 ; GEROUDET, 2008 - Preys (macrobenthic species) in order of preference for the main wintering species shorebirds and the EUNIS communities where the preys are found : A1 “Littoral rock”, A2.21 “Strandline”, A2.223 “Amphipods and *Scolecipis spp.* in littoral medium-fine sand community”, A2.23 “Polychaete/Amphipod-dominated fine sand shores community” and A2.24 “Polychaete/Bivalve-dominated muddy sand shores community”. Data of potential preys provide from the literature: CRAMP & SIMMONS, 1983 ; LUCZAK *et al.*, 2001 ; DEL HOYO *et al.*, 1996 ; GEROUDET, 2008.....123

Publication Rolet et al. *Alauda* (En préparation)

Tableau 1 : Noms et codes, surface (ha) et nombre d'oiseaux/jours avec l'écart type (\pm SD) pour les 12 sites de recensements situés sur le littoral Nord – Pas-de-Calais - Names and codes, surface (ha) and number of bird/day with standard deviation (\pm SD) for the 12 counting sites located on the Nord – Pas-de-Calais coastline.....146

Tableau 2 : Biomasse benthique disponible (g/m^2), nombre minimal/moyen/maximal d'oiseaux par jour en janvier, consommation minimale/moyenne/maximale par les limicoles hivernants en janvier (g/m^2) et biomasse benthique disponible consommée (%) pour chacun des 12 sites étudiés sur le littoral Nord – Pas-de-Calais - Available benthic biomass (g/m^2), minimal/mean/maximal number of bird/day in January, minimal/mean/maximal consumption by wintering shorebirds in January (g/m^2) and available benthic biomass consumed (%) for the 12 counting sites located on the Nord – Pas-de-Calais coastline.....151

Tableau 3 : Superficie (ha), biomasse benthique disponible (g/m^2), prélèvement par les limicoles hivernants en janvier (g/m^2) et biomasse benthique consommée (%) sur chacune des trois communautés benthiques : A2.223 « Sables fins à moyens intertidaux à Amphipodes et *Scolecopsis spp* », A2.23 « Sables fins intertidaux dominés par les Polychètes et Amphipodes » et A2.24 « Sables envasés intertidaux dominés par les Polychètes et Bivalves » rencontrées sur les 12 sites de recensements. ‘-’ correspond à l’absence de la communauté macrobenthique sur le site - Surface (ha), available benthic biomass (g/m^2), consumption by wintering shorebirds in January (g/m^2) and available benthic biomass consumed (%) on each macrobenthic community: A2.223 the “Amphipods and *Scolecopsis spp*. in littoral medium-fine sand community”, A2.23 the “Polychaete/Amphipod-dominated fine sand shores community” and A2.24 the “Polychaete/Bivalve-dominated muddy sand shores community” located on the 12 counting sites. ‘-’ corresponds to the absence of the macrobenthic community on the site.....152

Chapitre IV : Activités anthropiques sur le littoral Nord – Pas-de-Calais : quels impacts sur les communautés macrobenthiques des substrats meubles intertidaux et pour les limicoles hivernants ?

Publication Rolet et al. (2015). *Biological Conservation* 184, 396-404

Table 1: Mean density (ind.m^{-2}), mean biomass (g.m^{-2}), mean species richness and associated standard deviations (SD), and areas (in km^2) for each macrobenthic community based on the EUNIS classification in 1982 and 2010. Changes in the area between the two periods are expressed in percentage (%)......168

Appendix A: Percentage (%) of shorebird species encountered in the “Hemmes de Marck” beach over the period 1980-2012. Shorebirds retained for the PCA analysis (with a presence $>$ 2%) are in bold (see “Materials and Methods”).....174

Publication Rolet et al. *Journal of Applied Ecology* (En préparation)

Table 1: Total counts and frequency of each shorebird species (%) over the studied year and for each period (i.e. wintering, pre-nuptial and post-nuptial periods).....186

Table 2: Mean macrobenthic biomasses ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$), mean shorebird abundances and mean human abundances with their standard deviations (\pm SD) calculated for the 78 sampling squares and for each studied period.....187

Introduction générale



Crédits photographiques : © Olivier Glippa. Vue sur la baie de Wissant depuis le Cap Gris-Nez (haut gauche) et vue sur Wimereux depuis la Pointe de la Crèche (bas gauche). © Christophe Luczak. Vue sur la plage et le port de Boulogne-sur-Mer (haut droit) et plage de Merlimont (bas droit).

Contexte général

Le littoral

Le littoral est un espace dont les limites apparaissent difficiles à définir car elles sont à la fois floues et mobiles dans le temps et dans l'espace (Godet, 2008). En effet, définir le littoral relève d'un exercice de style puisqu'il existe autant de définition que d'auteurs (Dauvin et al., 2002), depuis celles que donnent les dictionnaires de langue française jusqu'aux définitions des géographes. La définition la plus couramment utilisée du littoral est celle donnée par le Petit Robert (1991) : « ce qui appartient, qui est relatif à la zone de contact entre la terre et la mer ». Sur le terrain et notamment pour les géomorphologues, il apparaît que le domaine littoral comprend tout ce qui, soit au-dessous, soit au-dessus du niveau moyen des eaux, est soumis à l'action des forces responsables du tracé de la côte et de ses changements (De Martonne, 1909). Progressivement, le terme évolue selon une approche qui renvoie à la nature comme aux pratiques sociales. Bousquet (1990) distingue ainsi trois définitions complémentaires : le littoral de « nature » sous la dépendance et l'énergie du milieu, le littoral « d'œkoumène » habité et mis en valeur par l'homme et le littoral « d'institution » que régissent les textes législatifs et réglementaires. Pour Corlay (1995), le littoral doit être appréhendé comme « un système aux éléments multiples, dont les deux composantes majeures sont d'une part l'écosystème, c'est-à-dire un milieu aux potentialités diverses et aux contraintes très fortes et, d'autre part le socio-système, combinaison de facteurs qui relèvent de la société ». Quant aux géographes, ils ne proposent pas de limites figées à cet espace littoral, car ce dernier est, de par sa nature même, un espace dynamique et mobile. L'extension du mot littoral dépend donc directement de la problématique à traiter. Afin de cerner la complexité de ce système, il convient de considérer à la fois les caractères physiques et biologiques spécifiques à l'espace littoral, mais aussi d'étudier ses dynamiques particulières à diverses échelles spatiales.

Nous considérerons donc que *le littoral est une zone de transition plus ou moins progressive entre les domaines terrestre et marin et que cette zone est soumise à des contraintes physiques très puissantes et largement fluctuantes dans le temps*. Cette zone d'interface entre les domaines terrestre

et marin est ainsi représentée par une mosaïque de systèmes écologiques ou écosystèmes. On retrouve en premier lieu les systèmes dunaires et les falaises, zones tampons entre la terre et la mer, puis la zone intertidale (ou estran) composée des plages et estuaires, et le subtidal peu profond caractérisé par une zone de « surf » ; ces deux dernières zones peuvent être qualifiées de vrai domaine littoral « marin » (Godet, 2008). Ces différents systèmes (i.e. zone de surf, zone intertidale, dune et/ou falaise) influencés par la mer et en interaction permanente, sont considérés comme un vaste écotone (Frontier et al., 2008) et présentent plusieurs caractéristiques uniques. En effet, ces trois systèmes sont caractérisés par des frontières longues et ouvertes et subissent des changements fréquents et importants en fonction des conditions environnementales. Ils sont intimement liés à travers le stockage, le transport et l'échange de sédiments mais également *via* un échange de nutriments, de matière organique et d'animaux qui se déplacent entre les différents systèmes. Enfin, les communautés biologiques vivant ou se déplaçant au sein de cette interface terre/mer sont d'origine terrestre et/ou marine (Figure 1 ; Schlacher et al., 2015).

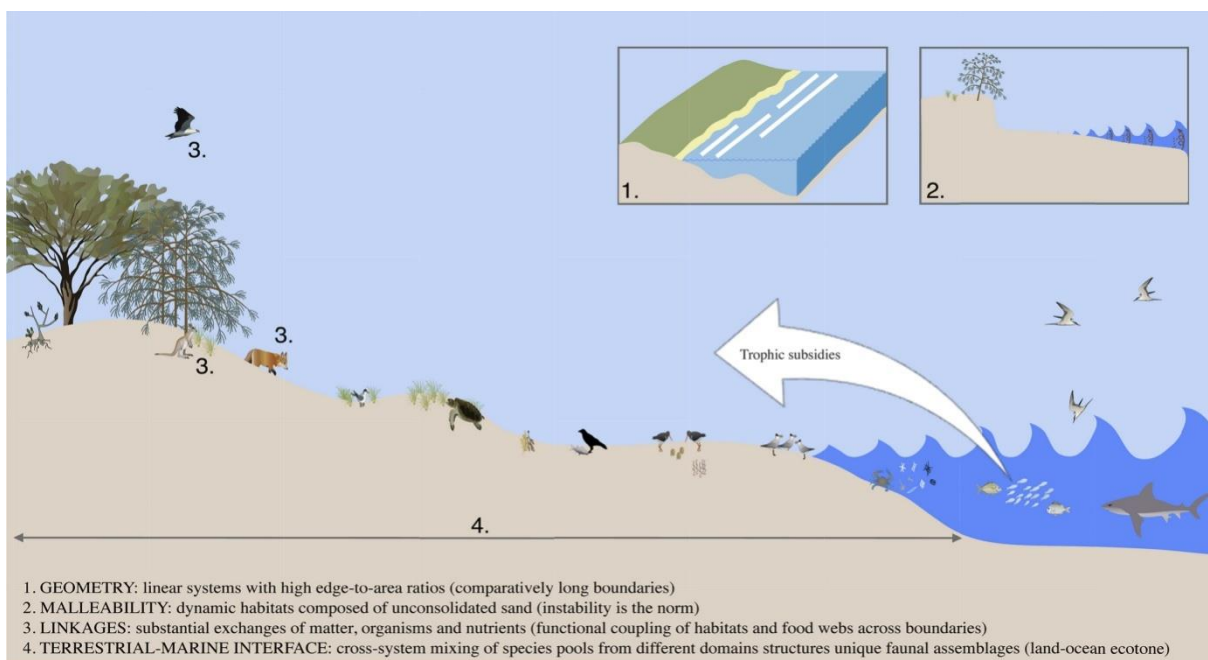


Figure 1 : Schéma conceptuel d'un écosystème dune– plage-zone de surf, illustrant les quatre caractéristiques et processus définissant ces zones et leurs assemblages écologiques : 1) des frontières longues et ouvertes, 2) des zones malléables en fonction des conditions environnementales, 3) les échanges entre les différents systèmes et 4) l'interface terre-mer composée d'espèces terrestres et marines (Schlacher et al., 2015).

Caractéristiques écologiques des substrats meubles en milieu intertidal

A l'échelle du globe, deux tiers des littoraux sont représentés par des estrans sableux (McLachlan et Brown, 2006). Ces zones intertidales sableuses sont caractérisées par des paramètres physiques et écologiques uniques. Les estrans sableux, et notamment les plages, sont communément définis d'après le régime de marée, l'exposition aux vagues et la granulométrie du sédiment. On peut ainsi distinguer deux principaux types de morphologie pour les plages sableuses : (i) le type « réfléchif » où les plages sont étroites et caractérisées par une forte pente, des sédiments grossiers et l'absence de zone de surf et (ii) des plages dites « dissipatives » qui, à *contrario*, ont une zone intertidale large et sont caractérisées par des pentes très faibles voire inexistantes, des sédiments fins et par la présence d'une zone de surf (Masselink et Short, 1993 ; Short, 1996).

Longtemps qualifiées de « désert marin », les plages sableuses sont aujourd'hui reconnues comme un haut lieu de biodiversité abritant une faune abondante et diversifiée (McLachlan et Brown, 2006). L'environnement interstitiel accueille de nombreux micro-organismes (bactéries, microphytobenthos et protozoaires). Les estrans sableux abritent également de nombreuses espèces d'invertébrés : zooplancton, méiofaune et macrofaune benthique, insectes mais aussi des espèces de vertébrés telles que les poissons, les tortues, les oiseaux marins et parfois même des mammifères ; cette zone leur procure un habitat transitoire et/ou permanent pour la reproduction, l'alimentation et la migration (Van de Kam et al., 2004 ; McLachlan et Brown, 2006 ; Schlacher et al., 2008a ; Defeo et al., 2009 ; Delany et al., 2009 ; Schlacher et al., 2015).

Les organismes macrozoobenthiques (ou macrofaune benthique ou macrobenthos, représenté par des individus retenus par un tamis de vide de maille de 1 mm et donc caractérisés par une taille supérieure à 1 mm) constituent une part importante des espèces peuplant les plages et estuaires tant en quantité qu'en diversité. Les Crustacés, Polychètes et Mollusques sont les taxons les plus représentatifs et les plus souvent rencontrés. Ces espèces animales, en grande partie sédentaires, vivent à l'état adulte en relation permanente avec le sédiment et interagissent entre elles et avec leur environnement pour former une communauté benthique (Dauvin, 1993).

Ces communautés macrobenthiques ont reçu beaucoup d'attention de la part des écologues et sont de ce fait relativement bien connues par rapport à d'autres compartiments biologiques tels que la méiofaune par exemple. Les travaux portant sur les communautés macrobenthiques des substrats meubles, et plus particulièrement leur zonation sur le domaine intertidal des plages, ont débuté dans les années 1950. Dahl (1952) démontre alors que l'estran sableux peut se subdiviser en trois grandes parties (Figure 2) : une première partie située en haut de plage et caractérisée par la présence d'Amphipodes de la famille des Talitridae dans les régions tempérées qu'il nommera « the subterrestrial fringe ». Une seconde zone, « the midlittoral zone », localisée en milieu d'estran et caractérisée par des Amphipodes de la famille des Haustoriidae et par les Isopodes du genre *Eurydice* spp. Enfin, une troisième zone localisée en bas de l'estran et caractérisée par une plus grande diversité macrobenthique avec des Amphipodes appartenant à plusieurs familles (Haustoriidae, Phoxocephalidae et Oedocerotidae), qui correspond à la zone « the sublittoral fringe ». Quelques années plus tard, Salvat (1964) définit quatre zones en se basant sur les propriétés de la teneur en eau du sédiment : zones de dessiccation, de rétention, de résurgence et de saturation (Figure 2). D'autres auteurs, comme Brown (Figure 2), dénombreront deux zones (Fernandes et Soares-Gomes, 2006), alors que certains montreront qu'aucune zonation des communautés macrobenthiques ne peut être mise en évidence (Haynes et Quinn, 1995; Rodil et al., 2006). Cependant, McLachlan et Jaramillo (1995) et plus récemment Schlacher et Thompson (2013b), à partir de synthèses basées sur une compilation de différents travaux menés sur un nombre important de plages à travers le monde, ont montré que 62% des études reconnaissent l'existence de trois zones typiques telles que celles définies au préalable par Dahl (1952).

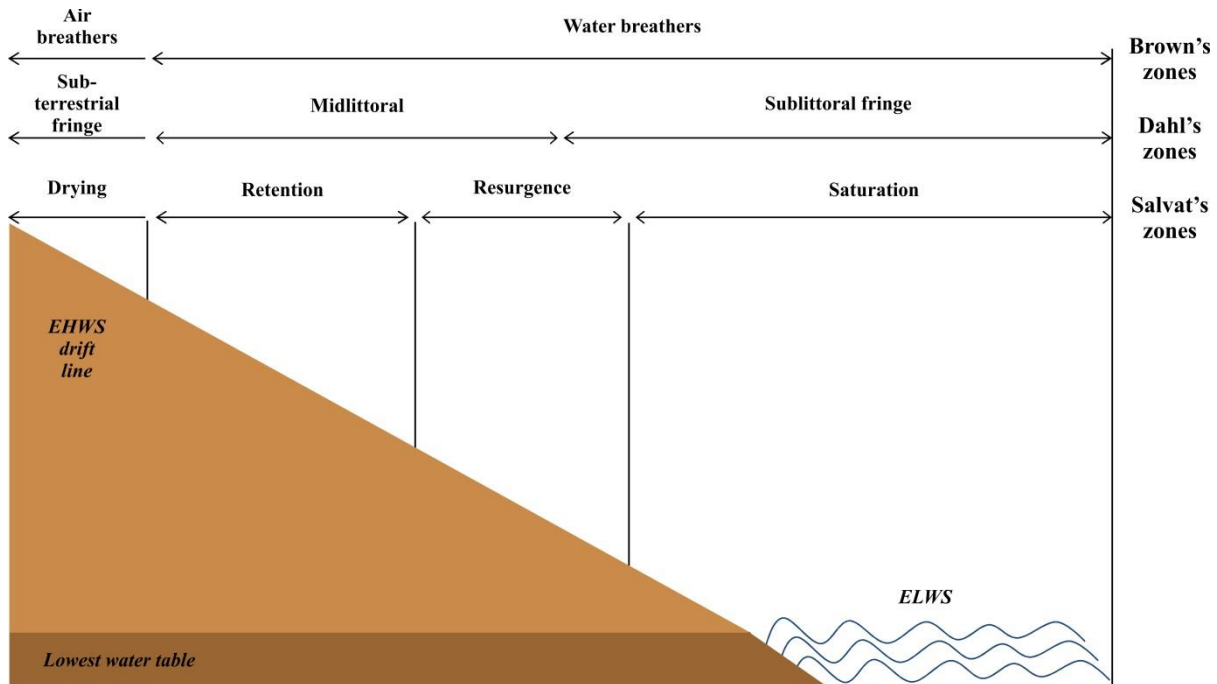


Figure 2 : Les trois schémas de zonation de la macrofaune des estrans sableux (zonation de Brown, Dahl et Salvat ; adapté de McLachlan et Brown, 2006). EHWS correspond à Ebb High Water Spring et ELWS à Ebb Low Water Spring.

Au sein des estuaires, les communautés macrobenthiques se répartissent en fonction de deux gradients : un gradient de salinité horizontal et un gradient de salinité vertical depuis l'amont de l'estuaire jusqu'à l'embouchure (Ysebaert et al., 2003). Les organismes macrobenthiques occupant les estuaires se répartissent ainsi sur trois principaux secteurs depuis l'amont vers l'aval : le secteur oligohalin (salinité < 5 PSU) souvent pauvre en espèces, le secteur mésohalin (5-18 PSU) et le secteur polyhalin (18-30 PSU) ayant tous deux une diversité un peu plus élevée (Knox, 2001). En fonction des conditions environnementales (salinité, caractéristiques sédimentaires...), les estuaires peuvent présenter un nombre variable de communautés benthiques. Ainsi, à titre d'exemple, Ysebaert et al. (2003) ont pu mettre en évidence quatre communautés macrobenthiques au sein de la zone intertidale de l'estuaire de l'Escaut : deux au sein de la zone polyhaline, une au sein de la zone mésohaline et la quatrième à l'embouchure de l'estuaire au sein de la zone polyhaline. En baie de Saint-Brieuc, depuis le fond de baie vers les bas niveaux de la zone intertidale, quatre communautés benthiques sont également présentes : une communauté à *Scrobicularia plana*, une seconde à *Macoma balthica* et *Hediste diversicolor*, une troisième à *Cerastoderma edule* et *Tellina tenuis* et une quatrième à *Donax*

vittatus et *Magelona spp* (Ponsero et Sturbois, 2014). En considérant uniquement les zones méso- et polyhalines, Blanchet et al. (2014) ont montré qu'au sein de certains estuaires français tels que ceux de la Seine et de la Somme, deux communautés benthiques étaient présentes : une communauté à *S. plana*/*M. balthica*/*C. edule* localisée en amont de la zone intertidale et une communauté de sables mobiles caractérisée par des Amphipodes de la famille des Haustoridae (i.e. *Bathyporeia spp.*), localisée au niveau des bancs exposés à l'action des vagues et des courants tidaux.

Caractériser les communautés benthiques (richesse, distribution spatiale...) permet d'appréhender leurs fonctionnalités biologiques au sein de l'écosystème, notamment en matière de réseau trophique. Au sein des écosystèmes intertidaux sableux, les organismes benthiques appartenant à la macrofaune représentent un maillon clé du réseau trophique (Raffaelli et Hawkins, 1999). En raisonnant en terme plus simple de chaîne trophique, les consommateurs primaires sont caractérisés par des organismes suspensivores tels que les Mollusques Bivalves qui se nourrissent des producteurs primaires (phytoplancton et matière organique particulaire) et par des organismes détritivores (certains Crustacés tels que les Amphipodes et les Isopodes) qui consomment des débris végétaux. Les consommateurs secondaires représentés en majorité par des Polychètes et d'autres Crustacés (crevettes et crabes) se nourrissent des consommateurs primaires. Finalement, en haut de la chaîne trophique, les « top-prédateurs », oiseaux, poissons et mammifères marins, se nourrissent sur tous les niveaux de la chaîne trophique (Figure 3 ; McLusky et Elliott, 2004 ; Bergamino et al., 2011).

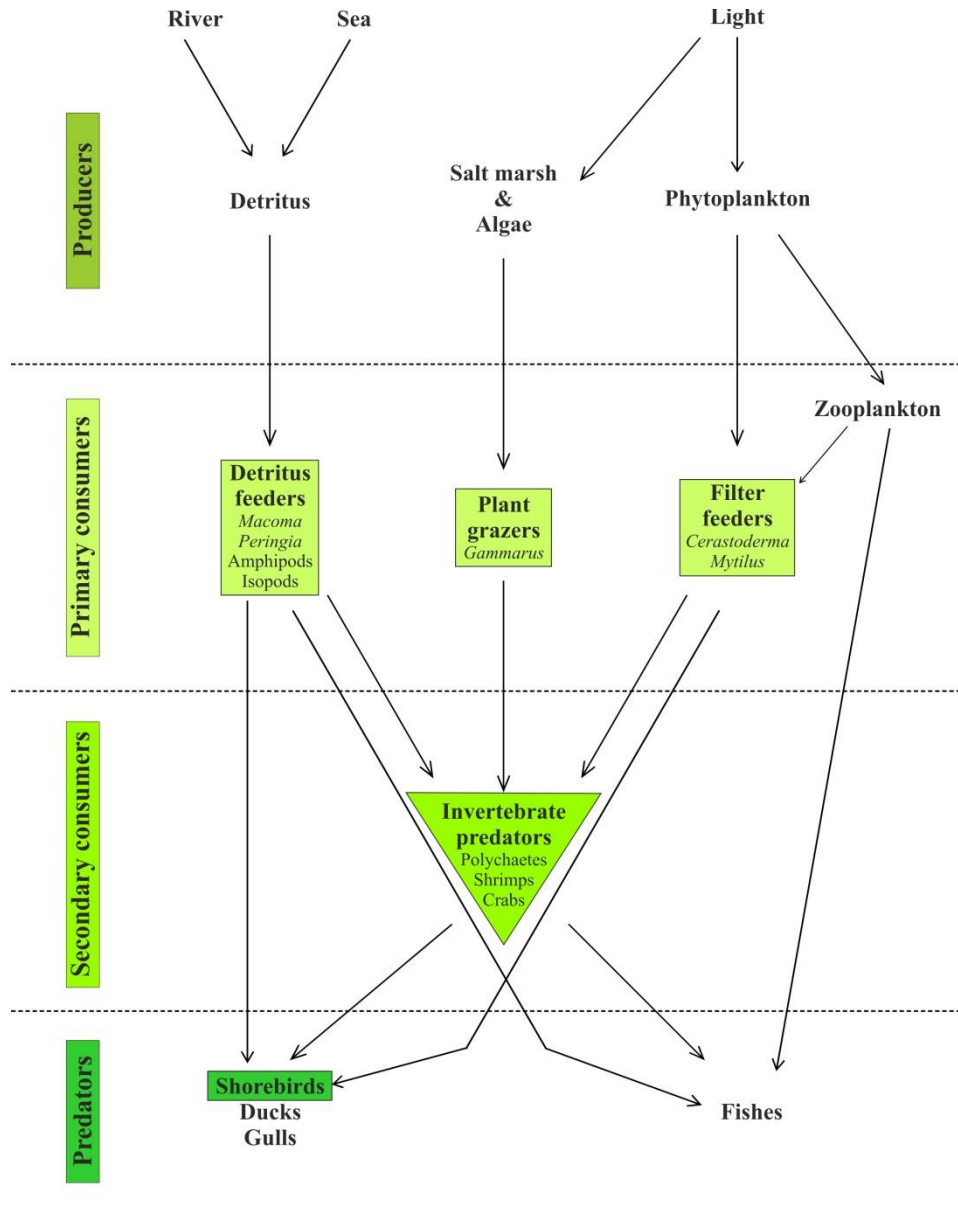


Figure 3 : Exemple de réseau trophique au sein de la zone intertidale (Modifié de McLusky et Elliott, 2004). Les groupes encadrés et colorés seront étudiés dans la suite de ce manuscrit.

Les « top-prédateurs » les plus fréquemment rencontrés au sein des plages et estuaires sont les oiseaux appartenant à différentes familles : Scolopacidés, Charadriidés et Haematopodidés qui forment le groupe des limicoles (« Shorebirds » ou « Waders » en anglais), les Anatidés (canards et oies) et les Laridés (mouettes, goélands et sternes) (Burton et al., 2012). Le littoral leur procure un habitat pour l'alimentation, la reproduction et la nidification. Les Laridés se nourrissent principalement de poissons et d'invertébrés benthiques dans les bas niveaux de la zone intertidale et dans la zone de surf (Schlacher et al., 2014a) alors que les limicoles occupent tout l'estran à marée basse pour se nourrir

d'invertébrés benthiques. Leur répartition spatiale est ainsi fortement influencée par la répartition de leurs proies (Prater, 1981 ; McLusky et Elliott, 2004), notamment lors des périodes d'hivernage et des haltes migratoires pré et post-nuptiales (Piersma et al., 1993). Durant ces périodes, l'abondance et la diversité des limicoles présents sur les estrans sableux et vaseux dépendent à la fois de la biomasse en invertébrés benthiques disponible (Moreira, 1997 ; Newton, 1998), de la superficie intertidale réellement accessible pour s'alimenter (Ponsero et al., 2012), des perturbations anthropiques (Flamant et al., 2005 ; Schlacher et al., 2013 ; Martin et al., 2014) et de l'existence de reposoirs à proximité (Van Gils et al., 2006). Le haut de la zone intertidale est également un habitat important pour la nidification de nombreuses espèces d'oiseaux (e.g. Grand Gravelot *Charadrius hiaticula*). Face aux perturbations anthropiques, cet habitat doit être considéré plus explicitement pour la conservation des espèces.

Enfin, les zones intertidales offrent un large éventail de services écosystémiques : stockage et transport de sédiments, dissipation des vagues et protection contre les événements extrêmes (tempêtes), décomposition des matières organiques et des polluants, filtration de l'eau et assainissement, recyclage de la matière organique et des éléments nutritifs, support à des activités récréatives et ressources alimentaires (Bivalves et Crustacés notamment ; Brown et McLachlan, 2002 ; Schlacher et al., 2008a ; Defeo et al., 2009).

Une zone sous influence anthropique

Malgré une biodiversité unique et riche et un nombre important de services écosystémiques rendus par les littoraux (Defeo et al., 2009), ces derniers subissent de plein fouet l'influence anthropique que ce soit à l'échelle globale, sous l'effet des changements climatiques, ou à l'échelle locale, en conséquence d'une urbanisation croissante (Schlacher et al., 2008a). Aujourd'hui, plus de 60% de la population mondiale vit à moins de 60 km du littoral (IPCC, 2007). Cette anthropisation sur la frange côtière a débuté il y a deux siècles (Nordstrom, 2000) et devrait s'intensifier dans les décennies à venir (Brown et McLachlan, 2002 ; Halpern et al., 2008).

L'intense développement sur le littoral, inévitable conséquence du progrès économique, entraîne une modification des écosystèmes côtiers et une perte d'habitats pour de nombreuses espèces (Schlacher et al., 2008a). La construction d'infrastructures en domaine littoral (complexes portuaires, digues, jetées...) peut altérer la dynamique naturelle du transport sédimentaire et induire de profonds changements d'abondance, de diversité et de distribution spatiale des communautés benthiques (Lewis et al., 2003; Bertasi et al., 2007; Schlacher et al., 2008a). Les activités récréatives telles que la pêche à pied, la randonnée, l'utilisation d'engins motorisés (tracteurs, 4 X 4, quads...), le nettoyage et l'engraissement des plages peuvent directement impacter les organismes benthiques (Peterson et Bishop, 2005 ; Speybroeck et al., 2006 ; McLachlan et Brown, 2006; Schlacher et Thompson, 2007, 2012 ; Schlacher et al., 2008b). Ces perturbations anthropiques peuvent finalement avoir des répercussions directes sur les maillons supérieurs du réseau trophique tels que les oiseaux marins (perte ou diminution des ressources), mais également indirectes (Goss-Custard et Verboven, 1993) en perturbant leur comportement alimentaire (Thomas et al., 2003), leur reproduction et leur nidification (Lord et al., 1997, 2001). La pollution agit également à différentes échelles spatiales et temporelles et inclue une grande variété de matériaux, allant des molécules jusqu'au débris plus gros (e.g. microplastiques ; Thompson et al., 2004 ; Cole et al., 2011) pouvant porter atteinte à la physiologie, la survie, la reproduction et le comportement de nombreuses espèces inféodées aux zones intertidales (Ivar do Sul et Costa, 2014). Les changements globaux sont une autre source de perturbation pouvant conduire à une réorganisation des écosystèmes (Brown et McLachlan, 2002 ; Godet et Luczak, 2012) et par conséquent à une modification des relations trophiques (exemple du Puffin des Baléares *Puffinus mauretanicus* dans l'Atlantique Nord-Est ; Luczak et al., 2011). L'augmentation des températures peut influencer directement ou indirectement les espèces de l'échelle individuelle à celle des communautés (Goberville et al., 2014) : perturbations de la croissance des espèces (McLachlan et Brown, 2006), changements phénologiques (exemple de la migration chez les oiseaux, Jaffré et al., 2013 ; exemple du recrutement des organismes benthiques, Philippart et al., 2003) et perturbations des interactions entre espèces (modifications du réseau trophique, Dugan et al., 2003). L'augmentation du niveau marin ainsi que les événements extrêmes peuvent causer de profondes modifications des paysages littoraux

en altérant la morphologie des plages et impactant de ce fait les espèces qui y vivent par perte de leur habitat (Harris et al., 2011).

Cette liste, loin d'être exhaustive, montre la multitude de facteurs pouvant perturber, à différentes échelles, le fonctionnement des écosystèmes intertidaux. De par le monde, les nombreuses preuves de l'impact anthropique s'exerçant sur les habitats littoraux ont conduit les scientifiques et les décideurs politiques à développer des plans de conservation et de gestion de ces écosystèmes. Cependant, des conflits inévitables persistent entre la préservation des habitats et de la biodiversité et le développement des exigences économiques (Schlacher et al., 2008a).

Les mesures de conservation applicables au domaine intertidal

Bien qu'il n'existe pas de convention internationale multilatérale spécifique aux zones littorales et côtières, un certain nombre de textes contiennent des dispositions qui permettent de protéger l'espace littoral (Mesnard et Lozachmeur, 2002). Citons tout d'abord la *Convention de Ramsar* relative à la protection des zones humides d'importance internationale ratifiée en 1971 et mise en action à partir de 1975 ou encore la *Convention sur la Diversité Biologique* (CDB ou Convention de Rio) de 1992 dont les objectifs premiers sont la conservation de la biodiversité, l'utilisation durable de ses ressources et le partage juste et équitable des avantages découlant de l'exploitation des ressources génétiques (CDB, 1992). Nous pouvons également citer deux traités internationaux de protection des espaces naturels et des espèces animales : la *Convention de Bonn*, relative à la conservation des espèces migratrices appartenant à la faune sauvage (1979) et la *Convention de Berne*, relative à la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel en Europe (1979).

A l'échelle européenne, la convention pour la protection de l'environnement marin de l'Atlantique Nord-Est (OSPAR), ouverte à la signature en 1992, a remplacé les précédentes conventions de Paris et d'Oslo des pays l'Union Européenne (OSPAR, 1992). Sous ses cinq stratégies environnementales, la convention OSPAR promeut la mise en œuvre d'une approche fondée sur les écosystèmes. Différentes directives issues du droit international ont ensuite été mises en œuvre au niveau communautaire. Un réseau de zones protégées « Natura 2000 » a de ce fait été créé. Les sites sont désignés en application

de la Directive Oiseaux (79/409/CE) relative à la conservation des oiseaux sauvages (1979) et de la Directive Habitats (92/43/CE) relative à la conservation des habitats naturels, de la faune et de la flore sauvages. En juillet 2002, le 6^{ème} programme d'actions environnementales de l'Union Européenne a défini des objectifs et des zones prioritaires en faveur d'actions pour la nature et la biodiversité et a cherché à promouvoir ces actions pour la protection des zones marines. En conséquence, tous les pays européens ont dû s'acquitter de leurs obligations internationales en appliquant les Directives Oiseaux et Habitats à l'environnement marin. La partie marine du réseau « Natura 2000 » se doit d'être un réseau écologique européen cohérent. La France a ainsi proposé ses sites « Natura 2000 » en fonction des habitats inscrits à la Directive Habitats et en fonction des espèces inscrites à la Directive Oiseaux. Les sites choisis sont nommés plus spécifiquement « Zones Spéciales de Conservation (ZSC) » pour ceux désignés en vertu de la Directive Habitat et « Zones de Protection Spéciale (ZPS) » pour ceux désignés en vertu de la Directive Oiseaux. En octobre 2000, le parlement et le conseil européen adoptent une nouvelle directive la « Directive-Cadre sur l'Eau » ou DCE (2000/60/CE) concernant la protection des ressources en eaux douces, saumâtres et salées, superficielles ou souterraines, de transition et côtières. En juin 2008, une nouvelle directive, spécifique cette fois-ci au domaine marin, est finalement mise en œuvre : la « Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin » ou DCSMM (2008/56/CE) dans le but de protéger plus efficacement l'environnement marin au sein de l'Union Européenne. Il s'agit du premier instrument législatif de l'UE relatif à la protection de la biodiversité marine avec comme objectif final d'atteindre le « bon statut écologique » dans les eaux marines de l'UE et l'amélioration de l'état de conservation de la biodiversité marine d'ici 2020. Cette directive rappelle également les objectifs de la CDB et encourage les pays à développer des réseaux d'Aires Marines Protégées (AMP) et à entreprendre des coopérations régionales et transfrontalières (Vong, 2010).

En plus des conventions internationales et des directives européennes, différentes mesures de protection sont mises en place à l'échelle nationale. Ces mesures peuvent être spécifiques aux espaces naturels littoraux : Loi littoral, dispositions relatives au Domaine Public Maritime, Conservatoire du littoral, schémas de mise en valeur de la mer et contrats de baie ; alors que d'autres ne sont pas spécifiques et s'appliquent également au milieu continental telles que les directives territoriales

d'aménagement, les espaces naturels sensibles, les sites classés et inscrits, les réserves naturelles, les arrêtés de biotope, les parcs nationaux et parcs naturels régionaux (Mesnard et Lozachmeur, 2002).

De nombreuses mesures de protections mises en œuvre au niveau international, communautaire et national existent donc et permettent une protection du domaine littoral marin. Cependant, ces différentes mesures se chevauchent régulièrement, démontrant la valeur écologique et biologique des espaces concernés, mais peuvent être à l'origine de désaccords entre les différents acteurs quant à leur gestion/conservation.

Problématiques et objectifs dans un contexte régional

Nous avons choisi comme site d'étude le littoral de la région Nord – Pas-de-Calais et plus particulièrement ses zones intertidales (plages et estuaires) composées de substrats meubles qui représentent 95% du linéaire côtier. Située au sein de la Manche orientale et au sud de la mer du Nord, la région est un secteur côtier sous forte influence anthropique (Halpern et al., 2008), le détroit du Pas-de-Calais étant l'une des routes maritimes les plus fréquentées au monde avec 700 navires par jour (18% du trafic mondial ; Dewarumez et al., 2002). C'est une source de danger potentiel non négligeable en matière de pollution chronique et/ou majeure. Des phénomènes de grande ampleur ont déjà eu lieu sur les côtes de la Manche impactant de façon notable les écosystèmes côtiers : naufrages du Torrey Canyon (1967) au large des côtes de Cornouailles (Royaume-Uni) et de l'Amoco-Cadiz (1978) au large des côtes finistériennes (Dauvin, 1979). Le littoral régional est également un espace naturel fragmenté, la continuité spatiale étant rompue principalement par les zones industrialo-portuaires de Dunkerque, Calais et Boulogne-sur-Mer. A ce jour, les espaces naturels littoraux n'occupent plus que 7 km de rivages dunaires dans le département du Nord alors que seuls 20% des 112 km de côte du département du Pas-de-Calais sont artificialisés (Meur-Férec, 1995). Situé sur la voie de migration Est-Atlantique, le domaine intertidal régional fait également office de corridor, car comme tout domaine intertidal, les estrans du Nord – Pas-de-Calais sont également les milieux abritant de façon privilégiée les oiseaux limicoles (Charadriidae, Scolopacidae, Haematopodidae) en

période de reproduction mais surtout en stationnement migratoire et en hivernage (Marzec et Luczak, 2005 ; Spilmont et al., 2009).

Il apparaît finalement que le littoral de la région Nord – Pas-de-Calais présente la situation paradoxale d’être fortement anthropisé (urbanisation, industrialisation, tourisme, activités récréatives...) mais d’être également protégé grâce au développement de politiques publiques et l’application des directives européennes à cette échelle régionale (Dewarumez et al., 2002).

Dans ce contexte régional, il est donc indispensable de renforcer les connaissances de ces écosystèmes intertidaux meubles (plages et estuaires) aux niveaux descriptifs et fonctionnels et de mettre en évidence les secteurs à forte valeur écologique. Une telle approche est primordiale pour (i) dresser un état des lieux de ces systèmes en cas de perturbation anthropique majeure et (ii) améliorer, voire faciliter, la prise de décisions des mesures de gestion et de conservation par les acteurs politiques et les gestionnaires des espaces naturels.

Partant de ce constat, les problèmes à résoudre sont à la fois à finalités fondamentales et appliquées. « Paradoxalement à la facilité de son accès », le domaine intertidal et plus particulièrement les communautés benthiques semblent beaucoup moins connues que celles du domaine subtidal (Cabioch et Glaçon, 1975 ; Souplet et Dewarumez, 1980 ; Souplet et al., 1980 ; Prygiel et al., 1988 ; Davoult et al., 1988 ; Desroy et al., 2003 ; Foveau, 2009). Depuis quelques années, le laboratoire d’Océanologie et de Géosciences (LOG UMR CNRS 8187) fait l’objet de nombreuses demandes quant à des besoins de connaissances aussi bien descriptives que fonctionnelles (relation avec l’avifaune) de ce milieu intertidal à l’échelle régionale et ce à des fins de gestion/conservation : baie de Canche (Luczak et al., 2002), baie de Wissant (Vallet et Dauvin, 2001), réserve naturelle nationale du Platier d’Oye (Luczak et al., 2008), plage des Hemmes de Marck (état des lieux avant travaux Calais Port 2015 ; Luczak et al., 2010), plage de Petit-Fort-Philippe (suivi de l’impact de la centrale nucléaire de Gravelines ; Dewarumez, 1978 – 2013). Aux échelles nationales et européennes, de nombreux programmes ont également été mis en place et visent à recueillir des données relatives aux habitats côtiers et à référencer les habitats benthiques (le programme national REBENT Réseau BENThique –

<http://www.ifremer.fr/rebent/> ou encore le programme européen MESH Mapping European Seabed Habitats – <http://www.searchmesh.net>). De ces différents travaux résulte la production de cartes des habitats benthiques, outil reconnu comme une première étape essentielle et un point de référence fondamental pour la planification spatiale marine, la gestion et la conservation de ces écosystèmes d'interface (Shumchenia et King, 2010). La majorité des études portant sur les habitats benthiques reposent aujourd'hui sur la classification d'habitats EUNIS (Connor et al., 2004 ; Davies et al., 2004) afin de mettre en place un système commun de classification des habitats à l'échelle européenne (Galparsoro et al., 2012).

A l'échelle régionale, des données nécessaires à la réalisation d'une cartographie des communautés macrozoobenthiques des substrats meubles intertidaux existent mais de façon dispersée pour certains secteurs du littoral. Un travail de compilation de ces données « historiques » est nécessaire en vue d'établir de nouvelles campagnes de terrain pour explorer les zones jusqu'ici non connues. Cette compilation et le traitement de ces données est indispensable pour caractériser les communautés benthiques des sédiments meubles intertidaux et pour aboutir *in fine* à une cartographie à l'échelle du littoral régional. Cette cartographie se veut un outil utile, à la fois pour la société et les usagers du littoral, mais également comme préalable indispensable à toute étude fonctionnelle de ces écosystèmes. **Quelles sont les communautés macrobenthiques présentes sur les estrans meubles de la région Nord – Pas-de-Calais ? Quelle est leur organisation spatiale ?**

Les zones intertidales du littoral régional, situées sur la voie de migration Est-Atlantique, servent également de zones d'alimentation pour de nombreux limicoles en halte migratoire en période d'hivernage et de stationnements pré- et post-nuptiaux. La seconde problématique concerne le rôle trophique de ces estrans sableux au niveau de l'organisation des interactions limicoles (prédateurs) et macrofaune (proies) dans un cadre spatial. De nombreuses études ont en effet démontré que la distribution des limicoles sur les estrans sableux est conditionnée par la présence de leurs ressources alimentaires (Goss-Custard et al., 1977; Piersma et al., 1993; VanDusen et al., 2012). **Cette hypothèse est-elle vérifiée à l'échelle régionale ? Existe-t-il des zones « hot-spot » pour l'accueil des**

limicoles en hivernage ? Quelle est la capacité d'accueil du littoral régional pour les limicoles hivernants ?

Comme mentionné précédemment, le littoral régional est le siège d'une importante urbanisation et industrialisation mais également de nombreuses activités récréatives et touristiques. La troisième problématique concerne donc l'impact de certaines activités anthropiques sur les communautés macrobenthiques des estrans meubles de la région. **Est-ce qu'un aménagement portuaire peut affecter la diversité, les densités, les biomasses et la distribution spatiale de ces communautés ? Cet aménagement peut-il avoir des répercussions sur les consommateurs supérieurs tels que les limicoles par effet de cascade trophique ?** De nombreuses études ont également démontré que les perturbations engendrées directement par l'homme avaient un impact sur la répartition spatiale des limicoles, les empêchant d'accéder aux sites les plus attractifs pour ce qui est des ressources alimentaires ; ces dérangements peuvent même entraîner une désertification du site par les limicoles (Gill et al., 2001b ; Burton et al., 2002a, 2002b ; Goss-Custard et al., 2006). **La présence humaine est-elle un facteur conditionnant la distribution spatiale des limicoles à l'échelle régionale ?**

Ce travail de thèse entre dans le cadre d'un projet de recherche « Biodiversité », le projet MACROFONE (2012-2015) « Les communautés MACROzoobenthiques des sédiments meubles intertidaux du Nord – Pas-de-Calais : structure, FONctionnement Ecologiques, relations avec l'avifaune hivernante » porté par le Dr. Christophe Luczak (Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences UMR 8187) et financé par la région Nord – Pas-de-Calais et la Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité (FRB).

Organisation du mémoire

Ce mémoire de thèse est composé d'articles publiés et en préparation.

Le premier chapitre de ce mémoire est consacré à la présentation du site d'étude : le littoral de la région Nord – Pas-de-Calais. Quatre principaux points seront abordés notamment le contexte environnemental, les différents habitats et la biodiversité qu'accueille le littoral régional, les impacts anthropiques rencontrés ainsi que les mesures de gestion et de protection mises en place jusqu'à ce jour.

Le second chapitre a pour but de présenter et décrire les différentes communautés macrobenthiques rencontrées sur les zones intertidales meubles du littoral Nord – Pas-de-Calais en matière de diversité, densités, biomasses et de distribution spatiale. La zonation de ces différentes communautés macrobenthiques sur les estrans meubles régionaux est mise en évidence. Enfin, les communautés macrobenthiques observées à l'échelle régionale ont été reliées à la classification d'habitats EUNIS, classification commune aujourd'hui adoptée à l'échelle européenne pour caractériser les habitats. Ce chapitre fait ainsi l'objet d'un fascicule cartographique destiné aux usagers du littoral, gestionnaires et scientifiques et d'une publication parue dans la revue *Continental Shelf Research* répondant aux questions suivantes : **Quelles sont les communautés macrobenthiques présentes sur les estrans meubles de la région Nord – Pas-de-Calais ? Quelle est leur organisation spatiale ? La typologie d'habitats EUNIS est-elle applicable aux estrans meubles du nord de la France ?**

Le troisième chapitre se focalise sur l'étude des limicoles en hivernage sur le littoral régional. Nous nous sommes intéressés à la distribution spatiale de ces limicoles sur les estrans meubles au niveau spécifique et global afin de mettre en évidence les zones à enjeux de conservation pour leur accueil en période hivernale. Nous avons également testé si leur répartition était conditionnée par la distribution et l'abondance de leurs ressources alimentaires (i.e. biomasse de la macrofaune benthique). Enfin, nous avons appréhendé la notion de capacité d'accueil d'un site pour les limicoles en estimant leurs besoins énergétiques et leurs consommations sur les différents secteurs meubles du

littoral Nord – Pas-de-Calais. Ce chapitre se compose de deux publications dans des revues scientifiques naturalistes. Une première parue dans la revue régionale *Le Héron* qui répond aux questions suivantes : **La répartition des limicoles hivernants est-elle liée à l'abondance et à la répartition de leurs ressources alimentaires à l'échelle régionale ? Existe-t-il des zones « hot-spot » pour leur accueil en période d'hivernage ?** Une seconde publication, en préparation pour la revue *Alauda*, qui répond à la problématique suivante : **Quelle est la capacité d'accueil du littoral régional pour les limicoles hivernants ?**

Le quatrième chapitre a pour objectif de mettre en lumière les possibles conséquences des perturbations anthropiques sur les communautés benthiques des sédiments meubles et sur les limicoles hivernants de la région. Dans un premier temps, nous avons choisi comme site d'étude la plage des Hemmes de Marck située à l'Est de Calais et nous avons testé si les aménagements portuaires (extension du port et construction d'une digue à l'Ouest de la plage en 1984) pouvaient avoir une influence sur les communautés macrobenthiques (i.e. diversité, densités, biomasses, distribution spatiale) et de ce fait un impact sur les limicoles hivernants par effet de cascade trophique. Dans un deuxième temps, nous avons étudié si la distribution spatiale des limicoles au sein d'un estuaire, la baie de Canche, était conditionnée par leurs ressources alimentaires et/ou par des perturbations anthropiques directes (i.e. présence humaine sur l'estran) à plusieurs périodes de l'année : en hivernage et aux périodes pré- et post-nuptiales. Ce chapitre se compose de deux publications. La première, publiée dans la revue *Biological Conservation* et concernant le site des Hemmes de Marck, répond aux questions suivantes : **Est-ce qu'un aménagement portuaire peut affecter la diversité, les densités, les biomasses et la distribution spatiale des communautés macrobenthiques ? Cet aménagement peut-il avoir des répercussions sur les consommateurs supérieurs tels que les limicoles par effet de cascade trophique ?** La seconde publication, concernant le site de la baie de Canche et en préparation pour la revue *Journal of Applied Ecology*, répond aux questions suivantes : **A l'échelle locale, quels facteurs conditionnent la distribution spatiale des limicoles : la répartition et l'abondance de leurs ressources alimentaires ou la présence humaine?**

Le cinquième chapitre est une synthèse générale de ce travail et énonce les perspectives notamment dans l'optique d'une amélioration des mesures de préservation et de conservation des zones intertidales meubles à l'échelle régionale.

Chapitre I

Le littoral Nord – Pas-de-Calais : caractéristiques environnementales, enjeux écologiques et socio-économiques



Crédits photographiques : © Olivier Glippa. Epis de la plage de Sangatte (haut gauche), chars à voiles et centrale nucléaire de Gravelines en arrière-plan (haut droit). © Adrien Cartier. Détroit du Pas-de-Calais avec un porte-conteneur et les côtes anglaises du Kent (bas).

I - Caractéristiques environnementales générales du littoral Nord – Pas-de-Calais

1. Contexte géographique et géomorphologique

Situé en Manche orientale et au sud de la mer de Nord, mers épicontinentales de faibles profondeurs (50 mètres en moyenne pour un maximum de 100 mètres ; Dauvin, 2012), le littoral Nord – Pas-de-Calais s'étend sur un linéaire côtier de 140 km depuis la frontière belge, située au nord-est, jusqu'à la baie d'Authie, située au sud-ouest (Figure I-1). Ce littoral est caractérisé par une façade nord, orientée sud-ouest/nord-est, et une façade ouest, orientée nord/sud.

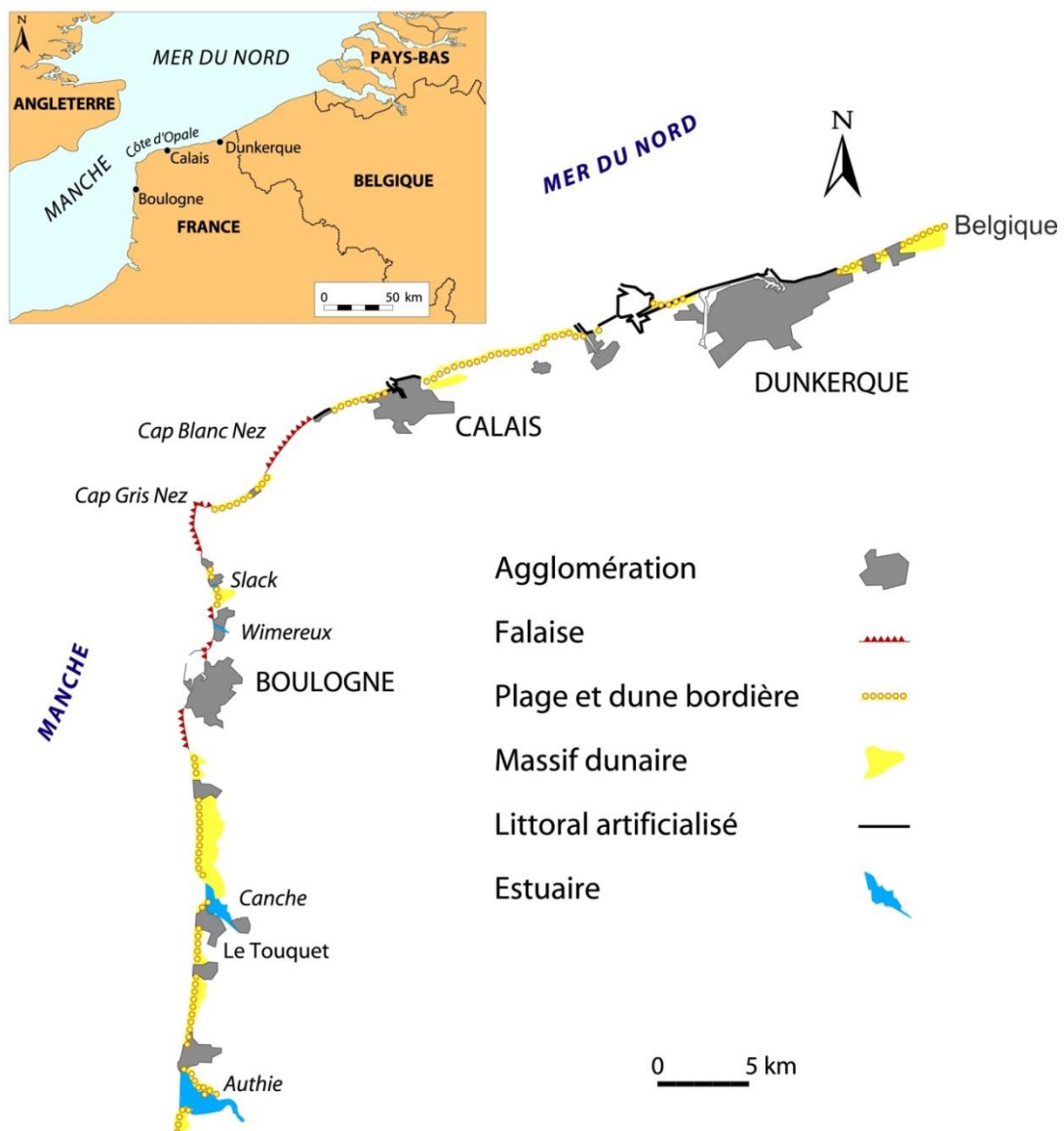


Figure I-1 : Localisation des principaux types de littoraux de la région Nord – Pas-de-Calais (d'après Héquette, 2010).

La côte située entre Calais et la frontière belge marque la limite entre la mer du Nord et la plaine maritime flamande située en arrière, zone basse qui peut être située sous le niveau moyen de la mer et protégée par un long cordon dunaire étroit s'étendant jusqu'à la Belgique. En raison de la présence des agglomérations de Calais et Dunkerque, ce cordon n'est cependant pas continu (Augris et al., 1990). A l'approche des Caps Blanc-Nez et Gris-Nez et au niveau de la baie de Wissant, la côte se dessine en falaises de plus en plus abruptes. Quelques petits estuaires comme celui de la Slack et du Wimereux découpent la côte où des massifs dunaires peuvent se développer (les Dunes de la Slack). Cette zone correspond au Boulonnais qui s'étend sur 40 km depuis le Cap Blanc-Nez (Sangatte - Escalles) jusqu'au sud de Boulogne-sur-Mer et est caractérisée par des falaises datant de l'ère secondaire (Jurassique et Crétacé), essentiellement composées de carbonates. Cette zone marque également la limite méridionale de la plaine flamande et la limite géographique entre la mer du Nord et la Manche orientale. Les estrans sableux, présents au pied des falaises, laissent parfois entrevoir un platier rocheux ainsi que des blocs issus de l'érosion progressive des falaises (Pierre, 2005). A partir du sud de Boulogne-sur Mer, le littoral est de nouveau caractérisé par des estrans sableux et délimité par un long cordon dunaire entrecoupé par deux estuaires : la baie de Canche (800 ha) et la baie d'Authie (1300 ha) (Figure I-1).

2. Caractéristiques climatiques et hydrodynamiques

a- Contexte climatique

Le littoral de la région Nord – Pas-de-Calais bénéficie d'un climat de type océanique. Les amplitudes thermiques sont faibles, les hivers doux et les étés plutôt frais. Il existe cependant des disparités climatiques entre les villes du littoral en fonction de leur orientations par rapport à la mer et donc par rapport aux vents dominants (Le Cam et Baraer, 2011).

Le littoral est soumis à deux types de régimes de vents (Figure I-2):

- Le plus fréquent, caractérisé par des vents de secteurs sud - sud-ouest (SSW) ou ouest - sud-ouest (WSW).

- Le second, caractérisé par des vents provenant du secteur nord à nord-est (N à NE). Ces vents, plus rares, sont généralement plus intenses et provoquent des conditions d'agitation non négligeables sur la côte (Le Cam et Baraer, 2011).

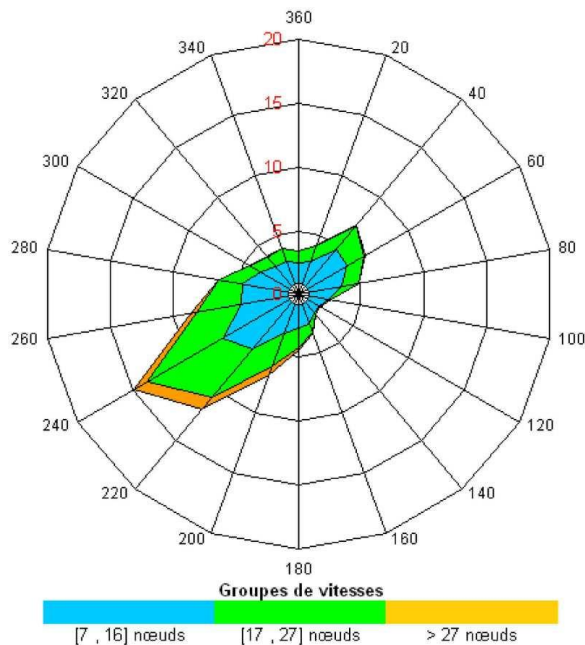


Figure I-2 : Rose des vents annuels dans le Pas-de-Calais par 50°9 N et 1°3 E (d'après Le Cam et Baraer, 2011).

b- Contexte hydrodynamique

La marée

Le marnage bordant le sud de la mer du Nord et la Manche orientale est de type macrotidal (> 4 mètres) à mégatidal (> 8 mètres). Il subit une forte amplification due à la bathymétrie peu profonde et à l'action de la force de Coriolis sur les côtes françaises (Salomon et Breton, 1991). De ce fait, le marnage est décroissant du sud vers le nord, atteignant environ 9 mètres en vive-eau au niveau de la baie de Somme et 5 mètres au niveau de la frontière belge (Castel et al., 1997 ; Lazure et Desmare, 2011 ; Figure I-3).

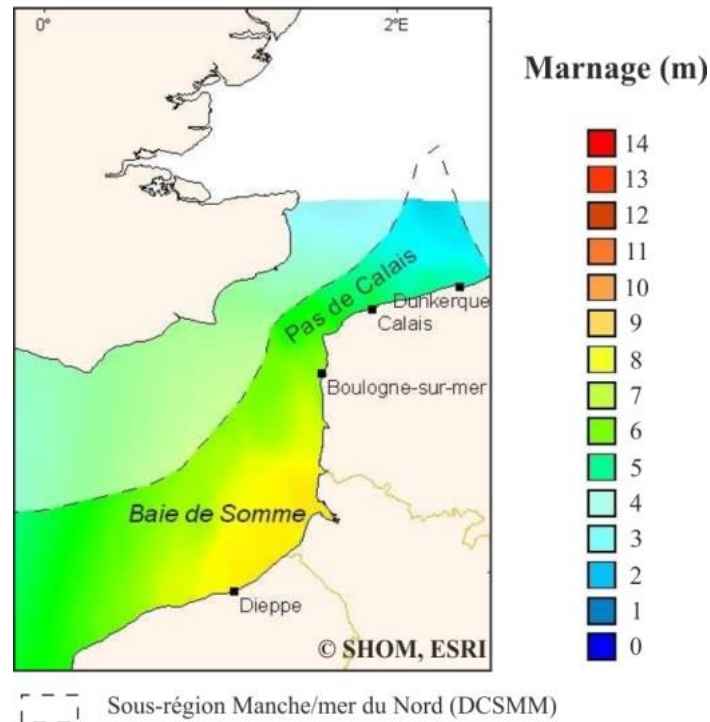


Figure I-3 : Marnage en Manche orientale et au sud de la mer du Nord (modèle de marée CSTFRANCE ; modifié de Lazure et Desmare, 2011).

Le régime tidal est de type semi-diurne (période de 12,4 heures), impliquant deux basses mers et deux pleines mers par jour et une périodicité bimensuelle responsable du cycle de vive-eau et de morte-eau.

Spatialement, les courants de marée s'accroissent à l'entrée du détroit du Pas-de-Calais et suivent, sur les côtes françaises, l'inclinaison du trait de côte au Cap Gris-Nez. Le courant de flot, lié à la phase montante de la marée, est ainsi dirigé vers le nord sur la façade de la Manche orientale et vers l'Est sur la façade de la mer du Nord. Le courant de jusant, lié à la phase descendante de la marée, est dirigé vers le sud sur la façade Manche orientale et vers l'Ouest sur la façade de la mer du Nord.

L'intensité des courants de marée au large est considérable puisqu'elle peut atteindre, lors de marées de vives eaux, des vitesses supérieures à 1 m.s^{-1} . Elle est en revanche affaiblie au cours des marées montantes et descendantes, atteignant $0,30 \text{ m.s}^{-1}$ en moyenne au cours de la marée montante et $0,15 \text{ m.s}^{-1}$ en moyenne au niveau de la côte et des estrans (Lazure et Desmare, 2011 ; Figure I-4).

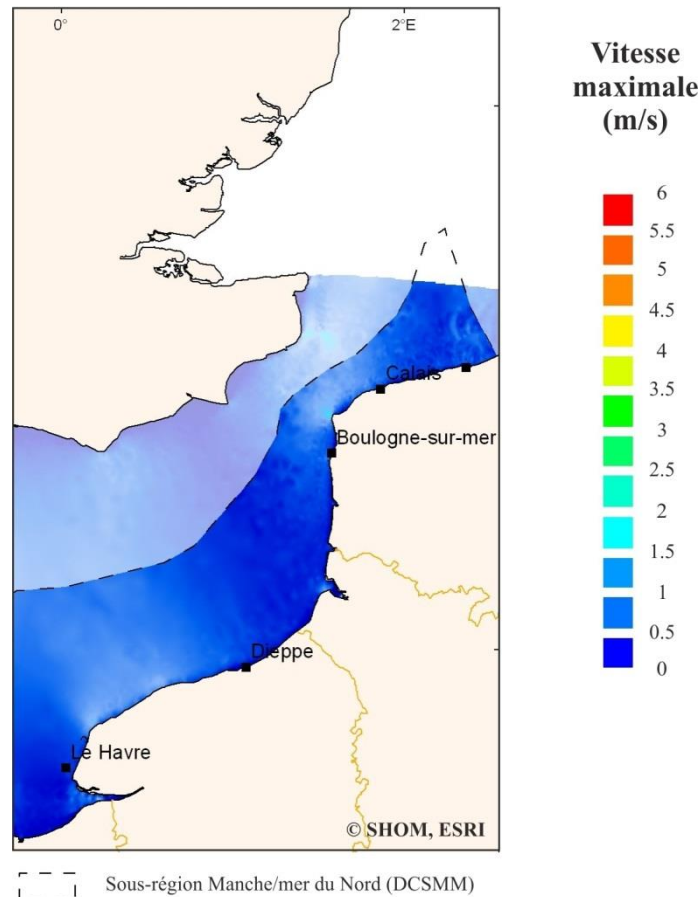


Figure I-4 : Vitesses maximales en vives eaux moyennes en Manche orientale et au sud de la mer du Nord (modifié de Lazure et Desmare, 2011).

L'exposition aux vagues

Sur le littoral Nord – Pas-de-Calais, les directions de vagues enregistrées au déferlement sont essentiellement de secteur sud-ouest sur la façade Manche orientale et de secteur nord à nord-ouest sur la façade mer du Nord.

Sur les côtes de la mer du Nord, les conditions modales sont caractérisées par des hauteurs significatives au large comprises entre 0,5 et 1,5 mètres (Bonnefille et al., 1971 ; Arduin et Accenci, 2011 ; Figure I-5), provoquant des hauteurs de houle à la côte inférieures à 1,2 mètres dans 80% des cas (Cliques et Lepetit, 1986). En revanche, sur les côtes de la Manche orientale, les houles au large proviennent du secteur sud-ouest à ouest. Cependant, en raison de la présence de nombreux bancs sableux, la houle y est réfractée et arrive avec une provenance ouest-sud-ouest à sud-ouest (Sipka, 1998). Les conditions modales y sont donc similaires, puisque dans 80% des cas, les hauteurs de vagues ne dépassent pas 1,2 mètres (Cliques et Lepetit, 1986).

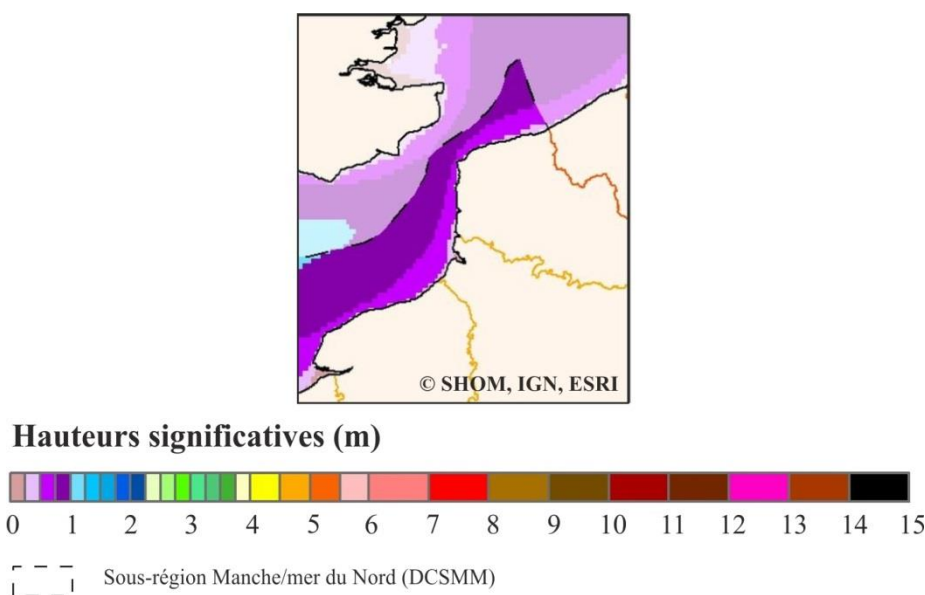


Figure I-5 : Hauteurs moyennes significatives des vagues en Manche orientale et au sud de la mer du Nord (modifié d’Arduin et Accensi, 2011).

3. Caractéristiques morphologiques et sédimentaires

a- En domaine côtier

Les fonds marins du Nord – Pas-de-Calais sont constitués par deux entités distinctes : un substratum rocheux datant des ères secondaire et tertiaire et une couverture sédimentaire constituée principalement de cailloutis, de graviers et de sables. Lorsque cette couverture sédimentaire est absente, la roche sous-jacente apparaît ; c’est le cas notamment devant les falaises du Boulonnais. Du sud de la baie de Somme jusqu’à la frontière belge, les fonds sont ainsi caractérisés par un ensemble de bancs sableux qui forment des reliefs imposants variant de 10 à 25 mètres de hauteur, de 1 à 6 km de largeur et de 2 à 75 km de longueur (Augris et al., 1990). Sur la façade de la Manche, les « Bancs du Pas-de-Calais » (Bassure de Baas, le Vergoyer et le Battur) débutent devant la Picardie, où la largeur est importante, et se rapprochent progressivement de la côte vers Boulogne-sur-Mer pour disparaître au niveau du détroit du Pas-de-Calais. Sur la façade de la mer du Nord, notamment devant le littoral dunkerquois, les bancs sont plus nombreux et disposés parallèlement à sub-parallèlement au rivage (Héquette et Aernouts, 2010) : ils appartiennent aux « Bancs des Flandres » et se prolongent devant la Belgique et les Pays-Bas. Ces bancs sont de plus petite taille et leur sommet, élevé, peut même émerger à basse mer. (Augris et al., 1990 ; Figure I-6).

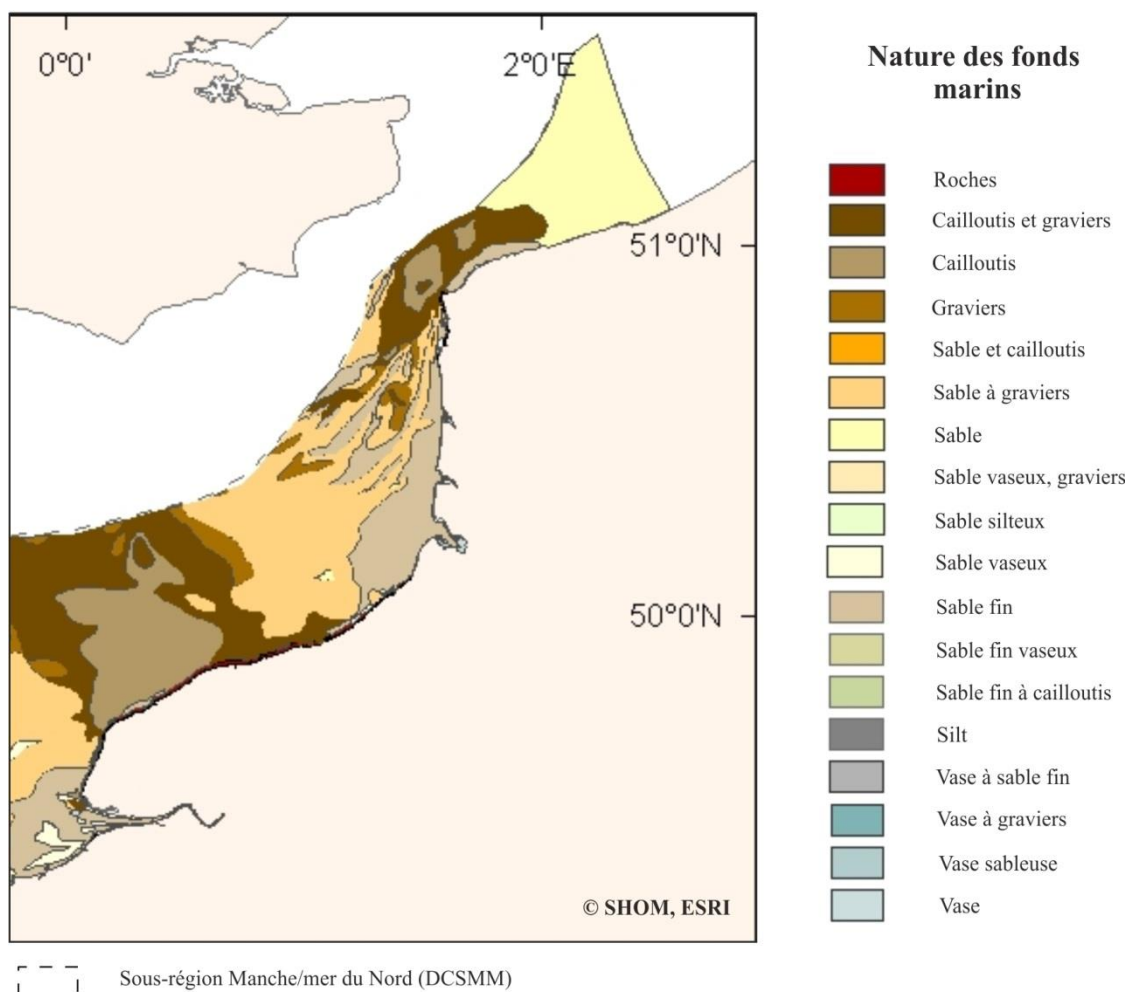


Figure I-6 : Nature des fonds marins de la Manche orientale et du sud de la mer du Nord (modifié de Garlan et Marchès, 2011).

b- En domaine intertidal

Caractéristiques morphologiques des plages

Les zones intertidales du Nord – Pas-de-Calais sont majoritairement constituées de plages sableuses. Ces plages sont caractérisées par des barres intertidales (« Ridges and Runnels »), des pentes douces et une granulométrie prépondérante de sables moyens à fins (Cartier, 2011).

Selon la classification de Masselink et Short (1993) qui relie le paramètre de Dean (1973) ($\Omega = H_b/W_s \cdot T$; où H_b est la hauteur des vagues en mètres, W_s la vitesse de chute moyenne des particules et T la période modale des vagues) au paramètre adimensionnel RTR (Relative Tidal Range, marnage relatif), il est possible de déterminer la morphologie du type de plages présentes sur le littoral Nord – Pas-de-Calais (Figure I-7).

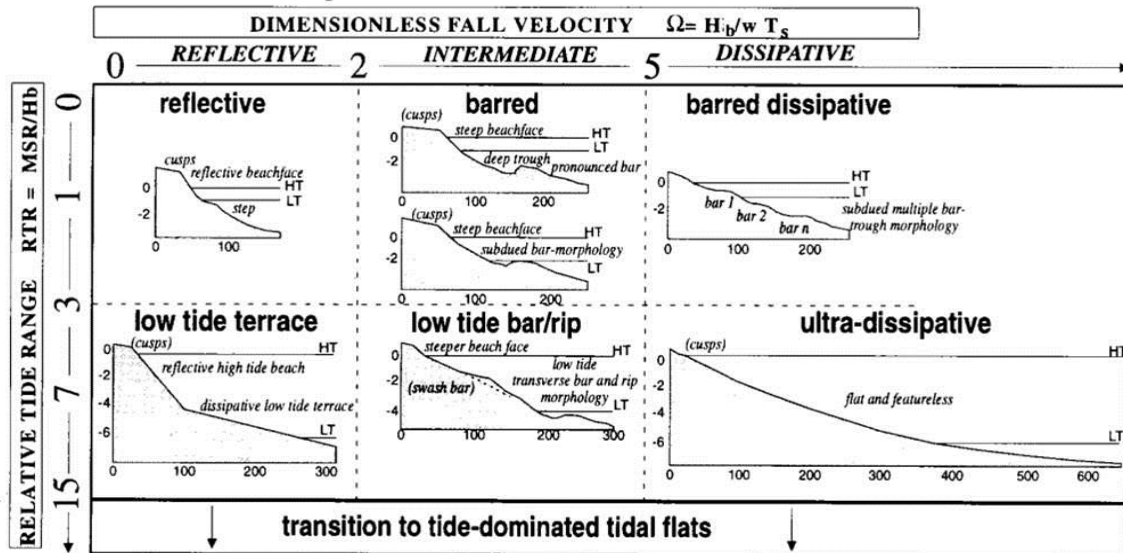


Figure I-7 : Classification du type de plage selon Masselink et Short (1993) en fonction de la vitesse de chute des particules (Dean, 1973) et du marnage relatif (RTR).

L'extraction des données topographiques (LIDAR), disponibles pour une majorité des plages de la région Nord – Pas-de-Calais, nous a permis d'estimer la largeur de chacune de ces plages (du pied de dune au 0 mètre) et de calculer leurs pentes afin de caractériser leur morphologie (travail réalisé en collaboration avec Arnaud Héquette et Adrien Crapoulet ; Equipe 4 « Dynamique côtière actuelle et récente » de l'UMR CNRS 8187 LOG).

En utilisant uniquement le paramètre de Dean (Ω), les plages sont dites de type intermédiaire à dissipative avec la présence de barres (Tableau I-1). En revanche, d'après la classification de Masselink et Short (1993), les plages sont toutes considérées comme ultra-dissipatives (UD) et totalement dénuées de barres intertidales, le Relative Tidal Range (RTR) étant toujours supérieur à 7. Or, nos observations de terrain ont confirmé qu'il s'agissait de plages à barres dissipatives (alternance de barres/bâches ou ridges/runnels) dans la majorité des cas (Figure I-8).



Figure I-8 : Systèmes de barres/bâches en baie de Wissant (© Adrien Cartier).

La classification de Masselink et Short (1993) n'apparaît donc pas adaptée pour caractériser la morphologie des plages du littoral Nord – Pas-de-Calais. Cependant, Scott et al. (2011) ont établi une nouvelle classification à partir de la morphologie des plages d'Angleterre et du Pays de Galles permettant de caractériser plus précisément les plages dites « intermédiaires » et « dissipatives ». En incluant de nouvelles catégories telles que « les plages dissipatives à barres intertidales », cette classification se révèle plus conforme pour caractériser la morphologie des plages du Nord – Pas-de-Calais (Figure I-9).

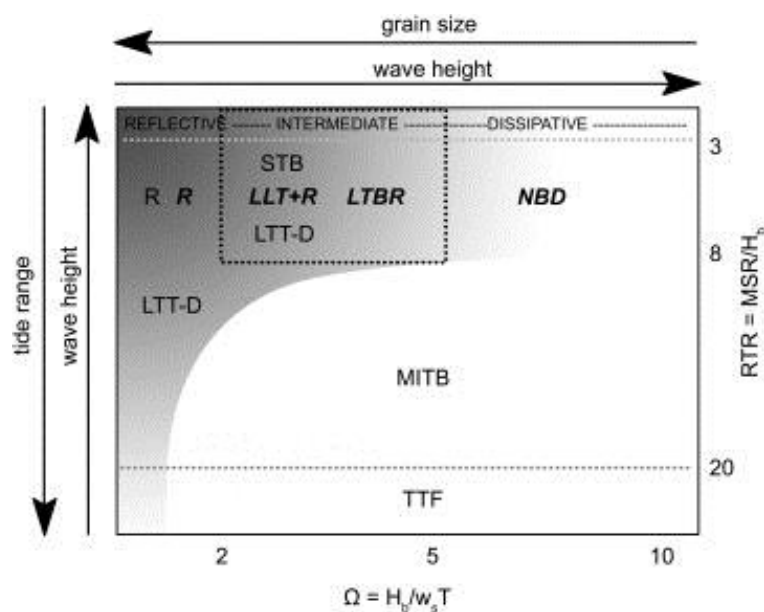


Figure I-9 : Diagramme conceptuel de la morphodynamique des plages en fonction du paramètre de Dean (Ω) et du relative tidal range (RTR) d'après Scott et al. (2011).

En effet, en suivant cette classification, les plages du littoral sont qualifiées, en majorité, de type « Multiple inter-tidal barred » (MITB ; Tableau I-1). Les plages sont caractérisées par des pentes douces ($0,5 - 1,5^\circ$) avec une zone intertidale comprise entre 300 – 800 m et des barres parallèles à l'estran (3 - 6) interrompues par des zones de drainage (bâches). Le sédiment est constitué de sables moyens à fins. La hauteur des vagues (H_b en mètres) est comprise entre 0,4 et 0,8 mètres et la période des vagues (T en secondes) est comprise entre 3 et 5 secondes. Le régime est macrotidal ($MSR=4.2-6.5$).

Trois sites sont cependant classés comme « Transition to tidal flats » (TTF) : la plage des Hemmes de Marck et la plage au sud d'Oye (i.e. sites Marck D, Marck C et Oye dans le Tableau I-1). Ces plages ont des pentes très faibles (pente $< 0,5^\circ$) et ne présentent pas de barres. La zone intertidale y est très large (800 - 1000m ; Héquette et Crapoulet, communication personnelle).

Tableau I-1 : Classification des plages du littoral Nord – Pas-de-Calais en fonction du paramètre de Dean (Ω) et des classifications de Masselink et Short (1993) et Scott et al. (2011).

Sites	Width of the beach (m)	Mean breaker height (m) Hb	Sediment fall velocity (m.s-1) Ws	Slope (°)	Dean parameter		Relative Tidal Range (m) RTR	Classification (Masselink & Short, 1993)	Classification (Scott et al., 2011)
					Ω	Conclusion			
Bray-Dunes	311	0,6	0,019	0,99	7,78	UD	9,08	UD	MITB
Zuydcoote	192	0,6	0,021	0,87	7,25	UD	9,08	UD	MITB
Oye I	223	0,6	0,028	1,78	5,42	UD	9,75	UD	MITB
Oye E	166	0,6	0,029	1,29	5,14	UD	9,75	UD	MITB
Oye A	815	0,6	0,028	0,41	5,29	UD	9,75	UD	TTF
Marck D	877	0,6	0,026	0,37	5,85	UD	10,83	UD	TTF
Marck C	796	0,6	0,024	0,36	6,14	UD	10,83	UD	TTF
Blériot	246	0,6	0,030	1,11	4,92	Intermediate	11,21	UD	MITB
Sangatte	137	0,6	0,035	1,10	4,34	Intermediate	11,21	UD	MITB
Escalles	243	0,6	0,032	0,86	4,65	Intermediate	11,21	UD	MITB
Strouanne	325	0,6	0,033	0,92	4,57	Intermediate	11,58	UD	MITB
Wissant Nord	281	0,6	0,033	0,96	4,56	Intermediate	11,58	UD	MITB
Tardighen	196	0,6	0,024	1,43	6,16	UD	11,58	UD	MITB
Audresselles	104	0,6	0,027	1,36	4,49	Intermediate	12,92	UD	MITB
Ambleteuse	129	0,6	0,026	1,71	4,59	Intermediate	12,92	UD	MITB
Slack	176	0,6	0,023	1,05	5,13	UD	12,92	UD	MITB
Pointe aux Oies	203	0,6	0,020	0,80	5,98	UD	12,92	UD	MITB
Equihen	297	0,6	0,026	0,85	4,62	Intermediate	12,92	UD	MITB
Hardelot	257	0,6	0,025	0,80	4,78	Intermediate	12,92	UD	MITB
Touquet Nord	336	0,6	0,025	0,65	4,87	Intermediate	13,92	UD	MITB
Touquet sud	288	0,6	0,025	0,72	4,79	Intermediate	13,92	UD	MITB
Touquet-Stella	268	0,6	0,024	0,80	5,07	UD	13,92	UD	MITB
Stella centre	401	0,6	0,028	1,37	4,26	Intermediate	13,92	UD	MITB
Stella sud	340	0,6	0,028	0,80	4,27	Intermediate	13,92	UD	MITB
Merlimont sud	375	0,6	0,025	0,92	4,76	Intermediate	14,04	UD	MITB
Berck	351	0,6	0,026	0,69	4,66	Intermediate	14,17	UD	MITB

Dynamique sédimentaire des plages

À l'échelle régionale, le littoral du Nord – Pas-de-Calais est caractérisé par une évolution différentielle en termes d'érosion et d'accrétion (Figure I-10). En effet, les plages situées au sud de Boulogne-sur-Mer sont plutôt en érosion, avec un recul d'environ 40 mètres entre 1963 et 2000. Le sud de la baie de Wissant est la zone la plus en érosion et le recul du trait de côte atteint 115 mètres en moyenne, la partie située au nord de la baie étant en accrétion. D'autres secteurs sont en revanche en nette accrétion : les Hemmes de Marck et Oye-Plage, avec des accrétions supérieures à 120 et 129 mètres respectivement, et l'Est de Dunkerque, avec une accrétion supérieure à 13 mètres (Chaverot, 2006).

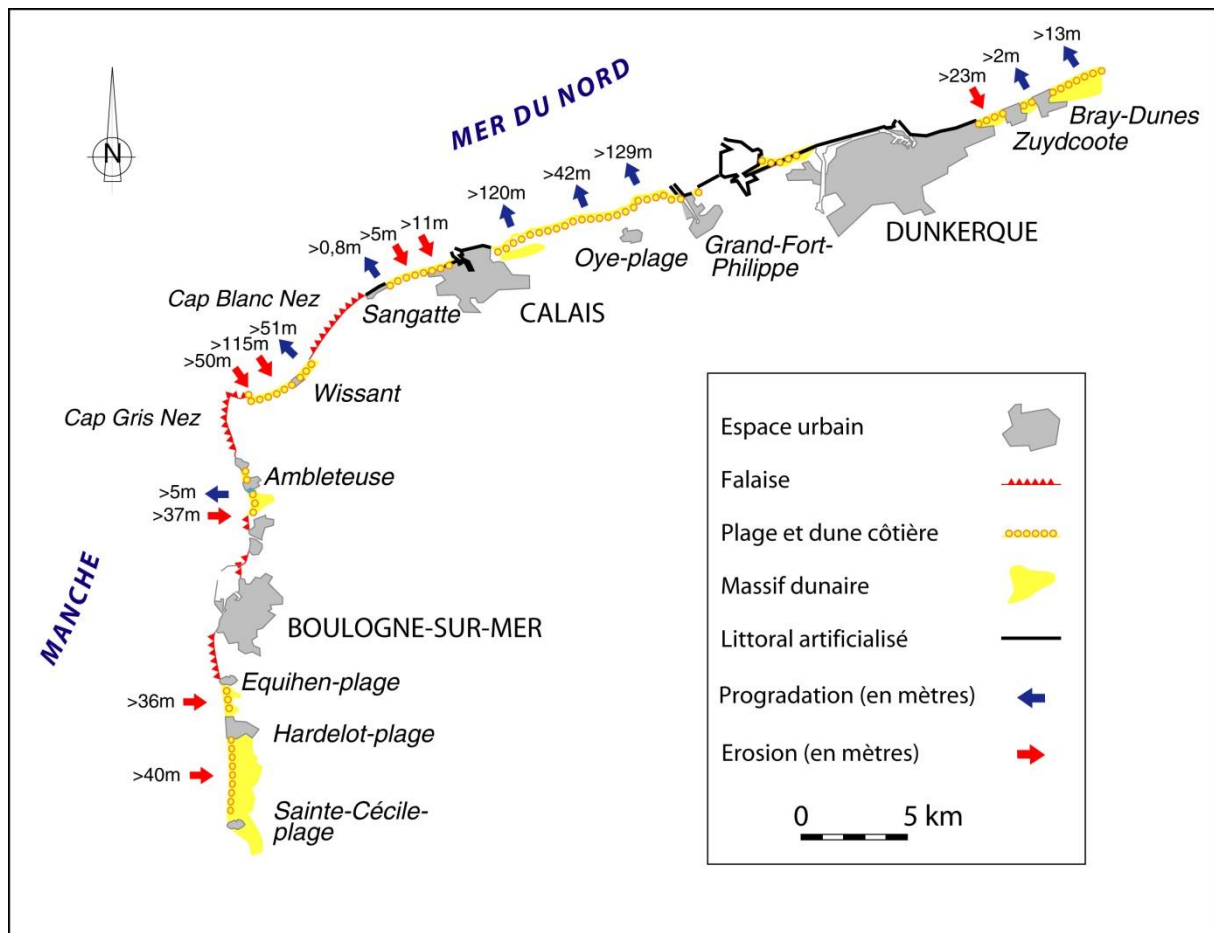


Figure I-10 : Evolution du trait de côte du Nord – Pas-de-Calais entre 1963 et 2000 (d'après Chaverot, 2006).

Les travaux sur la morphodynamique des littoraux meubles du Nord – Pas-de-Calais menés ces dernières années (Battiau-Queney et al., 2003; Ruz et Meur-Férec, 2004; Héquette et al., 2009), et notamment l'étude de l'évolution du trait de côte en réponse aux forçages météo-marins au cours de la deuxième moitié du XX^{ème} siècle (Clabaut et al., 2000; Vasseur et Héquette, 2000; Chaverot, 2006), ont montré une grande variabilité de l'évolution spatiale du trait de côte. Ces changements de la dynamique sédimentaire reflètent la complexité et la grande variabilité spatiale et temporelle des interactions qui existent entre les différents facteurs qui peuvent être à l'origine des phénomènes d'érosion et d'accrétion le long de ces côtes (e.g. régime des houles, gradients d'énergie le long des côtes, intensité des courants de marée, actions anthropiques ; Héquette, 2010). Cependant, à cette échelle de temps (i.e. quelques décennies), l'évolution du trait de côte paraît fortement liée à des variations du bilan sédimentaire à grande échelle spatiale, incluant les petits fonds où les mouvements de bancs sableux peu profonds semblent jouer un rôle primordial dans la dynamique morpho-sédimentaire littorale (Aernouts et Héquette, 2006; Anthony et al., 2006; Héquette et Aernouts, 2010).

II - Les enjeux écologiques, socio-économiques et de conservation sur le littoral Nord – Pas-de-Calais

1. Un littoral caractérisé par une importante richesse patrimoniale

Le littoral de la région Nord – Pas-de-Calais dispose de milieux naturels variés. Ce littoral est caractérisé par des milieux dunaires et des falaises puis des estrans rocheux (i.e. cordons de galets et platiers) et sableux (plages et estuaires) ; des zones portuaires sont également présentes sur certains secteurs (Boulogne-sur-Mer, Calais et Dunkerque). Ces différents milieux font de ce littoral un haut lieu de la biodiversité régionale et transfrontalière (Figure I-11) et abritent des espèces végétales et animales à haute valeur patrimoniale (Dauvin et Lozachmeur, 2006), espèces ayant un statut particulier au sein de l'écosystème et qu'il convient par conséquent de conserver en priorité (Godet, 2008).



Figure I-11 : Types d'habitats rencontrés sur le littoral Nord – Pas-de-Calais (© Céline Rolet, Moàna Gothland).

a- Les falaises

Les falaises, localisées dans le Boulonnais et dans la région des caps Gris-Nez et Blanc-Nez, représentent des richesses biologiques et géomorphologiques remarquables (Deboudt, 2005). Les falaises calcaires du Cap Blanc-Nez sont les seules falaises crétaciques littorales de la région Nord –

Pas-de-Calais (Figure I-12a) ; celles du Cap Gris-Nez et du Cran aux Œufs sont le seul exemple de falaise européenne à soubassement de marnes Kimméridgiennes recouvertes de sables et de lentilles de grès du Portlandien dont l'agrégat forme ces lits de blocs en forme d'œufs si caractéristique (Figure I-12b). Ces sites sont uniques sur le plan des habitats, puisqu'ils abritent des richesses végétales inféodées aux systèmes littoraux nord - atlantiques de la Manche Orientale et de la Mer du Nord (Géhu, 1975). De plus, les platiers rocheux développés à leur pied hébergent une des plus intéressantes zonations d'algues marines du Nord de la France (INPN, 2014). Certaines de ces falaises accueillent des oiseaux pendant leur période de reproduction tels que les Fulmars boréaux *Fulmarus glacialis* au niveau de la Pointe de la Crèche (Wimereux). Le secteur du Cap Blanc-Nez abrite également des colonies reproductrices de Fulmars boréaux (30-50 couples), de Mouettes tridactyles *Rissa tridactyla* (1300 couples) et de Goélands argentés *Larus argentatus*. Le Faucon pèlerin *Falco peregrinus*, le Goéland brun *Larus fuscus* et le Goéland marin *Larus marinus* sont également notés nicheurs (Dumont et Quatrelivre, 2009).



Figure I-12 : (a) Falaise calcaire du Cap Blanc-Nez datant du Crétacé (© Céline Rolet) et (b) falaise à soubassement de marnes Kimméridgiennes du Cran aux Œufs (© Olivier Glippa).

b- Les dunes

En alternance avec les falaises, les dunes constituent une composante géomorphologique majeure du littoral Nord – Pas-de-Calais et accueillent des phytocénoses originales, souvent à fort degré d'endémisme (Géhu, 1975, 1978). De la frontière belge à la baie d'Authie, un certain nombre de complexes dunaires sont présents : les **dunes de Flandres** (dune Dewulf, dune Marchand et dune du

Perroquet) au nord de Dunkerque, les **dunes du fort Mahon** à l'ouest de Calais, les **dunes de la baie de Wissant** (dunes d'Amont, d'Aval et du Châtelet), les **dunes de la Slack** (entre Ambleteuse et Wimereux), les **dunes du Mont-Saint-Frieux**, les **dunes de Mayville**, les **dunes de Stella – Merlimont** et les **dunes de Berck**. Abrisant chacune des espèces emblématiques et patrimoniales, elles sont cependant toutes caractérisées par les habitats dunaires nord-atlantiques typiques des côtes de la Manche Orientale (Figure I-13) : les dunes mobiles du cordon littoral à oyats (*Ammophila arenaria* ; dunes blanches), les dunes à argousiers (*Hippophaë rhamnoides*) et les dunes côtières fixées à végétation herbacée (dunes grises). Environ 70 espèces d'oiseaux nichent dans ces dunes et utilisent ces sites, situés sur une grande voie de migration, lors d'escales ou pour hiverner (<http://www.conservatoire-du-littoral.fr/>).



Figure I-13 : Dune Dewulf située à l'Est de Dunkerque sur les communes de Leffrinckoucke, Ghyvelde et Zuydcoote (© Adrien Cartier). Dune bordière colonisée par les oyats (*Ammophila arenaria*) puis dune à argousiers (*Hippophaë rhamnoides*).

En arrière des dunes proprement dites peuvent se développer des **pannes dunaires humides** (ou lettres dunaires humides ou dépressions humides intra-dunales ; Figure I-14). Elles sont générées par des phénomènes géomorphologiques complexes avec un rôle majeur joué par le vent dans les cordons dunaires peu végétalisés, et donc très mouvants, dont l'érosion jusqu'au niveau de la nappe phréatique permet l'affleurement des eaux en période hivernale. Les dépressions creusées dans les dunes voient alors se développer un ensemble d'habitats très particuliers qui vont s'agencer et s'étendre au gré des fluctuations de la nappe phréatique et de la dynamique naturelle des végétations. Ces dépressions humides dunaires hébergent des communautés végétales tout à fait originales, tant en comparaison des végétations à l'échelle régionale qu'à l'échelle du littoral français (ARCH, 2014). Des mares

« permanentes » peuvent parfois se développer, mais ces dernières restent très localisées sur le littoral régional, les plus connues étant les marais de Tardinghen, les mares situées au Platier d'Oye et aux Hemmes de Marck et en baies de Canche et d'Authie. Certaines d'entre elles sont utilisées pour des activités cynégétiques (Figure I-15).



Figure I-14 : Panne dunaire humide localisée au Platier d'Oye avec présence d'argousiers (*Hippophaë rhamnoides*) au premier plan (© Christophe Luczak).



Figure I-15 : Mare de panne dunaire humide localisée au Platier d'Oye avec une hutte de chasse à l'arrière-plan (© Christophe Luczak).

c- Les estrans rocheux

Les platiers rocheux

Les zones rocheuses se situent principalement entre Wimereux (Pointe de la Crèche) et le Cap Gris-Nez. Le milieu rocheux intertidal se caractérise par trois zones (Castric-Fey et al., 1997) :

- L'**étage supralittoral**, situé au-dessus des hautes mers de vives eaux, n'est recouvert que lors des grandes marées d'équinoxe. Cet étage est caractérisé par une succession de lichens (*Xanthoria parietina*, *Verrucaria mauria* et *Caloplaca marina*) et abrite un nombre restreint d'animaux tels que le Gastéropode *Littorina neritoides* et le Crustacé Amphipode *Ligia oceanica*.
- L'**étage médiolittoral**, délimité par le niveau moyen des hautes mers de vives eaux et par le niveau moyen des basses mers de vives eaux, est la zone de balancement des marées. Cet étage est caractérisé par une succession de ceintures algales accompagnée d'une faune spécifique :
 - La **ceinture à *Pelvetia canaliculata*** qui marque une transition avec l'étage supralittoral. On y retrouve une flore réduite (quelques algues vertes) et une faune constituée de Gastéropodes (*Littorina saxatilis*) et de Crustacés Cirripèdes.
 - La **ceinture à *Fucales*** (*Fucus spiralis*, *Fucus vesiculosus*, *Ascophyllum nodosum* et *Fucus serratus*) qui prospère autour d'une large bande autour du niveau de la mi-marée et qui est accompagnée de nombreuses espèces végétales et animales. Cette ceinture abrite une faune constituée principalement de Crustacés, Gastéropodes et d'épifaune sessile (Cnidaires et Bryozoaires).
- La **frange infralittorale**, située au bas de la zone de balancement des marées, est caractérisée par la présence d'algues rouges, dont *Mastocarpus stellatus*, *Chondrus crispus* et *Plocamium cartilagineum*, et par les Laminaires (*Saccharina latissima* et *Laminaria digitata*). Une grande diversité algale et animale est présente.

Des **cuvettes ou retenues d'eau** peuvent également être présentes au sein des platiers rocheux. Des espèces végétales et animales à affinité plus profonde, telles que les algues *Corallina spp.* et les crevettes *Palaemon serratus*, peuvent s'y installer.

Au niveau de certains secteurs, ces platiers rocheux ont permis une installation dense de certains organismes constructeurs qui ont modifié la structure du substrat rocheux, offrant un abri particulier à un grand nombre d'espèces (Gastéropodes, Crustacés notamment ; Hachet, 2014). C'est le cas des **moulières à *Mytilus edulis*** qui se développent principalement dans la région du Boulonnais (Fort de l'Heurt au Portel ; Pointe de la Crèche, Fort de Croy et Pointe aux Oies à Wimereux).

Les platiers rocheux forment ainsi une multitude d'habitats accueillant un grand nombre d'espèces végétales et animales. Certains limicoles, tels que le Tournepiere à collier *Arenaria interpres*, le Bécasseau violet *Calidris maritima* et l'Huîtrier pie *Haematopus ostralegus*, viennent s'y reposer et s'alimenter (Vanermen et al., 2006 ; Godet, 2008).

Les cordons de galets

Sur certains secteurs du littoral Nord – Pas-de-Calais, le haut de plage est parfois caractérisé par des cordons de galets plus ou moins gros, formés par les silex et autres roches dures provenant de l'érosion des falaises. Ces cordons de galets peuvent être végétalisés ou non. Deux types de végétation sont présents au sein de ces cordons de galets (ARCH, 2014) :

- Une végétation annuelle de laisse de mer, qui correspond à des communautés de plantes se développant sur des accumulations de matériaux charriés et de graviers riches en matières organiques azotée.
- Une végétation vivace de bancs de galets à Crambe maritime (*Crambe maritima*) ou chou marin, qui correspond à un type de végétation pérenne halo-nitrophile (Figure I-16). On y retrouve également la Bette maritime (*Betta vulgaris* subsp. *maritima*) ou l'Arroche de Babington (*Atriplex glabriuscula*).



Figure I-16 : Le chou marin *Crambe maritima* typique des cordons de galets (© Olivier Glippa).

Ces cordons de galets, végétalisés ou non, se retrouvent ponctuellement entre Wimereux, Ambleteuse (à l'embouchure de la Slack) et Audresselles ainsi qu'à la base des falaises du Cap Blanc-Nez. Ces cordons sont importants puisqu'ils représentent une zone de repos et de nidification pour certains oiseaux comme le Grand Gravelot (*Charadrius hiaticula* ; Figure I-17) et le Gravelot à collier interrompu (*Charadrius alexandrinus*).



Figure I-17 : Grand Gravelot *Charadrius hiaticula* adulte et son petit lors de la période de nidification (© Mikaël Jaffré).

d- Les estrans sableux

Les estrans sableux couvrent environ 140 km² du littoral Nord –Pas-de-Calais. Ces estrans sont constitués de plusieurs entités telles que les plages sableuses et les estuaires.

Les plages

Les plages sont caractérisées par des zones de bâches et de dunes (« ridges and runnels » ; Cartier, 2011) et sont parfois entrecoupées par des zones rocheuses formant ainsi une mosaïque d'habitats. À marée basse, les bâches peuvent alors accueillir des juvéniles de poissons plats et des crevettes grises. La laisse de mer, située en haut de plage et constituée de végétaux et débris organiques ramenés au gré des marées, constitue une zone de nourriture pour certaines espèces telles que le Crustacé Amphipode *Talitrus saltator* (« puce de mer ») ou pour les limicoles tels que les bécasseaux (Dugan et al., 2003). Malgré la relative uniformité apparente des plages sableuses, les communautés animales intertidales y sont assez variées (Bachelet et al., 1997a) et une zonation verticale de l'estran, reposant sur les conditions hydrodynamiques interstitielles, a pu être établie (Salvat, 1964). Cependant, les caractéristiques écologiques et fonctionnelles de cet habitat sont encore mal connues à l'échelle régionale (Dauvin, 2009) et seront détaillées dans les différents chapitres de ce manuscrit.

Les estuaires

Six estuaires sont présents le long du littoral dont trois complètement artificialisés :

- L'estuaire de l'Aa, situé à Petit-Fort-Philippe/Gravelines
- L'estuaire du Wimereux
- L'estuaire de la Liane, situé à Boulogne-sur-Mer

Sur la façade ouest du littoral, trois estuaires ont une dynamique et une morphologie caractéristiques des estuaires dits de type « picards » : la Slack, la Canche et l'Authie. Ils correspondent à des fleuves au débit moyen modeste (moins de 30 m³.s⁻¹) et sont soumis à une profonde pénétration des eaux marines vers l'amont en raison de forts marnages. Un hydrodynamisme spécifique, amenant un comblement progressif de ces estuaires, crée une zone d'érosion appelée

« musoir » au nord de l'estuaire et une zone de dépôts appelée « poulier » au sud (Dobroniak, 2000 ; Marzec, 2001).

Ces estuaires abritent des communautés végétales halophiles et saumâtres à haute valeur patrimoniale. Les végétations caractéristiques d'estuaires s'échelonnent et se répartissent dans l'espace en fonction de la fréquence et de la durée des immersions/émersions des marées (Bachelet et al., 1997b) :

- La slikke, recouverte à chaque marée, est constituée de vases plus ou moins molles et se trouve colonisée par des végétations éparses (Figure I-18) à Salicornes (*Salicornia spp.*) et à Spartines (*Spartina spp.*).



Figure I-18 : La slikke colonisée par la salicorne (à gauche ; *Salicornia spp.*) et par la spartine (à droite ; *Spartina spp.*) ; © GEMEL Picardie).

- Le schorre, ou pré-salé, qui se subdivise en bas, moyen et haut schorre selon que celui-ci est partiellement ou totalement recouvert par la marée (à chaque marée de vive-eau et lors des marées d'équinoxe). Différentes communautés végétales sont ainsi observées sur les prés-salés du littoral Nord – Pas-de-Calais depuis le bas vers le haut du schorre :
 - La communauté à végétation vivace, composée d'Aster maritime (*Aster tripolium*), de l'Atropis maritime (*Puccinellia maritima*) et du Statice commun (*Limonium vulgare*), couvrant de vastes surfaces au niveau des estuaires (Figure I-19).



Figure I-19 : La communauté à végétation vivace composée par l’Aster maritime (à gauche ; *Aster tripolium* ; © GEMEL Picardie), l’Atropis maritime (au centre ; *Puccinellia maritima* ; © Ralph Forbes) et le Statice commun (à droite ; *Limonium vulgare* ; © Phil Smith).

- La communauté à végétation crassulescente des sols salés, où se développe une végétation dense, basse et dominée par des plantes vivaces ligneuses ou des sous-arbrisseaux aux feuilles charnues comme la Soude maritime (*Suaeda maritima*) et l’Obione faux-pourprier (*Halimione portulacoides* ; Figure I-20).



Figure I-20 : La communauté à végétation crassulescente colonisée par la Soude maritime (*Suaeda maritima*) et l’Obione faux-pourprier (à droite, *Halimione portulacoides* ; © GEMEL Picardie).

- La communauté à végétation annuelle des sols secs littoraux, où se développe une végétation rase de petites plantes annuelles comme la Sagine maritime (*Sagina maritima*), la Lepture maigre (*Parapholis strigosa*) et la Cochléaire du Danemark (*Cochlearia danica* ; Figure I-21).



Figure I-21 : La communauté à végétation annuelle des sols secs littoraux composée de la Sagine maritime (à gauche ; *Sagina maritima* ; © John Somerville), la Lepture maigre (au centre ; *Parapholis strigosa* ; © Phil Smith) et la Cochléaire du Danemark (à droite ; *Cochlearia danica* ; © Carl Farmer).

Quant aux communautés macrobenthiques présentes au sein de ces estuaires, elles ont été étudiées par Dobroniak (2000) pour la Baie d’Authie et par Marzec (2001) pour la Baie de Canche. Les caractéristiques écologiques et fonctionnelles de ces deux estuaires seront également développées dans la suite de ce manuscrit.

Les estrans sableux de la région Nord – Pas-de-Calais ont un rôle unique d’accueil et de nourricerie pour certains poissons, mais aussi et surtout pour l’avifaune en périodes de migration, d’hivernage et de reproduction. En effet, les zones sableuses et estuariennes sont des zones privilégiées d’alimentation pour les limicoles hivernants et deviennent des zones refuges pour ces derniers durant les vagues de froids hivernales : exemple de l’Huîtrier pie *Haematopus ostralegus* sur le littoral dunkerquois en 1996/1997 (Marzec et Luczak, 2005).

Depuis plusieurs années, le littoral Nord – Pas-de-Calais a vu ses effectifs de mammifères marins augmenter, avec notamment l’apparition et le maintien de quelques colonies de phoques veaux-marins (*Phoca vitulina*) et de phoques gris (*Halichoerus grypus*). Une colonie d’une dizaine de phoques veaux-marins s’est établie en Baie d’Authie et quelques colonies sont également présentes jusqu’à la frontière belge. Les phoques gris sont plutôt localisés aux abords des côtes rocheuses telles que les Caps Gris-Nez et Blanc-Nez. Plus au nord, sur la plage des Hemmes de Marck au niveau du phare de

Walde, un groupe mixte de phoques veaux-marins et de phoques gris s'est installé et se reproduit (Figure I-22 ; Agence des Aires Marines Protégées, 2011).



Figure I-22 : Groupe mixte de phoques veaux-marins et gris au niveau de la plage des Hemmes de Marck (© Virginie Raybaud).

Conclusions :

Le littoral Nord –Pas-de-Calais est caractérisé par une grande variété d'habitats et les communautés animales et végétales sont plus ou moins bien documentées à l'échelle régionale. La flore des substrats rocheux, des falaises et des dunes possède une grande valeur biologique et héberge de nombreuses espèces endémiques. Paradoxalement à la facilité de son accès, le domaine intertidal des substrats meubles (plages et estuaires) semble beaucoup moins connu que le domaine subtidal (Dauvin, 1997), notamment en ce qui concerne les communautés benthiques animales. Les communautés benthiques du domaine subtidal ont été décrites à l'échelle de la Manche orientale et du sud de la mer du Nord (Cabioch et Glaçon, 1975 ; Cabioch et Glaçon, 1977 ; Souplet et Dewarumez, 1980 ; Souplet et al., 1980 ; Prygiel et al., 1988 ; Davoult et al., 1988 ; Desroy et al., 2003 ; Foveau, 2009) mais il n'existe aucune vision globale du domaine intertidal à l'échelle de la région Nord - Pas-de-Calais (Richard et al., 1980 ; Davoult, 1983). Du fait de son fort intérêt patrimonial et de son rôle dans le fonctionnement des écosystèmes côtiers (e.g réseau trophique avec les limicoles), cet habitat remarquable mérite une attention particulière.

2. Un littoral soumis à une forte anthropisation

La Manche orientale et la mer du Nord font partie des zones les plus soumises aux pressions anthropiques à l'échelle mondiale (Halpern et al., 2008 ; Figure I-23). En effet, au cours du XX^{ème} siècle, le littoral de la région Nord – Pas-de-Calais a connu un essor important des activités industrielles avec le développement de zones industrialo-portuaires et des activités touristiques. La densité de population sur le littoral est également très importante avec environ 657 habitants/km², densité nettement supérieure à la moyenne nationale de 272 habitants/km² (Deboudt et al., 2005).

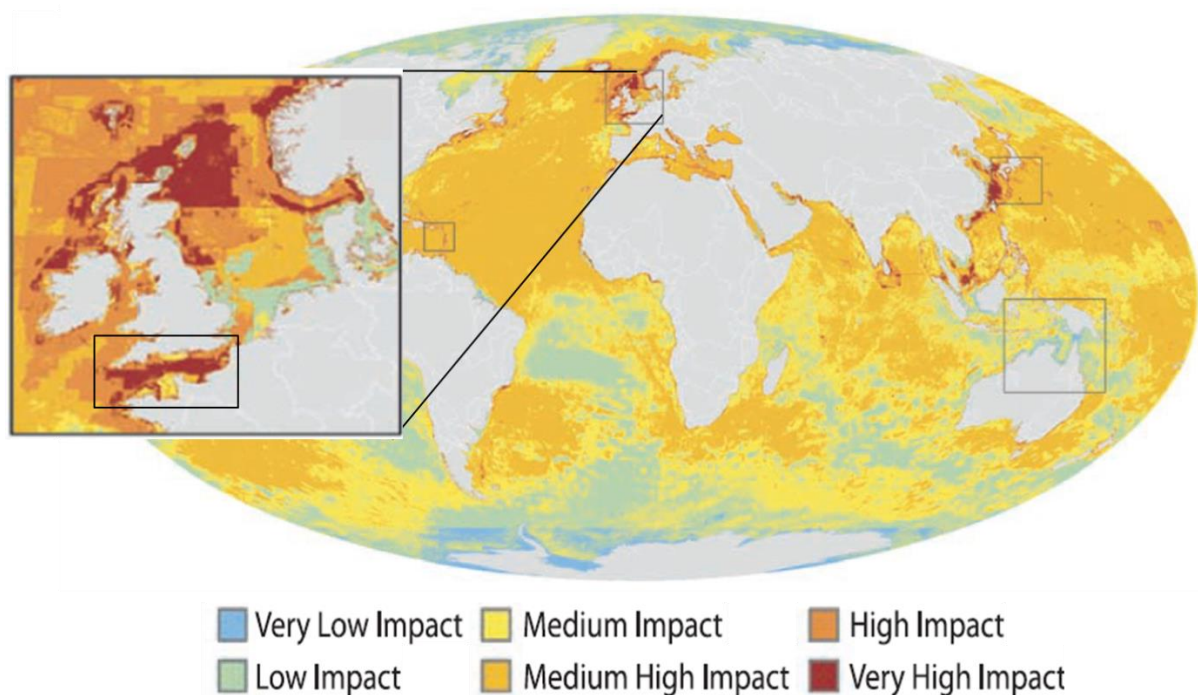


Figure I-23 : Carte globale des impacts humains cumulés et zoom sur une des zones les plus impactées : Manche et mer du Nord (Delavenne, 2012 ; Adaptée d'Halpern et al., 2008).

La pression anthropique est par ailleurs renforcée dans la région par le trafic maritime : le détroit du Pas-de-Calais, qui relie la Manche orientale à la mer du Nord, constitue l'une des routes maritimes les plus fréquentées au monde et environ 700-800 navires s'y croisent chaque jour (Figure I-24). Ce trafic (18% du trafic mondial) correspond à l'approvisionnement des grands ports de la Manche et de la mer du Nord, mais également aux échanges transmanche, à la pêche et à la plaisance (Deboudt et al., 2005). Le littoral de la région Nord – Pas-de-Calais apparaît de ce fait très vulnérable aux risques de collisions entre navires et de pollutions par les hydrocarbures (Dauvin, 1997).

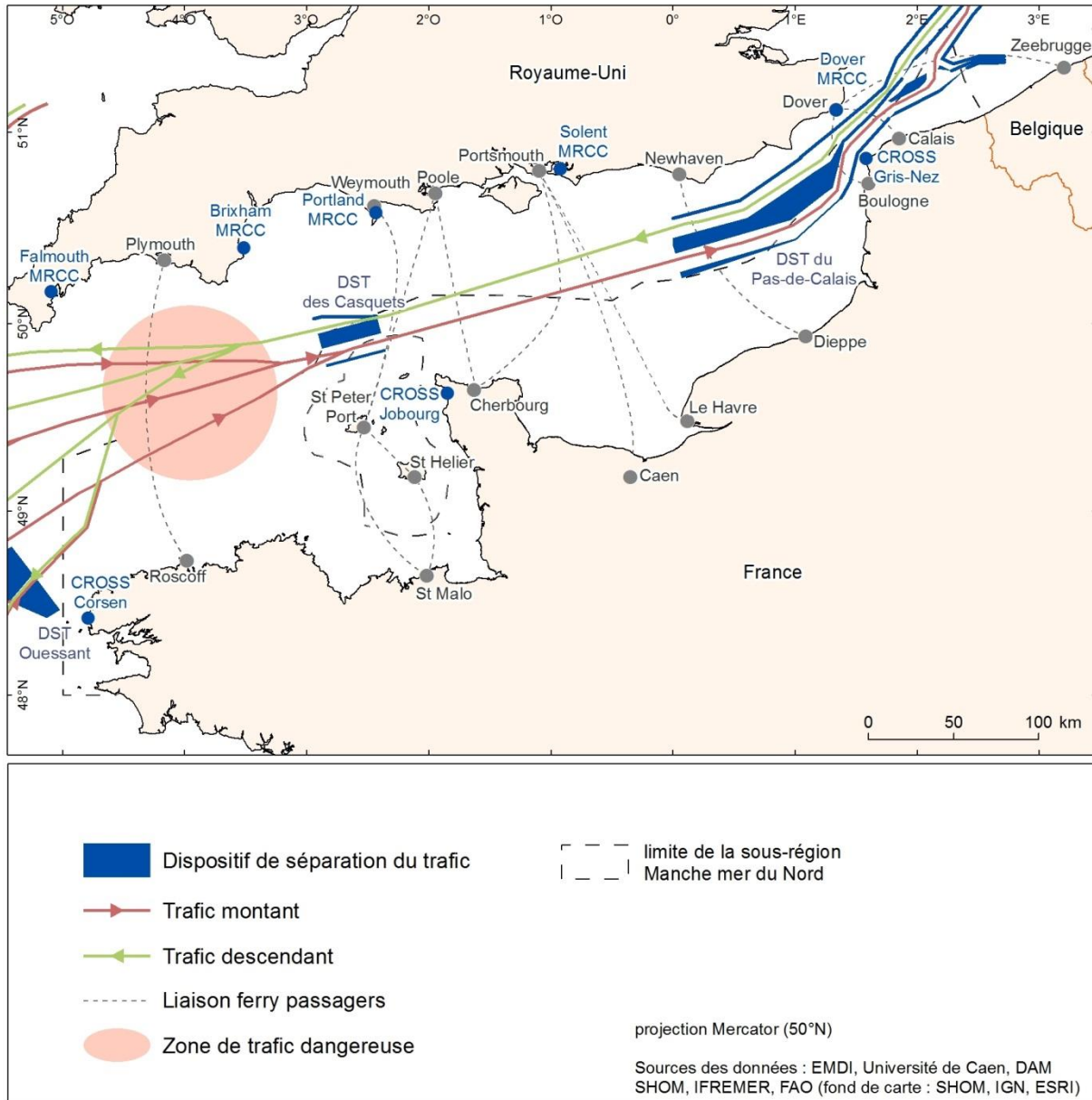


Figure I-24 : Trafic maritime (passagers et marchandises) en Manche et au sud de la mer du Nord (Cumunel et Guingand, 2011).

a- Les aménagements sur le littoral

Afin de répondre au développement industriel, à l'urbanisation, au tourisme mais également au besoin de protection contre l'érosion et la submersion marine, différents types d'aménagements ont vu le jour sur le littoral de la région, entraînant une forte utilisation d'espaces naturels.

Les zones industrialo-portuaires

Le littoral de la région Nord – Pas-de-Calais accueille trois grands ports, chacun ayant leurs spécificités économiques :

- Sur la façade nord, le **Grand Port Maritime de Dunkerque** (Figure I-25) s'étend sur 17 km de côte, soit 7000 hectares, et est implanté sur 10 communes (Dunkerque, Saint-Pol-sur-Mer, Fort-Mardyck, Grande-Synthe, Mardyck, Loon-Plage, Gravelines, Craywick, Saint-Georges-sur-l'Aa et Bourbourg). Il comporte deux entrées maritimes : le port Est (le plus ancien) et l'Avant-Port-Ouest. Le port de Dunkerque est le premier port français pour l'importation de minerais et de fruits et se classe troisième pour le transport de marchandises (Deboudt et al., 2005). Le développement et l'extension des différentes infrastructures portuaires ont commencé à partir des années 1960. Entre 1973 et 1975 a eu lieu la construction de l'Avant-Port-Ouest avec l'édification de digues, de bassins, d'un nouveau chenal et d'un terminal conteneur. Un terminal méthanier est également en cours de construction au niveau de cet Avant-Port-Ouest, sur le site du Clipon. L'activité de pêche y est peu développée avec une flotte de 18 bateaux (www.dunkerque-port.fr).



Figure I-25 : Bassin de Mardyck depuis l'écluse des Dunes (© Adrien Cartier).

A l'est de l'Avant-Port-Ouest de Dunkerque, la **centrale nucléaire de Gravelines** (Figure I-26), plus grande centrale nucléaire d'Europe (Dauvin et Lozachmeur, 2006), s'étend sur 150 hectares. Le site de Gravelines a été choisi en fonction de plusieurs critères : proximité de la mer avec de forts courants pour le refroidissement, proximité de l'Angleterre et de l'Allemagne pour l'export d'électricité, proximité de grandes entreprises (Arcelor Mittal), besoins importants en électricité dans une région très industrialisée et peuplée et enfin pour de faibles risques sismiques. La construction a débuté en 1974 pour une mise en service en mars 1980. Cette centrale est équipée de 6 réacteurs de 910MW dont deux sont entrés en service en 1980, deux en 1981 et deux en 1985. Une partie de la chaleur produite par la centrale est aussi utilisée dans un réseau de chaleur à distance pour alimenter une ferme aquacole (Aquanord). Un tunnel de 5 km reliera le Terminal méthanier de Loon-Plage à la Centrale de Gravelines, avec pour objectif de ramener de l'eau chaude pour regazéifier le gaz naturel liquéfié (GNL). Avant et depuis sa mise en service en 1980, des études de surveillance pour évaluer un potentiel impact sur les compartiments pélagique (phytoplancton, zooplancton, hydrologie et microbiologie), halieutique (larves et œufs de sprat et sole, crevettes grises) et benthique (intertidal et subtidal) sont menées chaque année. La stratégie de surveillance est basée sur une approche spatiale et temporelle : (i) étude de l'impact immédiat par comparaison de la station « prise d'eau » et de la station « canal de rejet » sur une surface limitée et (ii) étude des modifications à moyen et long terme du milieu marin en comparaison d'une situation de référence (échelle locale).



Figure I-26 : Centrale nucléaire de Gravelines vue depuis le large (© Christophe Luczak).

- Le **Port de Calais** est le 4^{ème} port français pour le fret et assure le transit de près d'un tiers des marchandises échangées entre l'Europe continentale et les îles britanniques. Il est aussi le premier port français et le deuxième port européen de voyageurs (derrière Douvres) avec plus de 10 millions de passagers qui transitent chaque année pour rejoindre Douvres au Royaume-Uni. Le développement et l'extension des différentes infrastructures portuaires ont commencé à partir des années 1980 avec la création d'un nouveau terminal transmanche et le déplacement de la jetée Est en 1984. Il est équipé de différents terminaux pour le commerce (câbles, sucre, voitures neuves...) et pour le tourisme (voyageurs via les compagnies de ferry ; Figure I-27 ; www.calais-port.fr).



Figure I-27 : Port de Calais dans sa configuration actuelle (©Mer & Marine).

Un projet, « *Calais Port 2015* », est en cours à la suite du souhait du Port de Calais de diversifier ses activités portuaires en accueillant de nouveaux trafics rouliers. En conséquence, la région Nord – Pas-de-Calais prévoit la construction de nouveaux ouvrages et équipements sur le port (Figure I-28) :

- Création d'une digue de protection d'environ 3 km de longueur et d'une contre jetée
- Création d'un bassin portuaire d'environ 110 hectares
- Réalisation de nouveaux terre-pleins

- Réalisation de 3 postes ferries et d'un poste Ro-ro
- Mise en place d'un nouveau schéma de circulation
- Réalisation des zones et bâtiments liés au contrôle

La mise en service de ces équipements est prévue pour 2020 (Région Nord – Pas-de-Calais, 2014).



Figure I-28 : Projection des futurs aménagements dans le cadre de « Calais Port 2015 ».

- Situé sur la façade Ouest de la région Nord – Pas-de-Calais, le **Port de Boulogne-sur-Mer** (Figure I-29), où plus de 70 espèces différentes sont débarquées et vendues à la halle à marée chaque jour, est le premier port de pêche français. La flottille se compose d'environ 150 bateaux. Labellisé pôle de compétitivité national, le port de Boulogne-sur-Mer concentre toutes les activités de la filière pêche : de la capture à la transformation, de la commercialisation à la distribution des produits de la Mer, de la formation à la recherche et développement... La zone industrielle de « Capécure », s'étendant sur 820 hectares au niveau des communes de Boulogne- sur-Mer, de Le Portel et d'Outreau, rassemble tout le pôle industriel de la filière pêche (www.portboulogne.com).



Figure I-29 : Port de Boulogne-sur-Mer (©Mer & Marine).

L'aménagement de ces zones portuaires (Dunkerque, Gravelines, Calais et Boulogne-sur-Mer) a engendré la construction de longues **jetées** (Figure I-30), modifiant et détruisant un certain nombre d'habitats.

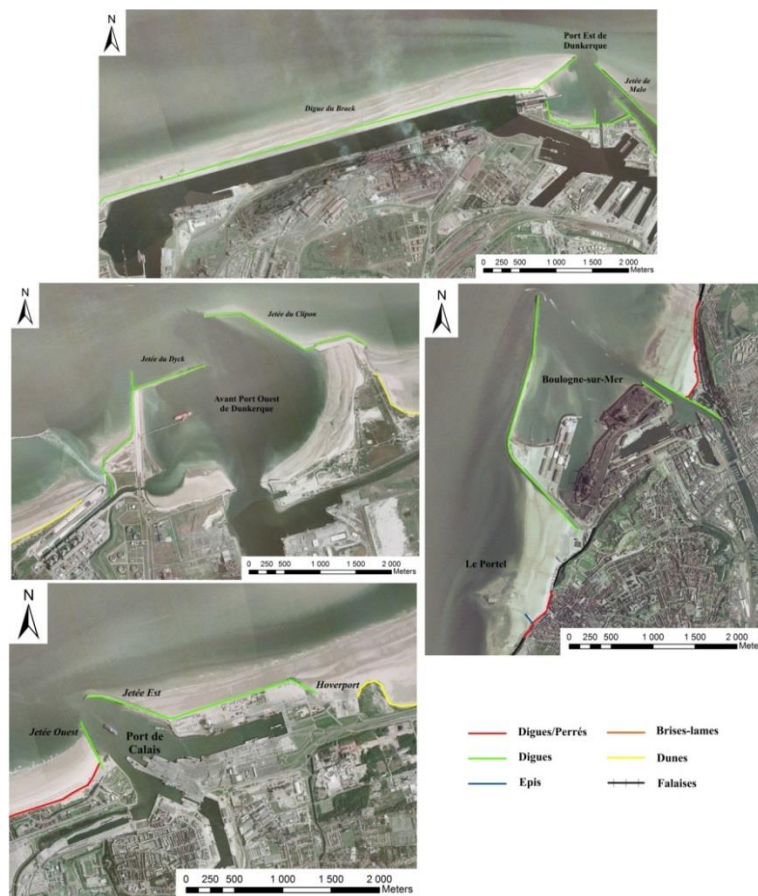


Figure I-30 : Exemples d'aménagements effectués aux ports de Dunkerque, Calais et Boulogne-sur-Mer.

Les mesures de protection contre l'érosion et la submersion marine

Comme toutes les côtes basses, les littoraux meubles du Nord-Pas-de-Calais sont sujets à des phénomènes d'érosion et de submersion marine, certains secteurs de dunes côtières étant caractérisés par un recul du front dunaire depuis plusieurs décennies. Les dunes littorales constituent souvent un rempart naturel protégeant les zones de polders de la plaine côtière des « attaques » de la mer et l'érosion de ces dunes ne fait qu'augmenter les risques de submersion marine pendant les tempêtes (Héquette, 2010). Ce recul rapide du trait de côte peut mettre en péril les habitations et autres installations humaines lorsque celles-ci sont situées dans des zones basses à l'arrière du cordon dunaire. C'est le cas d'une grande partie de la plaine côtière constituée de polders pouvant être menacées d'inondation lors des tempêtes (Rufin-Soler et al., 2008).

Depuis plusieurs décennies, la construction ou la mise en place d'ouvrages solides dont l'action est de maintenir le trait de côte ou de modifier sa configuration géométrique, ont été entreprises sur le littoral. Ces aménagements peuvent être de deux types :

- Aménagements uniquement longitudinaux visant à fixer le trait de côte, constitués le plus souvent de pierres maçonnées et d'enrochements : ce sont principalement les **digues** et **perrés**.
- Aménagements transversaux favorisant la retenue des sédiments tels que les **épis** (en bois ou béton), les structures en géotextiles ou les **brise-lames** (en béton).

Sur le littoral de la région, les communes sont presque toutes équipées de **digues ou perrés** en front de mer (exception faite d'Oye-Plage et Zuydcoote). D'autres possèdent un nombre plus ou moins important d'**épis** (Dunkerque, Oye-Plage, Wimereux, Le Portel, Camiers, Merlimont et Berck), les communes de Sangatte et Blériot-Plage étant les communes où le nombre d'**épis** est très important (Figure I-31). Des **brise-lames** sont également construits à Dunkerque (Figure I-31) et en Baie d'Authie (Figure I-32). Ces aménagements sont également présents au niveau des deux estuaires picards (i.e. Canche et Authie ; Figure I-32).

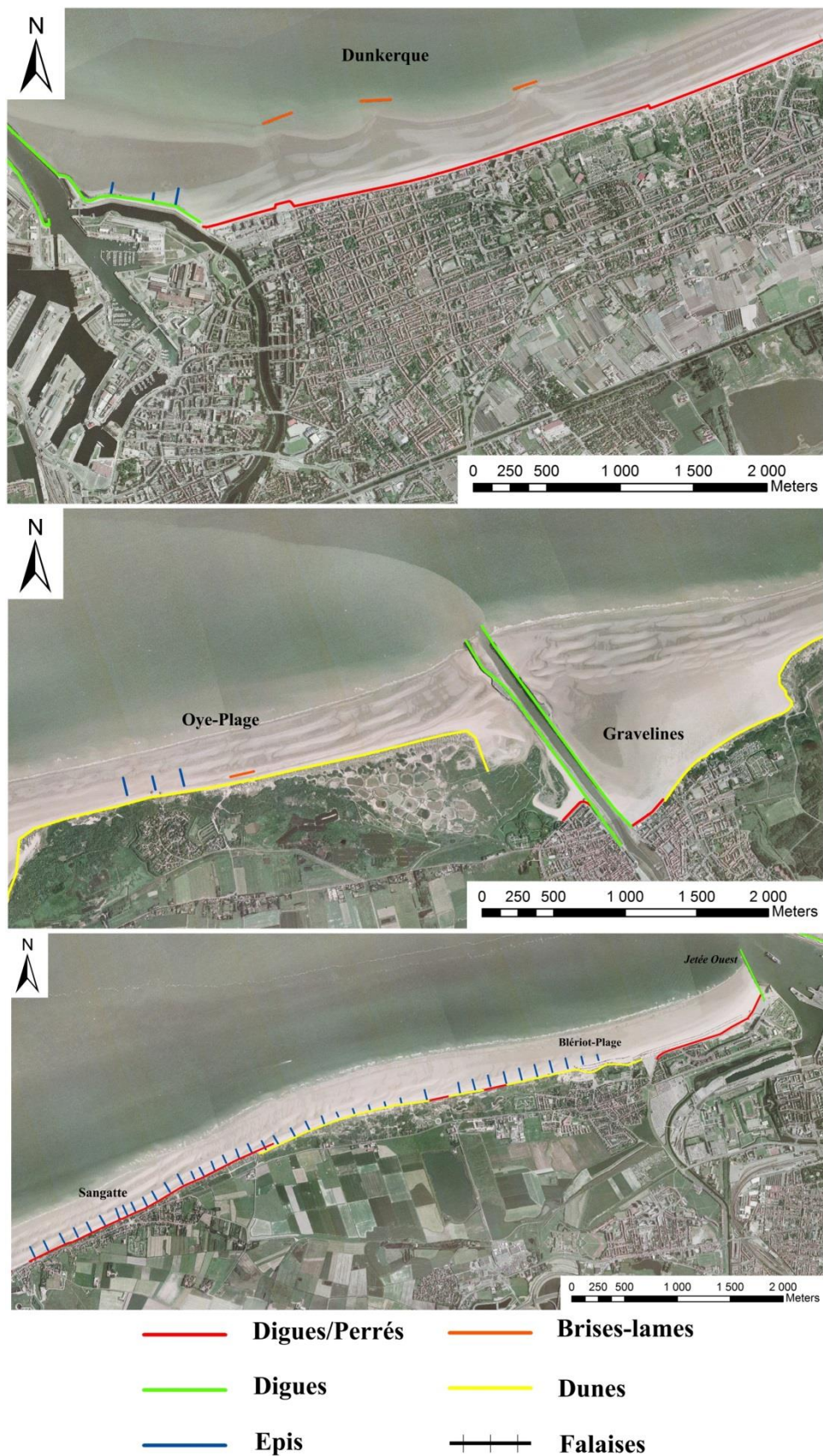


Figure I-31 : Exemples d'aménagements de protection contre l'érosion et la submersion marine présents sur les plages du littoral Nord – Pas-de-Calais.

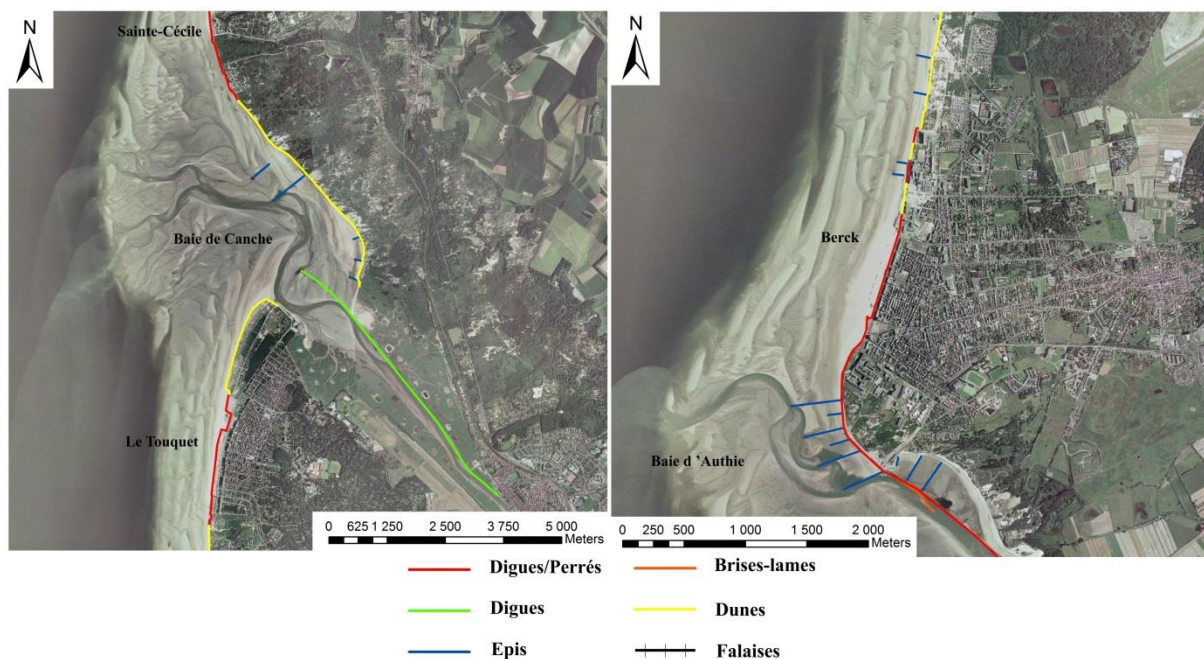


Figure I-32 : Exemples d'aménagements de protection contre l'érosion et la submersion marine présents au niveau des baies de la région (Canche et Authie) et sur les plages adjacentes (Sainte-Cécile, Le Touquet et Berck).

b- Les activités professionnelles

Différentes activités professionnelles s'exercent sur le littoral marin de la région Nord – Pas-de-Calais, les plus importantes étant liées à la pêche. On retrouve la **pêche en mer** et la **pêche à pied** sur les estrans mais également des activités liées à l'aquaculture avec la **mytiliculture** pratiquée sur certains secteurs du littoral de la région.

La pêche en mer

La flotte de pêche des quartiers maritimes de Boulogne-sur-Mer et de Dunkerque comprend 240 navires de pêche professionnelle et représente une des premières flottes de France. Cette activité est le support de toute une industrie vitale pour le bassin d'emploi du Boulonnais, tant en amont de la filière (accastillage, écorage, construction et réparation navale) qu'en aval (7 000 emplois induits) avec près d'une centaine d'entreprises orientées sur la transformation et le conditionnement des produits de la mer (site de Capécure à Boulogne-sur-Mer). La pêche professionnelle est actuellement fortement encadrée au niveau régional par des systèmes de licences et d'autorisations de pêche contingentées, mais également au niveau communautaire (quotas par espèce, limitation des puissances et des capacités, mesures techniques relatives aux engins et maillage).

La pêche à pied

Les activités de pêche sur le domaine public maritime sont variées. On distingue traditionnellement la pêche à pied, activité de ramassage sur les gisements naturels (coquillages vivants) de la pêche au filet sur l'estran (poissons et crevettes ; Figure I-33).



Figure I-33 : Pêche à la crevette grise *Crangon crangon* (© Adrien Cartier).

La pêche à pied professionnelle est une activité traditionnelle encore très vivace sur le littoral du Nord – Pas-de-Calais et dans les estuaires de la Canche et de l'Authie. Près de 60 familles de pêcheurs à pied sont autorisées à ramasser les moules sur les gisements naturels rocheux du Boulonnais (d'Equihen-plage au Cap Blanc-Nez). La pêche à pied est marquée par une très forte saisonnalité. Pendant la soudure entre deux campagnes de coques ou de moules, les professionnels ramassent les vers, notamment les Arénicoles (*Arenicola marina*), ou les salicornes (*Salicornia spp.*). La pêche des coquillages n'est autorisée que sur les gisements ouverts par les Affaires Maritimes. Les gisements classés en D ou C du point de vue de la salubrité, comme les gisements de coques de la baie de Canche, sont interdits à la pêche. Enfin, l'exercice de la pêche à pied à titre professionnel (en vue de vendre) est également fortement encadré (quotas, engins) et soumis à autorisation. Depuis 2001, toutes les activités de ramassage ou de pêche d'animaux marins sur l'estran (coquillages, poissons, vers) font l'objet d'une autorisation unique, dénommée « permis de pêche à pied », avec des mentions par espèce. Le nombre de permis peut être contingenté pour certaines espèces (coques). Seule la cueillette de la salicorne reste soumise à autorisation spécifique. La pêche à pied professionnelle, telle que celle

réalisée sur les gisements de coques *Cerastoderma edule* en baie de Somme, a un impact à court terme sur les gisements, les zones exploitées étant rapidement recolonisées par des coques adultes ou juvéniles (Rolet, 2008). Quant à la pêche mécanisée, non pratiquée à l'échelle régionale, l'impact sur les coques apparaît faible et de courte durée tandis que l'impact sur les espèces non-ciblées de la faune benthique apparaît fortement espèces-dépendant. Cette pêche favorise les abondances de certaines espèces et en défavorise d'autres (Kraan et al., 2007).

La pêche à pied est également l'une des activités de loisirs les plus pratiquées sur le littoral français. Une étude effectuée par l'Ifremer et un institut de sondage français (BVA) évalue le nombre d'adeptes à plus de 1,8 millions. En quelques décennies, avec l'essor du tourisme et l'attractivité des littoraux, elle s'est développée fortement. L'engouement de la population pour les littoraux incite de nouvelles populations, un public essentiellement estival et familial, à s'adonner à ce loisir. Le développement de cette pratique nécessite d'être vigilant quant à son influence sur l'environnement pour que ce loisir perdure. De mauvaises pratiques peuvent entraîner une perte de biodiversité allant jusqu'à 70 % sur certains habitats marins comme les champs de blocs intertidaux dont les pierres sont retournées. De plus, cette activité est souvent pratiquée de manière familiale ou individuelle, les pratiquants étant rarement affiliés à une association (<http://www.aieres-marines.fr/Partager/Relations-europeennes/LIFE-Peche-a-pied-de-loisir>). La pêche à pied de loisir, tout comme la pêche à pied professionnelle, est soumise à réglementation : pêche autorisée sur les gisements ouverts, espèces ciblées, techniques de pêche et quotas par personne et par jour.

L'activité mytilicole

L'élevage de moules sur bouchots est une activité assez récente dans la région Nord - Pas-de-Calais bien que les élevages à plat, aujourd'hui en déclin, remontent à 1945. La mytiliculture régionale représente aujourd'hui 10% des surfaces exploitées sur le littoral de la Manche et de la Mer du Nord. En France, cette activité représente 5000 entreprises exploitant 20 000 hectares du domaine public maritime, soit une production approximative de 200 000 tonnes par an. Le littoral de la région est propice à l'élevage de moules avec de longues portions de côtes basses et linéaires. Les affaires

maritimes assurent le classement et la surveillance de la qualité sanitaire des eaux conchylicoles. Ces secteurs, situés en zone côtière, reçoivent les effluents amenés par les fleuves et pouvant contenir des bactéries et des métaux lourds. Les sites du littoral Nord – Pas-de-Calais sont pour la plupart classés en B du point de vue la qualité des eaux (sur une échelle de A à D), ce qui signifie que les moules ne peuvent être mises sur le marché qu’après passage dans un atelier de purification agréé. Trois techniques d’élevage de moules sont pratiquées sur les plages du Pas-de-Calais (DCE, 2004):

- l’élevage de **moules à plat** au sud du Cap Gris Nez (Wimereux, Ambleteuse), aujourd’hui en régression.
- l’élevage sur **bouchots** (pieux) sur le littoral des communes de Oye-plage, de Marck, d’Audinghen - Tardinghen (Baie de Wissant) et à Berck (Figure I-34).
- l’élevage sur **filères** au large de Zuydcoote.



Figure I-34 : Moules de bouchots à Tardinghen (© Céline Rolet) et aux Hemmes de Marck (© Christophe Luczak).

c- Les activités récréatives

Fort de son attrait touristique avec la présence de nombreuses stations balnéaires, diverses activités récréatives s’exercent sur le domaine public maritime de la région : sports de loisirs (char à voile, planche à voile, kite-surf, randonnées, navigation de plaisance), pêche à pied de loisir (voir ci-dessus) et chasse au gibier d’eau.

Les sports de loisirs

Les activités de sports et de loisirs nautiques en mer, qui se pratiquent depuis la zone d'estran jusqu'en haute mer, sont extrêmement diversifiées au sein de la région. Cela comprend des activités pratiquées sur l'estran, comme le char à voile (Figure I-35), sur l'eau, comme la planche à voile, le kite-surf, le kayak et la navigation de plaisance ou encore sous l'eau, comme la plongée sous-marine. Ces activités sont caractérisées par une concentration spatiale et temporelle des usages, leur pratique étant conditionnée par des conditions géographiques et météorologiques particulières et concentrée au cours des périodes de temps libre et de vacances (notamment en période estivale ; Guingand, 2010). Les estrans et le cordon dunaire sont des zones fréquentées par de nombreux randonneurs pédestres et équestres. Ils sont également le siège de nombreuses manifestations sportives tels que l'Enduropale du Touquet (course de moto-cross) et le trail Côte d'Opale en Baie de Wissant (course à pied ; Figure I-35).



Figure I-35 : Sports de loisirs pratiqués sur l'estran. (a) Char à voile à Berck (© Céline Rolet), (b) Planche à voile en baie de Wissant (© Adrien Cartier), (c) Enduropale du Touquet (© France 3 région) et (d) Trail de la Côte d'Opale en baie de Wissant (© Adrien Cartier).

Les activités cynégétiques

La chasse au gibier d'eau (Anatidés et limicoles) sur le littoral Nord – Pas-de-Calais est une des activités récréatives les plus ancestrales et traditionnelles. Différentes techniques de chasse peuvent être exercées, les plus courantes étant la chasse à la botte et à la hutte. La chasse se pratique sur tout le domaine public maritime (DPM) sauf en période estivale. Des mares de chasse sont également présentes sur certains secteurs du littoral : Platier d'Oye, Hemmes de Marck, marais de Tardinghen, Baie de Canche et Baie d'Authie. Le chasseur peut chasser une quarantaine d'espèces d'oiseaux classées en gibier d'eau – 16 espèces de canards, 15 limicoles, 3 rallidés, 3 oies (arrêté du 26 juin 1987). La chasse au gibier d'eau est soumise à des dates d'ouverture et de fermeture spécifiques, dérogatoires à la chasse du gibier sédentaire et fixées par le ministère de l'Écologie, du Développement durable et de l'Énergie.

Conclusions :

Les aménagements ainsi que les activités professionnelles et récréatives sont sans conteste la cause de nombreuses perturbations sur le littoral régional. Les aménagements portuaires et de protection contre l'érosion et la submersion marine ont fortement modifié le paysage et entraîné la perte d'un certain nombre d'habitats. L'activité de pêche engendre trois types de pression sur l'écosystème littoral et marin (Daurès et al., 2011) : des pressions de type physique (remise en suspension des sédiments, déplacement d'organismes, perte de substrat, dérangement, rejets de macro déchets), exercées principalement par les engins de type traînants en mer (chaluts de fond et drague); des pressions de type chimique (macro déchets, altération des cycles biogéochimiques, contamination en hydrocarbures); des pressions biologiques parmi lesquelles on distingue l'extraction d'espèces cibles (dont les espèces commerciales majeures), l'extraction d'espèces non ciblées (captures accessoires d'espèces d'intérêt communautaire – poissons, mammifères, tortues, oiseaux marins) et les perturbations physiques sur les organismes par piétinement de la zone intertidale. La pratique des sports et loisirs nautiques peut engendrer directement des dommages physiques sur le milieu. Les mouillages des bateaux de plaisance provoquent des dommages sur les substrats meubles et les habitats rocheux. Le piétinement lors des débarquements des plaisanciers et des divers usagers peut

également être à l'origine de multiples phénomènes de dégradation des organismes fixés et des habitats, principalement sur la zone d'estran. Sous la surface, les coups de palmes intempestifs des plongeurs, ainsi que le contact des mains ou de toute autre partie du corps et/ou de l'équipement avec le substrat peuvent exercer des pressions sur les habitats et notamment la faune fixée. La pratique des activités nautiques peut entraîner le dérangement, visuel ou auditif, des mammifères marins et de l'avifaune. L'impact des perturbations sonores dépendra du niveau d'émission sonore des moteurs des embarcations, de la distance entre usagers et espèces concernées, de la vitesse de l'engin et du comportement des usagers. Il apparaît que dans la plupart des cas, les niveaux sonores des véhicules nautiques à moteur ne sont cependant pas plus élevés que ceux causés par le passage d'autres embarcations à moteur. Mais la concentration de la pratique dans certains secteurs peut être un facteur de perturbation de la faune. Du fait de leur faible tirant d'eau et de leur déplacement silencieux, les kayaks et avirons de mer peuvent également surprendre les animaux et provoquer l'arrêt des activités en cours (repos, alimentation, voire frai...). La pratique du kite-surf et de la planche à voile est susceptible d'entraîner la fuite ou l'envol des oiseaux et être à l'origine de modification de comportements (diminution des taux de reproduction, pertes énergétiques, limitation des phases d'alimentation...). Enfin, la plongée sous-marine peut être source de dérangement pour la faune marine observée (présence visuelle et/ou éclairage émis par les plongeurs). Les randonneurs sur les plages et les dunes peuvent dégrader le milieu par le piétinement et la cueillette d'espèces de plantes rares et/ou emblématiques. Leur simple présence peut également provoquer des dérangements pour la faune. Les règles de chasse pratiquée sur le Domaine public Maritime (DPM) ne sont pas toujours respectées et des espèces protégées sont parfois la cible de chasseurs mal intentionnés.

Parmi les pressions s'exerçant sur le milieu, l'endommagement des habitats de l'estran jusqu'aux zones arrières-littorales figure donc parmi les impacts les plus problématiques. Différentes mesures de gestion, protection et conservation sont nécessaires et ont d'ores et déjà été mises en place à l'échelle régionale.

3. Un besoin de gestion, de protection et de conservation des espaces naturels

Du fait des nombreuses pressions qui s'exercent sur les habitats littoraux de la région Nord – Pas-de-Calais, différentes mesures de gestion et de protection des habitats et de leur biodiversité ont été mises en place (Figure I-36) : les sites Natura 2000 (ZPS et SIC), les Réserves Naturelles Nationales (RNN), les parcs naturels marins, les sites acquis par le Conservatoire du littoral et les Zones Naturelles d'Intérêt Ecologique, Faunistique et Floristique (ZNIEFF). Des associations de protection de l'environnement assurent bien souvent les suivis et la gestion de ces habitats littoraux, notamment pour les sites acquis par le Conservatoire du littoral tel que le Syndicat Mixte EDEN 62.

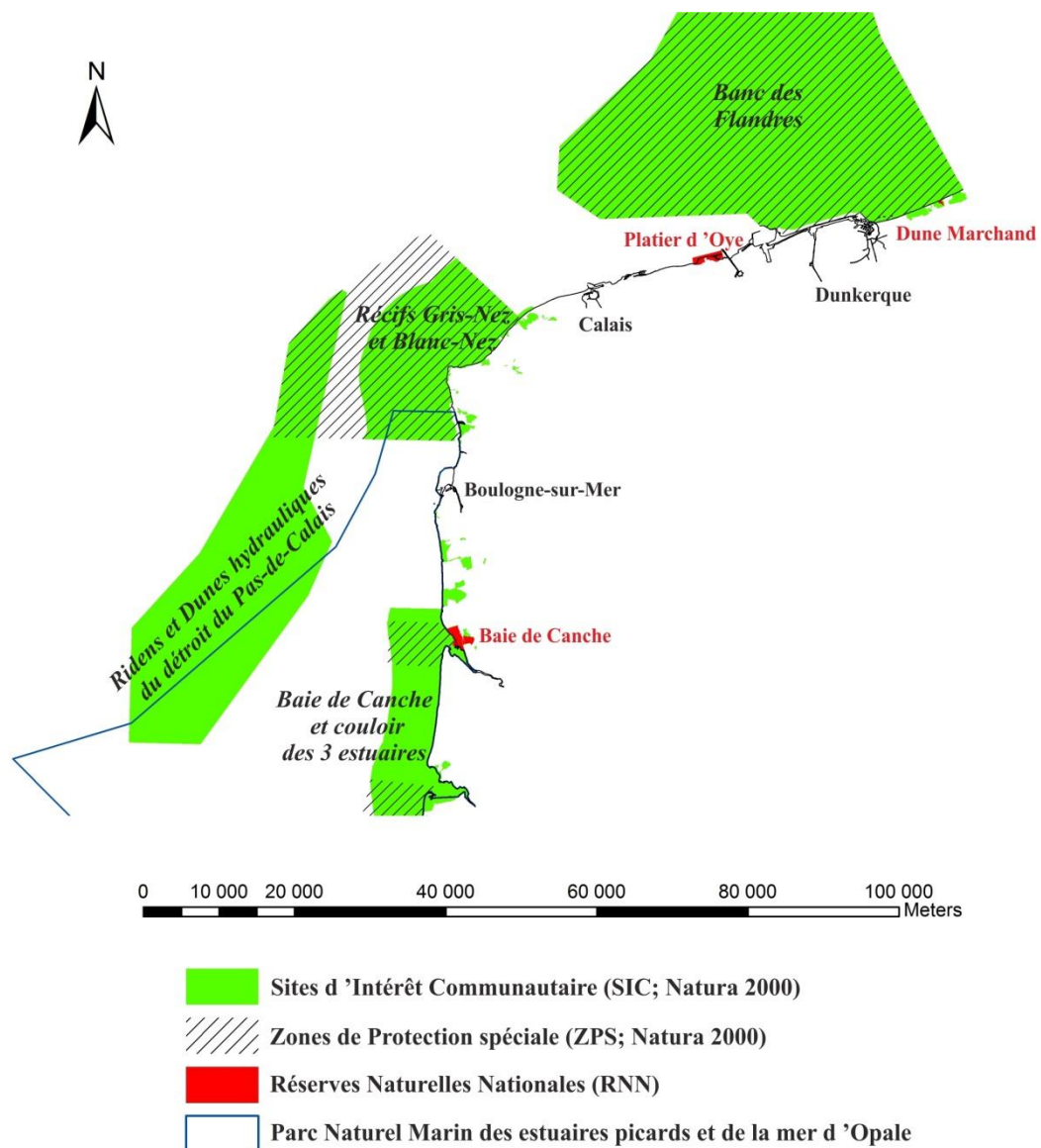


Figure I-36 : Mesures de gestion et de protection des milieux naturels du littoral Nord – Pas-de-Calais.

a- Les sites Natura 2000 à l'échelle régionale

Le réseau Natura 2000 rassemble des sites naturels ou semi-naturels ayant une forte valeur patrimoniale, par la faune et la flore qu'ils contiennent. Deux types de zones protégées sont définis et s'appuient sur l'application des Directives Oiseaux (79/409/CE) et Habitats (92/43/CE) :

- Les **Zones de Protection Spéciale (ZPS)** ont été créées en application de la Directive Européenne Oiseaux (79/409/CE) relative à la conservation des oiseaux sauvages. La détermination des sites s'appuie sur l'inventaire scientifique des ZICO (Zones Importantes pour la Conservation des Oiseaux ; réseau international des sites naturels pour la reproduction, l'alimentation et/ou la migration des oiseaux). A l'échelle régionale, quatre sites sont classés en ZPS : le Banc des Flandres, le Cap Gris-Nez, l'estuaire de la Canche et le Platier d'Oye soit 178776 ha (Figure I-36 ; Tableau I-2).

Tableau I-2 : Zones de Protection spéciale (ZPS ; Natura 2000) du littoral Nord – Pas-de-Calais (Code, localisation, superficies totale et marine, d'après INPN).

Sites	Code du site	Localisation		Superficie totale (ha)	Superficie marine (%)
		X	Y		
Bancs des Flandres	FR3112006	51,17°	2,16°	117167	100
Cap Gris-Nez	FR3110085	50,90°	1,48°	56224	100
Estuaire de la Canche	FR3110038	50,53°	1,55°	5032	90
Platier d'Oye	FR3110039	51,00°	2,05°	353	55

- Les **Sites d'Intérêt Communautaire (SIC)** ou Zones Spéciales de Conservation (ZSC) ont été créées en application de la Directive Européenne Habitats (92/43/CE) et ont pour objectif la préservation et conservation de sites écologiques présentant soit des habitats naturels ou semi-naturels d'intérêt communautaire de par leur rareté ou le rôle écologique qu'ils jouent, soit des espèces de faune et de flore d'intérêt communautaire pour leur rareté, leur valeur symbolique et leur rôle au sein de l'écosystème. A l'échelle régionale, 11 sites sont classés en SIC (Figure I-36 ; Tableau I-3) avec 4 sites totalement marins et 7 sites littoraux (estrans sableux et rocheux, falaises, dunes et marais).

Tableau I-3 : Sites d'Intérêt Communautaire (SIC ; Natura 2000) du littoral Nord – Pas-de-Calais (Code, localisation, superficies totale et marine, habitats inscrits à l'annexe I de la Directive Habitats Faune/Flore (21/05/92) ; d'après INPN).

Sites	Code du site	Localisation		Superficie totale (ha)	Superficie marine (%)	Habitats inscrits à l'annexe I des domaines marin et littoral
		X	Y			
Bancs des Flandres	FR3102002	51,17611°	2,15889°	112919	100	1110
Récifs Gris-Nez Blanc-Nez	FR3102003	50,89167°	1,5625°	29156	100	1110; 1170
Ridens et dunes hydrauliques du détroit du Pas-de-Calais	FR3102004	50,66833°	1,24861°	68245	100	1110; 1170
Baie de Canche et couloir des trois estuaires	FR3102005	50,34611°	1,48833°	33306	100	1110; 1130; 1140; 1210; 1310
Dunes de la plaine maritime flamande	FR3100474	51,07389°	2,45472°	4225	80	1110; 1140; 2120; 2130; 2160
Falaises du Cran aux Oeufs et du Cap Gris-Nez, Dunes du Chatelet, Marais de Tardinghen et Dunes de Wissant	FR3100478	50,87722°	1,6275°	1023	75	1110; 1140; 1170; 1230; 2120; 2160
Falaises et pelouses du Cap Blanc Nez, du Mont d'Hubert, des Noires Mottes, du Fond de la Forge et du Mont du Couple	FR3100477	50,9275°	1,71917°	733	40	1140; 1170
Dunes de l'Authie et Mollières de Berck	FR3100482	50,38833°	1,57667°	186	6	1140; 1210; 2110; 2120; 2130; 2160; 2180
Estuaire de la Canche, dunes picardes plaquées sur l'ancienne falaise, forêt d'Hardelot et falaise d'Equihen	FR3100480	50,60472°	1,59417°	1658	3	1130; 1140; 1170; 1210; 1220; 1230; 1310; 1330; 2110; 2120; 2130; 2160; 2170; 2180; 2190
Dunes et marais arrière-littoraux de la plaine maritime picarde	FR3100481	50,44889°	1,59139°	1016	nc	1210; 2110; 2120; 2130; 2160; 2180; 2190
Falaises et dunes de Wimereux, estuaire de la Slack, Garennes et Communaux d'Ambleteuse-Andresselles	FR3100479	50,79583°	1,60806°	410	nc	1130; 1140; 1170; 1220; 1230; 1310; 1330; 2110; 2120; 2130; 2150; 2160

Codes : 1110 « Bancs de sable à faible couverture permanente d'eau marine » ; 1130 « Estuaires » ; 1140 « Replats boueux ou sableux exondés à marée basse » ; 1170 « Récifs » ; 1210 « Végétation annuelle des laisses de mer » ; 1220 « Végétation vivace des rivages de galets » ; 1230 « Falaises avec végétation des côtes atlantiques et baltiques » ; 1310 « Végétations pionnières à *Salicornia* et autres espèces annuelles des zones boueuses et sableuses » ; 1330 « Prés-salés atlantiques (*Glaucopuccinellietalia maritima*) » ; 2110 « Dunes mobiles embryonnaires » ; 2120 « Dunes mobiles du cordon littoral à *Ammophila arenaria* (dunes blanches) » ; 2130 « Dunes côtières fixées à végétation herbacée (dunes grises) » ; 2150 « Dunes fixées décalcifiées atlantiques (*Calluno-Ulicetea*) » ; 2160 « Dunes à *Hippophaë rhamnoides* » ; 2170 « Dunes à *Salix repens* spp. *argentea* (*Salicion arenariae*) » ; 2180 « Dunes boisées des régions atlantique, continentale et boréale » ; 2190 « Dépressions humides intra-dunaires » ; nc = non communiqué.

Six sites, couvrant plus de 2000 km² d'espaces marins, appartiennent également au réseau **Natura 2000 en mer**, il s'agit : des Bancs des Flandres (ZPS, SIC), du Cap Gris-Nez (ZPS), des récifs Gris-Nez Blanc-Nez (SIC), de la Baie de Canche et couloir des trois estuaires (SIC) et des Ridens et dunes hydrauliques du détroit du Pas-de-Calais (SIC).

b- Les Réserves Naturelles Nationales (RNN)

Sur le littoral régional, trois sites sont classés en Réserves Naturelles Nationales : la Baie de Canche, le Platier d'Oye et la Dune Marchand (Figure I-36).

La **Réserve Naturelle Nationale de la Baie de Canche** couvre une partie de la rive droite de la Canche (Figure I-36). Elle s'étend sur 505 hectares et est caractérisée par des habitats littoraux et halophiles (estran sableux et milieux dunaires). Le site constitue un point d'étape pour des dizaines de milliers d'oiseaux migrateurs (limicoles et Anatidés) principalement en halte migratoire et en hivernage. Le site a été classé en 1987 et est actuellement géré par le Syndicat Mixte EDEN 62 (www.reserves-naturelles.org/baie-de-canche).

La **Réserve Naturelle Nationale du Platier d'Oye**, située entre Calais et Dunkerque (Figure I-36), s'étend sur 391 hectares. Également caractérisé par des habitats littoraux et halophiles (estran sableux, dunes et marais), ce site est considéré comme la première zone d'alimentation sur la côte Manche/mer du Nord rencontrée par les oiseaux migrateurs en route pour leurs quartiers d'hiver. 230 espèces d'oiseaux y ont été observées, dont 85 d'intérêt patrimonial, et la flore du site compte 361 espèces, dont 86 d'intérêt patrimonial ; 6 espèces, telle que l'Obione pédonculée (*Halimione pedunculata*), possèdent une protection nationale et 12 une protection régionale. Le site a été classé en 1987 et est également géré par le Syndicat Mixte EDEN 62 (www.reserves-naturelles.org/platier-d-oye).

La **Réserve Naturelle Nationale de la Dune Marchand**, située sur le littoral de la mer du Nord à l'est de Dunkerque (Figure I-36), s'étend sur 83 hectares. Ce site est caractérisé par des milieux dunaires : dunes embryonnaires, dunes grises, marais et pelouses qui abritent une faune et une flore

diversifiée. Le site a été classé en 1974 et est géré par le Conseil Général du Nord (www.reserves-naturelles.org/dune-marchand).

c- Les sites acquis par le Conservatoire du littoral

Le Conservatoire du littoral (ou Conservatoire de l'espace littoral et des rivages lacustres) est un établissement public national à caractère administratif créé en 1975 et placé sous la tutelle du ministre chargé de la protection de la nature. Son objectif est d'acquérir un tiers du littoral français afin d'éviter toute construction ou artificialisation. Les terrains peuvent être acquis sur le littoral, le domaine public maritime (DPM), les zones humides des départements côtiers et les estuaires. Après acquisition, les sites sont remis en état et leur gestion est confiée aux communes, à d'autres collectivités locales ou à des associations. A l'échelle régionale, 20 sites situés à proximité de la mer (environ 4540 hectares) ont été acquis par le Conservatoire du littoral (Figure I-37) avec comme premier site « Les Garennes du Lornel » en 1976. Ces sites sont majoritairement gérés par le Syndicat Mixte EDEN 62 et quelques communes pour le Pas-de-Calais et par le département lui-même pour le Nord. Ces gestionnaires y assurent la restauration, le maintien et la protection des différents habitats (www.conservatoire-du-littoral.fr; Tableau I-4).

Tableau I-4 : Sites acquis par le Conservatoire du littoral au niveau de la région Nord – Pas-de-Calais, communes concernées, surfaces protégées (ha), date d'acquisition et gestionnaires du site.

Sites	Communes	Surface (ha)	Date d'acquisition	Gestionnaires
Dunes du Perroquet	Bray-Dunes	179	1985	Département du Nord
Dunes Marchand	Bray-Dunes, Zuydcoote	117	1980	Département du Nord
Dunes Dewulf	Leffrinckoucke, Zuydcoote	230	1987	Département du Nord
Le Platier d'Oye	Oye-Plage	355	1979	EDEN 62
Fort Vert	Calais, Marck	327	2009	EDEN 62
Dunes du Fort Mahon	Sangatte	43	1979	EDEN 62
Cap Blanc-Nez	Escalles, Sangatte	415	1987	EDEN 62
Le Petit Blanc Nez	Wissant, Escalles, Sangatte	57	2004	EDEN 62
Baie de Wissant	Tardinghen, Wissant	209	1985	EDEN 62
Cap Gris-Nez	Audinghen, Audresselles	244	1982	EDEN 62
Baie de la Slack	Ambleteuse, Wimereux, Wimille	298	1977	EDEN 62
Pointe de la Crèche	Wimereux, Boulogne-sur-Mer	27	1980	EDEN 62, AFLC
Cap d'Alprech	Le Portel	16	2001	EDEN 62, Le Portel Plage
Dunes d'Ecault	Equihen-Plage, Saint-Etienne-au-Mont	163	1980	EDEN 62
Mont-Saint-Frieux	Camiers, Dannes, Neufchâtel-Hardelot	668	1984	EDEN 62
Les Garennes de Lornel	Camiers, Etaples	485	1976	EDEN 62
Dunes de Mayville	Cucq, Le Touquet	71	1982	EDEN 62, Le Touquet
Dunes de Stella - Merlimont	Cucq, Merlimont	117	2003	EDEN 62
Dunes de Berck	Berck	302	1990	EDEN 62
Baie d'Authie Rive Nord	Berck, Groffliers	217	1986	EDEN 62

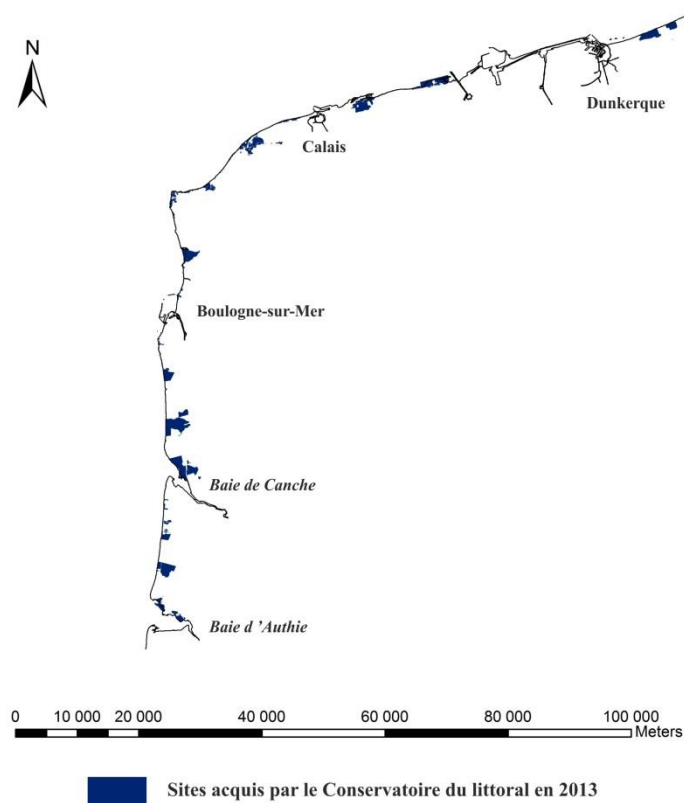


Figure I-37 : Carte des sites littoraux acquis par le Conservatoire du littoral.

d- Les Zones Naturelles d'Intérêt Ecologique Faunistique et Floristique (ZNIEFF)

Lancé en 1982 pour le milieu continental, l'inventaire des Zones Naturelles d'Intérêt Ecologique Faunistique et Floristique (ZNIEFF) a pour objectif d'identifier et de décrire des secteurs présentant de fortes capacités biologiques et un bon état de conservation. L'inventaire des ZNIEFF-mer a, quant à lui, été entrepris à partir des années 1990 (Simian et al., 2009). Deux types de ZNIEFF sont distingués :

- Les ZNIEFF de type I, concernant les secteurs de grand intérêt biologique ou écologique
- Les ZNIEFF de type II, concernant les grands ensembles naturels riches et peu modifiés qui offrent des potentialités biologiques importantes.

Cet inventaire est devenu aujourd'hui un des éléments majeurs de la politique de protection de la nature. Il doit être consulté dans le cadre de projets d'aménagements du territoire (document d'urbanisme, création d'espaces protégés...).

Le littoral Nord – Pas-de-Calais possède 23 sites classés comme Zone Naturelle d’Intérêt Ecologique, Faunistique et Floristique continentale de type I (Tableau I-5 ; Figure I-38), avec plus particulièrement des milieux dunaires, des falaises et des marais. Actuellement, aucune ZNIEFF marine n’a vu le jour dans la région.

Tableau I-5 : ZNIEFF continentales de type I sur le littoral de la région Nord – Pas-de-Calais (d’après INPN).

Sites	Code	Surface (ha)
Dunes du Perroquet	310013275	296
Dunes Marchand	310007021	196
Dunes de Leffrinckoucke	310013271	572
Dunes du Clipon	310007020	1728
Dunes de Gravelines	310030011	441
Platier d'Oye et plage du Fort Vert	310007286	3103
Dunes de Blériot-Plage	310013773	368
Cap Blanc-Nez, Mont d'Hubert, Mont Vasseur et Fond de la Forge	310007018	954
Dune d'Amont	310013270	332
Dunes du Châtelet et marais de Tardinghen	310007285	753
Cap Gris-Nez et falaise au nord d'Audresselles	310007017	349
Estuaire de la Slack	310007284	73
Dunes de la Slack, Pointe aux Oies et Pointe de la Rochette	310007283	469
Pointe de la Crèche et falaise entre Boulogne-sur-Mer et Wimereux	310007016	206
Falaises d'Equihen	310007282	223
Dunes d'Ecault et de Condette	310007039	1313
Dunes de Dannes et du Mont-Saint-Frieux	310007280	1926
Dunes de Camiers et baie de Canche	310007015	2706
Dunes de Stella-Plage	310013725	237
Dunes de Mayville	310007277	745
Dunes de Merlimont	310007234	1431
Rive Nord de la Baie d'Authie	310007240	809
Mollières de Berck	310013737	153

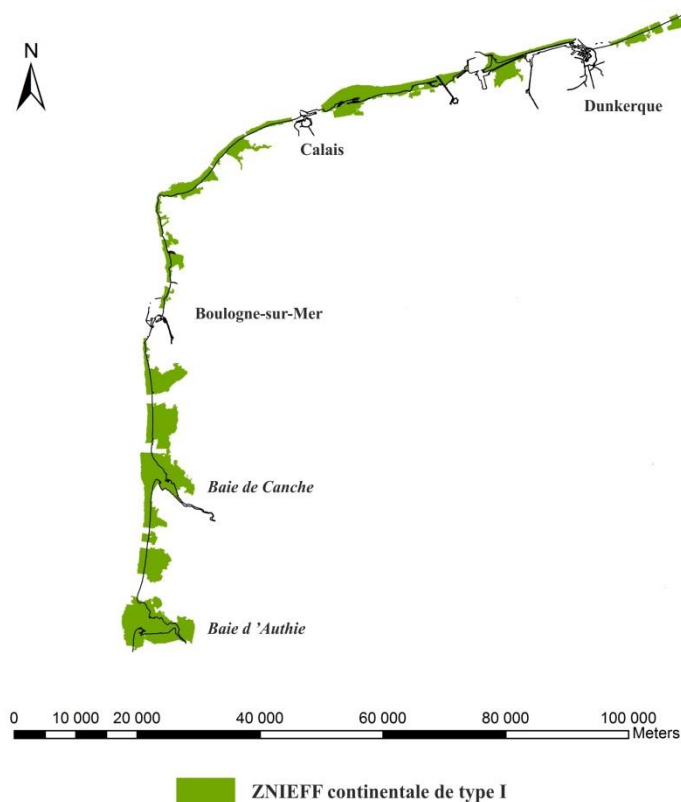


Figure I-38 : Carte des ZNIEFF continentales de type I sur le littoral Nord – Pas-de-Calais.

e- Le Parc Naturel Marin des Estuaires Picards et de la mer d'Opale

Créé le 12 décembre 2012, le Parc Naturel Marin des Estuaires Picards et de la mer d'Opale longe 118 km de côtes depuis le Tréport (Somme) jusqu'à Ambleteuse (Nord – Pas-de-Calais) et couvre 2300 km² d'espace marin (Figure I-36). Cinquième parc naturel marin français, le premier sur la façade maritime Manche – mer du Nord, il répond à trois objectifs principaux : la connaissance, la protection du milieu marin et le développement des activités maritimes. Il fait partie de l'Agence des Aires Marines Protégées (AAMP), établissement public sous la tutelle du ministère de l'Écologie, du Développement durable et de l'Énergie. Le Parc est géré par un conseil de gestion composé d'acteurs locaux : des élus, des représentants des usagers professionnels et de loisirs, des organismes environnementaux et culturels, des centres de recherche scientifique et des services de l'État. Le conseil décide de la politique du Parc selon les orientations de gestion fixées dans le décret de création et élabore son plan de gestion. Ce plan est actuellement en cours de réalisation (www.aires-marines.fr/parc-marin-estuaires-picards-mer-opale).

Conclusions :

Malgré une forte anthropisation du littoral Nord – Pas-de-Calais, la connaissance de certains habitats a permis la mise en « protection » de sites reconnus pour leur importante richesse patrimoniale. Ainsi, 4 sites (couvrant 178 776 ha) sont désignés comme zone de protection spéciale (ZPS), 11 comme sites d'intérêt communautaire (252 877 ha ; SIC), 19 381 hectares sont classés en Zone Naturelle d'Intérêt Écologique, Faunistique et Floristique (ZNIEFF), trois réserves naturelles nationales ont été créées et 4538 hectares sont protégés par le Conservatoire du littoral. De plus, la création du Parc Naturel Marin des Estuaires Picards et de la mer d'Opale devrait conduire à une meilleure gestion des habitats littoraux et marins, tout en préservant les activités socio-économiques à l'échelle régionale.

Cependant, la connaissance des estrans sableux (plages et estuaires), représentant 95% du linéaire côtier à l'échelle régionale, et notamment des communautés benthiques qui y vivent, apparaît beaucoup moins documentée. Seuls quelques secteurs tels que les plages à l'est (Souplet et al., 1980 ; Cuisinet et Moguedet, 1983) et à l'ouest de Calais (Davoult, 1983 ; Cuisinet et Moguedet, 1983), la plage d'Oye (Grégoire, 1976), l'Avant-Port-Ouest de Dunkerque (Muller, 1983) et la plage de Petit-Fort-Philippe dans le cadre du suivi de la Centrale nucléaire de Gravelines (Dewarumez, 1978-2013) ont été prospectés il y a quelques années maintenant. Plus récemment, les estuaires de Canche (Marzec, 2001) et d'Authie (Dobroniak, 2000) ainsi que la baie de Wissant (Vallet et Dauvin, 2001) ont été étudiés et certains secteurs ont été revisités (plage d'Oye, Luczak et al., 2008 ; plage des Hemmes de Marck, Luczak et al., 2010). Cependant, du fait de la disparité spatiale des échantillonnages « historiques », la connaissance des communautés benthiques à l'échelle régionale est encore superficielle et il apparaît essentiel d'explorer les secteurs encore non connus à ce jour. L'importance spatiale de ces estrans sableux à l'échelle régionale couplée aux multiples causes de perturbations anthropiques existantes nécessite d'approfondir la connaissance des communautés benthiques présentes sur les plages et estuaires en matière de diversité, de distribution spatiale et de

fonctionnement au sein des écosystèmes littoraux. Cette approche apparaît fondamentale pour la mise en place de plans de gestion et de conservation efficaces à l'échelle du littoral Nord – Pas-de-Calais.

Chapitre II

Les communautés macrozoobenthiques des sédiments meubles intertidaux de la région Nord – Pas-de-Calais



Crédits photographiques : © Adrien Cartier. Baie de Wissant et Cap Blanc-Nez en arrière-plan (haut gauche). © Hans Hillewaert. *Scolelepis squamata* (haut droit) ; *Bathyporeia pilosa*, *Eurydice pulchra*, *Macoma balthica*, *Peringia ulvae* et *Phyllodoce mucosa* (bas de gauche à droite).

I - Avant-propos

Dans le précédent chapitre, les caractéristiques environnementales ainsi que les enjeux écologiques et socio-économiques des différents habitats du littoral Nord – Pas-de-Calais ont pu être mis en évidence. Il ressort de cette synthèse que, paradoxalement à la facilité de son accès, les habitats du domaine intertidal des substrats meubles (plages et estuaires), et plus particulièrement les communautés benthiques animales qui y vivent, semblent moins connus que ceux des milieux rocheux et dunaires et que le domaine subtidal (Dauvin, 1997). En effet, contrairement aux communautés benthiques du domaine subtidal qui ont été décrites à l'échelle de la Manche orientale et du sud de la mer du Nord (Cabioch et Glaçon, 1975 ; Cabioch et Glaçon, 1977 ; Souplet et Dewarumez, 1980 ; Souplet et al., 1980 ; Prygiel et al., 1988 ; Davoult et al., 1988 ; Gentil et Cabioch, 1997 ; Desroy et al., 2003 ; Foveau, 2009), il n'existe aucune vision globale du domaine intertidal à l'échelle de la région Nord – Pas-de-Calais (Richard et al., 1980 ; Davoult, 1983).

Partant de ce constat, le premier objectif de cette étude est de **mettre en évidence les communautés macrobenthiques présentes au sein des zones intertidales (plages et estuaires) de la région Nord – Pas-de-Calais**, de les **caractériser** (diversité, abondance, biomasse et paramètres sédimentaires) et de **connaître leur distribution spatiale**, préalable indispensable à toute étude fonctionnelle mais également à toute tentative de mise en œuvre d'actions de conservation de ces écosystèmes littoraux.

Ces communautés benthiques animales sont également connues pour présenter une zonation depuis le haut vers le bas des zones intertidales meubles. Les principaux schémas de zonation de la macrofaune benthique des plages sableuses ont été proposés par Dahl (1952) et Salvat (1964). Dahl (1952) a défini trois zones biologiques basées sur les Crustacés représentatifs de chaque zone tandis que Salvat (1964) a défini quatre zones basées sur les propriétés de teneur en eau du sédiment : la zone de dessiccation, la zone de rétention, la zone de résurgence et la zone de saturation. Depuis ces travaux, d'autres types de zonation ont été mis en évidence :

- *Sans zone* bien définie (Haynes et Quinn, 1995; Rodil et al., 2006)

- *Deux zones* caractérisées par des espèces respirant dans l'air, « air-breathers », au-dessus de la ligne de rivage et des espèces respirant dans l'eau, « water-breathers », au-dessous de la ligne de rivage (Fernandes et Soares-Gomes, 2006)
- *Trois zones* (Jaramillo et al., 1993; McLachlan et Jaramillo, 1995; Brazeiro et Defeo, 1996; Brazeiro, 1999; Degraer et al., 2003; Aerts et al., 2004; Defeo et McLachlan, 2005; Janssen et Mulder, 2005; Schlacher et Thompson, 2013b, Veiga et al., 2014) ou *quatre zones* (Salvat, 1964; McLachlan, 1990; Jaramillo et Gonzalez, 1991; Gheskiere et al., 2004) basées sur la distribution des différents assemblages d'espèces ou sur les propriétés physiques de l'estran.

Cependant, dans une compilation de différents travaux, Schlacher et Thompson (2013b) ont montré que 62% des études menées à travers le monde reconnaissait l'existence de trois communautés macrobenthiques. De cette observation découle notre second objectif qui est de mettre en lumière **le nombre de communautés macrobenthiques aujourd'hui rencontrées depuis les hauts niveaux jusqu'aux bas niveaux des zones intertidales des plages et estuaires de la région Nord – Pas-de-Calais.**

Dans le cadre des directives européennes telles que la Directive Cadre Eau (DCE) et de la Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin (DCSMM), chaque pays se doit de définir et d'identifier ses habitats d'après un système de classification commun dans le but d'établir des mesures de gestion et de conservation communes. La classification d'habitats EUNIS a été choisie pour atteindre cet objectif (Davies et al., 2004 ; Galparsoro et al., 2012). Notre troisième objectif concerne donc **l'applicabilité de la classification d'habitats EUNIS aux communautés macrobenthiques des sédiments meubles intertidaux de la région Nord – Pas-de-Calais**, classification déterminée au préalable à partir des habitats marins et côtiers de la Grande-Bretagne et de l'Irlande (Connor et al., 2004).

II – Données et méthodes utilisées

Les données « historiques » de macrofaune benthique issues de précédentes campagnes d'échantillonnage (i.e. période 1998 - 2011) sur la zone intertidale du littoral Nord – Pas-de-Calais ont été récupérées, géoréférencées et intégrées dans une base de données. Ce premier travail de synthèse a permis l'acquisition de données de macrofaune benthique (densités et biomasses) et de données sédimentaires (granulométrie) de 252 stations situées dans la zone d'étude. Les positions de ces stations « historiques » ont ensuite été cartographiées afin (i) d'identifier les secteurs où les données bio-sédimentaires étaient disponibles et (ii) déterminer les secteurs géographiques à investiguer. Partant de ce résultat, une analyse des orthophotographies littorales (© Ortho Littorale 2000) a permis de planifier les campagnes d'échantillonnage (Rollet et al., 2005) nécessaires pour couvrir la zone intertidale de la région Nord – Pas-de-Calais dans son ensemble (depuis la frontière belge jusqu'à la baie d'Authie incluse). Sur les plages, les stations ont été placées le long d'une radiale perpendiculaire à la plage afin de couvrir l'ensemble de la zone intertidale. En fonction de la largeur de la zone intertidale, entre 3 et 5 stations ont été positionnées à intervalles réguliers depuis le haut vers le bas de la plage. Les radiales ont été positionnées au niveau de chaque commune et à un intervalle quasi équidistant. Au niveau des deux estuaires (Canche et Authie), un échantillonnage aléatoire stratifié avait été réalisé (Luczak et al., 2001).

Un total de 106 nouvelles stations a été échantillonné en fin d'hiver-début de printemps 2012 lors de coefficients de vives eaux afin d'accéder aux stations situées dans les bas niveaux de l'estran. Cette étude est donc basée sur un total de 358 stations avec 205 stations échantillonnées sur les plages, 75 en baie de Canche et 78 en baie d'Authie (Tableau II-1 ; Figure II-1).

Tableau II-1 : Sites de prélèvements de la macrofaune benthique et du sédiment, date de prélèvement, coefficient de marée, nombre de radiales et de stations par site et provenance des données.

Sites	Date de prélèvement	Coefficient de marée	Nombre de radiales	Nombre de stations	Bibliographie
<i>Littoral Dunkerquois</i>					
Bray-Dunes	06/07/2012	99	1	4	Cette étude
Zuydcoote	06/07/2012	99	1	4	Cette étude
Dunkerque (digue du Braek)	05/07/2012	98	1	4	Cette étude
Dunkerque (avant-port ouest)	05/07/2012	98	1	3	Cette étude
Petit-Fort-Philippe	06/07/2012	99	3	10	Rolet et al., 2012
<i>De l'Aa à Calais</i>					
Platier d'Oye	01/04/2008	38	9	42	Lanshere, 2008
Hemmes de Marck	26/10/2010	83	-	17	Luczak et al., 2010
	07/05/2012	108	2	8	Cette étude
<i>De Calais à la Baie de Wissant</i>					
Blériot-Plage/Calais	09/05/2012	103	1	4	Cette étude
Sangatte	08/05/2012	108	1	4	Cette étude
Escalles	10/03/2012	111	1	4	Cette étude
<i>Baie de Wissant</i>					
Strouanne	12/03/2012	106	1	4	Cette étude
Wissant	08/11/2002	106	3	12	Vallet et Dauvin, 2001
	12/03/2012	106	1	3	Cette étude
Tardinghen	12/03/2012	106	1	4	Cette étude
<i>Du Cap-Gris-Nez à Boulogne</i>					
Andresselles	13/03/2012	94	1	4	Cette étude
Ambleteuse	13/03/2012	94	1	3	Cette étude
Slack	09/03/2012	105	1	4	Cette étude
Pointe aux Oies	09/03/2012	105	1	4	Cette étude
Wimereux	09/02/2012	98	1	4	Cette étude
Boulogne-sur-Mer	24/02/2012	95	1	4	Cette étude
<i>De Boulogne à la Baie de Canche</i>					
Le Portel	05/04/2012	87	1	4	Cette étude
Equihen-Plage	04/05/2012	95	1	4	Cette étude
Hardelot-Plage	10/04/2012	106	1	4	Cette étude
Sainte-Cécile	10/04/2012	106	1	4	Cette étude
Baie de Canche	Mai 2000	-	-	75	Luczak et al., 2001
<i>De la Baie de Canche à la Baie d'Authie</i>					
Le Touquet	2010 -	105	3	15	Meirland et al., 2010; cette étude
	19/09/2012				
Stella-Plage	2010 -	105	2	10	Meirland et al., 2010; cette étude
	19/09/2012				
Merlimont	2010 -	105	2	10	Meirland et al., 2010; cette étude
	19/09/2012				
Berck	07/07/2012	95	1	4	Cette étude
Baie d'Authie	1998	-	-	66	Dobroniak, 2000
	2002	-	-	12	Têtu, 2005
Total stations échantillonnées sur le littoral Nord-Pas-de-Calais				358	

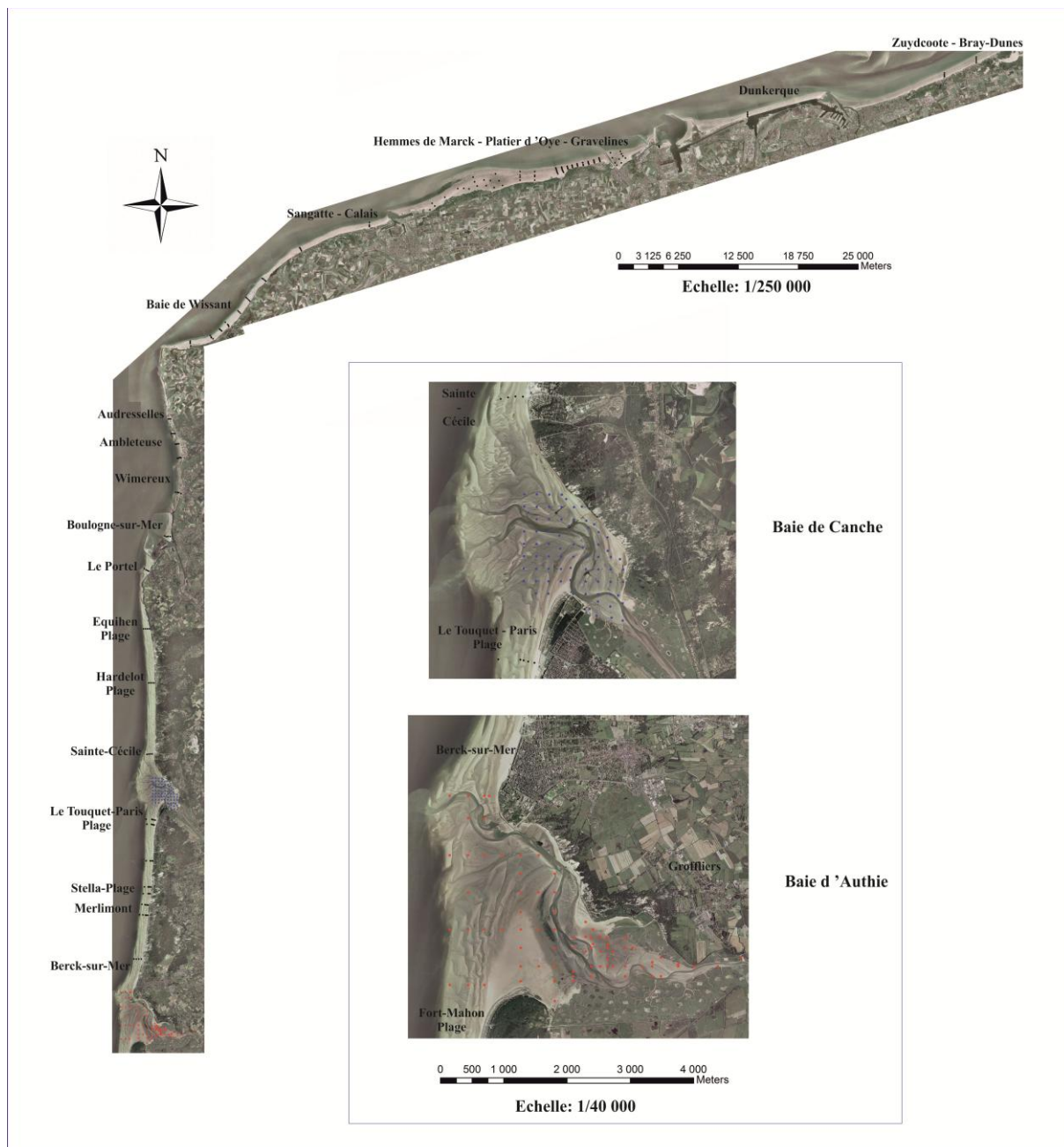


Figure II-1 : Positionnement des stations échantillonnées sur le littoral Nord – Pas-de-Calais entre 1998 et 2012 et zooms sur les baies de Canche et d'Authie.

Le nombre important de stations échantillonnées ne permet toutefois pas de couvrir l'intégralité des estrans du littoral Nord – Pas-de-Calais (Figure II-1). De ce fait, la méthode d'Observation Directe des habitats sur le Terrain (DFO pour Direct Field Observation) proposée par Godet et al. (2009a) a été couplée aux prélèvements de macrofaune benthique et de sédiments afin d'obtenir une plus grande précision pour établir la cartographie des communautés benthiques intertidales des substrats meubles.

Cette méthode, dite « naturaliste », consiste avant de procéder à l'échantillonnage en une photographie de la zone et au relevé des caractéristiques abiotiques et biotiques visibles directement sur le terrain. Elle apparaît relativement rapide et peu onéreuse à mettre en œuvre et permet un haut niveau de précision (Godet, 2008 ; Godet et al., 2009a).

Les paramètres abiotiques et biotiques observés et codifiés en fonction de leur importance sont (Tableau II-2) :

- Les principales caractéristiques topographiques : pente, absence/présence de ripples marks
- Les caractéristiques sédimentaires : texture, structure, oxydation du sédiment...
- La présence de végétation : algues, phanérogames
- La présence de traces animales : tubes de *Lanice conchilega*, fèces ou trous d'arénicoles (*Arenicola marina*)...
- La présence d'animaux vivants

Tableau II-2 : Critères utilisés pour les descriptions des paramètres biotiques et abiotiques sur le terrain selon la méthode DFO (modifié de Godet, 2008).

		Categories			Note		
1st level	2nd level	3rd level	4th level	5th level			
Abiotic criteria	Topography characteristics	Slope			0 = Nul 1 = Weak 2 = Strong		
		Ripple marks			0/1		
		Ridges			0/1		
		Mounds and depressions			0/1		
	Sediment characteristics	Texture	Silt			0/1	
			Fine sands			0/1	
			Medium sands			0/1	
			Coarse sands			0/1	
			Muddy			0/1	
		Structure	Limp			0/1	
			Soft			0/1	
			Indurate			0/1	
		Oxidation	Oxidised			0/1	
			Anoxic	In surface			0/1
				In depth of 10 cm			0/1
			Anoxic			0/1	
Vegetation indicating a specific bathymetric level	Soft bottom vegetation	Algae	<i>Fucus</i> spp		0/1		
			<i>Vaucheria</i> spp		0/1		
		Phanerogams		Halophilous vegetation		0/1	
		Hard substrate vegetation on blocks among soft sediment	Algae	<i>Pelvetia canaliculata</i>		0/1	
	<i>Fucus spiralis</i>			0/1			
	<i>Fucus vesiculosus</i>			0/1			
	<i>Fucus serratus</i>			0/1			
	<i>Ascophyllum nodosum</i>			0/1			
					0/1		
	Other vegetation	Soft bottom vegetation	Algae	<i>Enteromorpha</i> spp		0/1	
Biological criteria	Benthic fauna	Animal tracks	<i>Arenicola marina</i> faeces or burrows		0 = Absent 1 = Scattered 2 = Abundant		
			<i>Hediste diversicolor</i> burrows or living animals		0/1		
			<i>Lanice conchilega</i> sand-fringes		0 = Absent 1 = Scattered 2 = Abundant		
		Living animals	Cnidaires	<i>Actinia</i> spp		0/1	
				<i>Sagartia troglodytes</i>		0/1	
				<i>Cereus pedunculatus</i>		0/1	
			Annelids	Cirratulidae spp		0/1	
				<i>Nephtys</i> spp		0/1	
			Crustaceans	<i>Talitrus saltator</i>		0/1	
				<i>Carcinus maenas</i>		0/1	
				<i>Crangon crangon</i>		0/1	
				<i>Liocarcinus</i> spp		0/1	
	Paguridae spp			0/1			
	Molluscs		<i>Cerastoderma edule</i>		0 = Absent 1 = Scattered 2 = Abundant		
			<i>Crepidula fornicata</i>		0/1		
			<i>Gibbula</i> spp		0/1		
			<i>Littorina</i> spp		0/1		
			<i>Nassarius reticulatus</i>		0/1		
		<i>Ensis</i> spp		0/1			
		<i>Mytilus edulis</i>		0/1			
		<i>Spisula</i> spp		0/1			
		<i>Donax vittatus</i>		0/1			
		<i>Macoma balthica</i>		0/1			
	<i>Peringia ulvae</i>		0 = Absent 1 = Scattered 2 = Abundant				

Les communautés macrobenthiques définies grâce aux analyses multivariées couplées à la méthode DFO ont été caractérisées et une correspondance avec la classification d'habitats **EUNIS** a été recherchée (Niveaux 4 et 5 : Connor et al., 2004 ; Davies et al., 2004 ; Galparsoro et al., 2012).

Cette classification a été développée pour répondre à la mise en œuvre de la « Directive Habitat » de l'Union Européenne et tend à devenir la typologie de référence des habitats en Europe. Elle comprend 6 niveaux qui suivent une hiérarchie (Figure II-2) : au niveau 1, les habitats sont répartis entre habitats marins (code A) et autres (terrestres et eaux douces). Le niveau 2 distingue les habitats marins en fonction du type de substrat (meuble/rocheux), de la profondeur, du caractère permanent ou non de l'immersion (ex : A2 pour sédiments littoraux). Le niveau 3 permet de classer en fonction des conditions abiotiques (nature du sédiment, énergie hydrodynamique, salinité ; ex : A2.2 pour les sables et sables-vaseux littoraux). A partir du niveau 4, la classification est basée sur la biocénose en place (ex : A2.23 Sables fins intertidaux dominés par les Polychètes et Amphipodes). Aux niveaux 5 et 6, la résolution augmente encore dans la description de l'habitat avec les espèces macrobenthiques présentes (ex : A2.223 Sables fins à moyens intertidaux à Amphipodes et *Scolelepis spp* pour le niveau 5 et A2.2232 Sables mobiles intertidaux à *Eurydice pulchra* pour le niveau 6). Les données de cette classification sont disponibles gratuitement sur le site <http://eunis.eea.europa.eu/>.

Finalement, la cartographie, reconnue comme outil indispensable dans la mise en place de mesures de gestion et de conservation des habitats, a été réalisée sur fonds de photographies aériennes (© Ortho Littorale 2000) à l'échelle du littoral Nord – Pas-de-Calais. Les analyses et représentations cartographiques ont été effectuées à l'aide du logiciel de SIG (Systèmes d'Informations Géographiques) ArcGIS 10®.

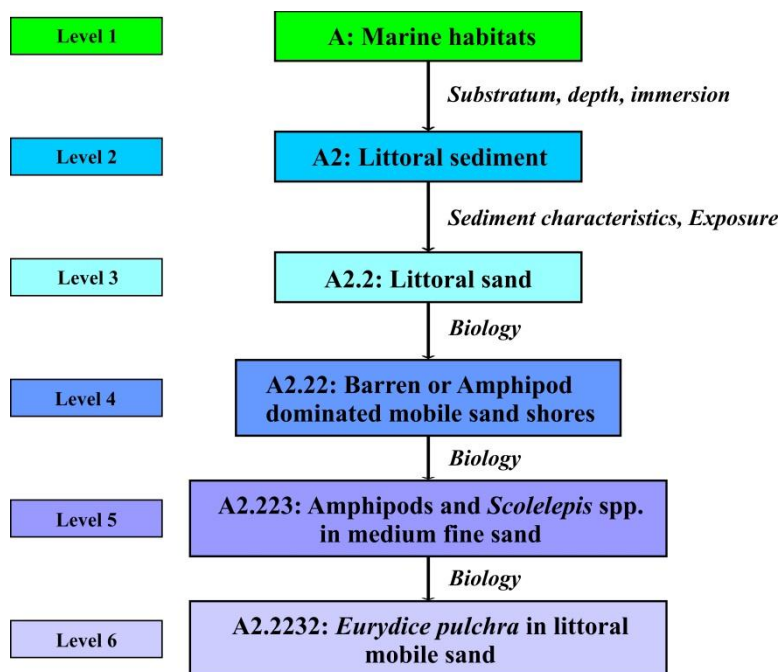


Figure II-2 : Niveaux hiérarchiques de la classification d'habitats EUNIS. Exemple appliqué aux sédiments sableux intertidaux.

Les méthodes utilisées dans le cadre de ce chapitre sont :

- *Analyses multivariées (dendrogramme, MDS, ANOSIM, SIMPER ; Clarke et Warwick, 2001 ; Legendre et Legendre, 2012)*
- *Méthode DFO (Godet, 2008 ; Godet et al., 2009a)*
- *Indices de diversité (Richesse spécifique et indice de diversité de Shannon ; Frontier et al., 2008)*
- *Statistiques non paramétriques (test de Kruskal-Wallis ; Zar, 2014)*
- *Cartographie et classification d'habitats EUNIS (Connor et al., 2004 ; Davies et al., 2004)*

Le diagramme (Figure II-3) représente la synthèse de la méthodologie utilisée pour la réalisation de la cartographie des communautés macrobenthiques intertidales des substrats meubles de la région Nord – Pas-de-Calais.

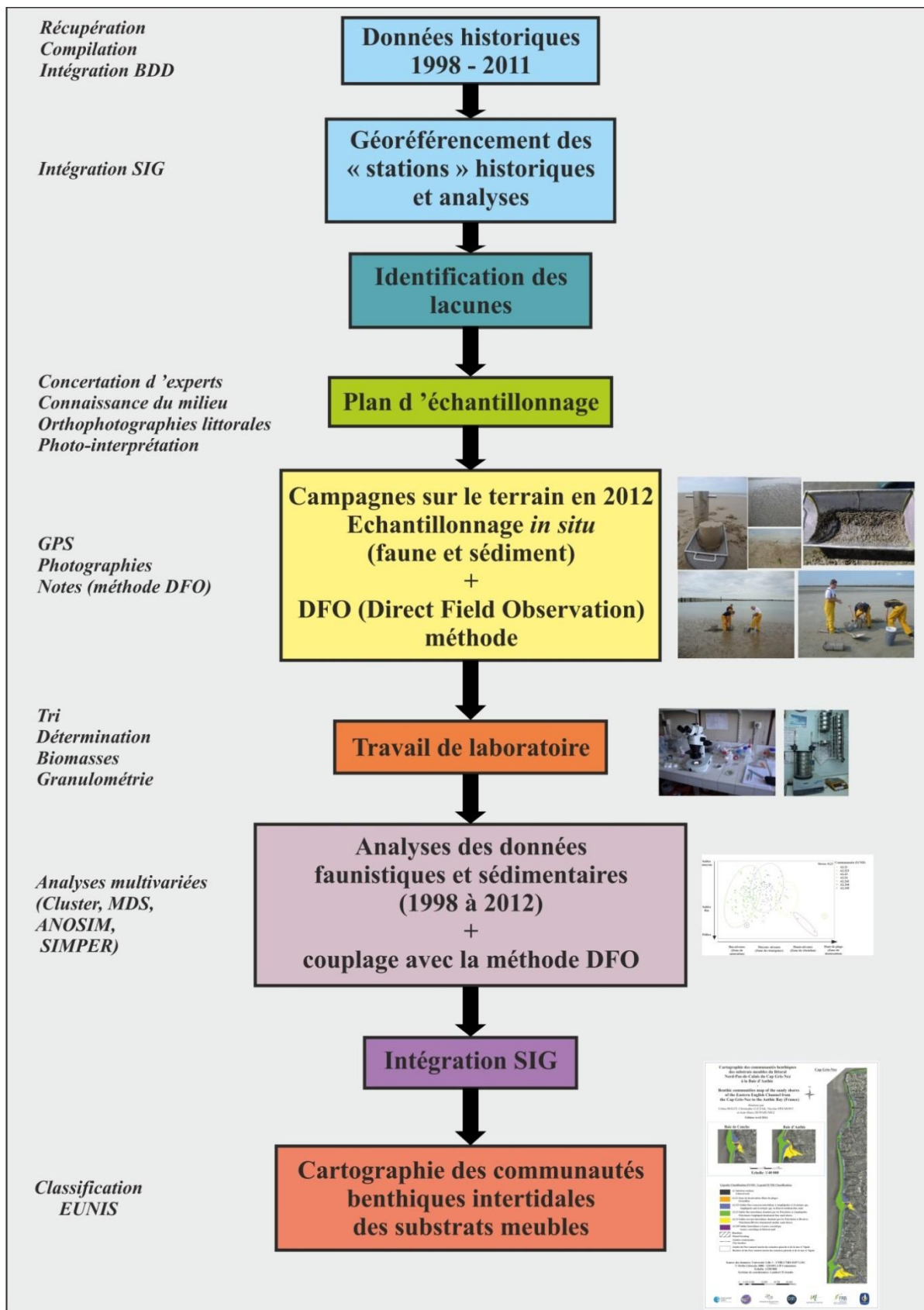


Figure II-3 : Méthodologie pour la réalisation de la cartographie des communautés benthiques des sédiments meubles intertidaux de la région Nord – Pas-de-Calais.

III – Principaux résultats

- Dans le cadre d'une approche régionale, sept communautés macrobenthiques ont été mises en évidence à l'échelle des plages et estuaires du littoral Nord – Pas-de-Calais, puis cartographiées afin d'obtenir un « état de référence » de ces substrats meubles intertidaux ; préalable indispensable à toute étude fonctionnelle, à l'identification de potentiels impacts anthropiques et à la mise en place de mesures de gestion et de conservation.
- Depuis le haut vers le bas de la zone intertidale, la majorité des plages du littoral régional sont composées de trois communautés macrozoobenthiques.
- Cependant, 2 ou 4 communautés peuvent être observées dans certains cas. Dans le premier cas, la zone de dessiccation est absente car remplacée par des substrats durs naturels (i.e. cordons de galets au pied des falaises) ou artificiels (i.e. aménagements tels que les perrés et digues). Dans le second cas, une quatrième communauté sablo-vaseuse est présente sur certaines plages de la région (Hemmes de Marck et Gravelines) et au sein des deux estuaires (Canche et Authie) depuis la zone de dessiccation jusqu'aux moyens niveaux de la zone intertidale.
- A l'échelle régionale, les caractéristiques des communautés macrobenthiques observées sont en accord avec les habitats de la classification EUNIS pour ce qui est des espèces caractéristiques, de la granulométrie, de l'exposition aux vagues et de la zonation.

IV – Conclusions

- L'existence de trois zones biologiques a été mise en évidence à l'échelle régionale pour la majorité des plages, résultat en accord avec ce qui est observé à l'échelle mondiale (62% des plages reflétant cette division ; Schlacher et Thompson, 2013b).
- Certains secteurs sont caractérisés par la présence de 2 ou 4 communautés, ce qui peut s'expliquer par des particularités locales qui ont pour effet de modifier la morphologie des plages de certains sites (i.e. aménagements de protection contre l'érosion ou portuaires). A

l'inverse, le schéma « classique » de zonation des communautés est retrouvé pour le milieu estuarien (Canche et Authie) (Ysebaert et al., 2003 ; Ponsero et Sturbois, 2014).

- La classification d'habitats EUNIS, basée sur les habitats marins et côtiers de Grande-Bretagne, est applicable aux estrans meubles du nord de la France, les paramètres physiques contrôlant la morphologie des zones intertidales étant similaires si l'on compare le nord de la France et le sud-est de la Grande-Bretagne (i.e. histoire géologique, climat et entité biogéographique similaires ; Dauvin, 2012 ; Luczak et Spilmont, 2012).
- Dans une optique de gestion et conservation, 51,73% des habitats meubles intertidaux du littoral Nord – Pas-de-Calais sont inclus dans un parc marin (i.e. le Parc Naturel Marin des Estuaires Picards et de la mer d'Opale). Cependant, même si près de 60% de la communauté sablo-vaseuse, connue pour accueillir de nombreux limicoles en période d'hivernage et de stationnement migratoire, sont inclus dans ce parc ; ces 60% sont restreints aux deux estuaires. Il apparaît donc nécessaire de mettre en place des mesures de gestion et de conservation des sites qui ne disposent à l'heure actuelle d'aucune protection (exemple de la plage des Hemmes de Marck).

V – Publication : Linking macrobenthic communities structure and zonation patterns on sandy shores : Mapping tool toward management and conservation perspectives in Northern France

Ce chapitre fait l'objet d'une publication dans la revue *Continental Shelf Research* et d'un fascicule cartographique destiné notamment aux scientifiques et gestionnaires du littoral Nord – Pas-de-Calais (**Annexe 1**).

Linking macrobenthic communities structure and zonation patterns on sandy shores: A mapping tool toward management and conservation perspectives in Northern France

Céline Rolet, Nicolas Spilmont, Jean-Marie Dewarumez & Christophe Luczak

Continental Shelf Research, 2015 - 99: 12-25



Linking macrobenthic communities structure and zonation patterns on sandy shores: Mapping tool toward management and conservation perspectives in Northern France



Céline Rolet^{a,b,c,*}, Nicolas Spilmont^{a,b,c,d}, Jean-Marie Dewarumez^{a,b,c},
Christophe Luczak^{a,c,e}

^a Université Lille Nord de France, France

^b Université Lille 1, Station Marine, Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences, UMR 8187 LOG, 28 avenue Foch, BP80, F-62930 Wimereux, France

^c CNRS, UMR 8187 LOG, Station Marine, 28 avenue Foch, BP80, F-62930 Wimereux, France

^d Environmental Futures Research Institute and School of Environment, Griffith University, Gold Coast Campus, Qld 4222, Australia

^e Université d'Artois, ESPE, Centre de Gravelines, 40 rue V. Hugo-BP 129, F-59820 Gravelines, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 24 November 2014

Received in revised form

2 March 2015

Accepted 6 March 2015

Available online 11 March 2015

Keywords:

Macrobenthic communities

Sandy shores

Mapping

EUNIS typology

Conservation

Eastern English Channel

ABSTRACT

In a context of intensifying anthropogenic pressures on sandy shores, the mapping of benthic habitat appears as an essential first step and a fundamental baseline for marine spatial planning, ecosystem-based management and conservation efforts of soft-sediment intertidal areas. Mapping allows representing intertidal habitats that are basically characterised by abiotic (e.g. sediments, exposure to waves...) and biotic factors such as macrobenthic communities. Macrobenthic communities are known to show zonation patterns across sandy beaches and many studies highlighted the existence of three biological zones. We tested this general model of a tripartite biological division of the shore at a geographical scale of policy, conservation and management decisions (i.e. Northern France coastline), using multivariate analyses combined with the Direct Field Observation (DFO) method. From the upper to the lower shores, the majority of the beaches exhibited three macrobenthic communities confirming the existence of the tripartite biological division of the shore. Nevertheless, in some cases, two or four zones were found: (1) two zones when the drying zone located on the upper shore was replaced by littoral rock or engineering constructions and (2) four zones on beaches and estuaries where a muddy-sand community occurred from the drift line to the mid shore. The correspondence between this zonation pattern of macrobenthic communities and the EUNIS habitat classification was investigated and the results were mapped to provide a reference state of intertidal soft-sediment beaches and estuaries. Our results showed evidence of the applicability of this EUNIS typology for the beaches and estuaries at a regional scale (Northern France coastline) with a macroecological approach. In order to fulfil the requirements of the European Directives (WFD and MFS), this mapping appears as a practical tool for any functional study on these coastal ecosystems, for the monitoring of anthropogenic activities and for the implementation of management plans concerning effective conservation strategies.

© 2015 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

The world's shoreline, interface between land and ocean, is dominated by sandy shores that are physically dynamic habitats (two-thirds of the world's ice-free coastlines according to McLachlan and Brown (2006)). These zones are of a prime importance

for many animals since they provide permanent or transitory key habitats for zooplankton, macrofauna, insects, fishes, turtles or shorebirds for reproduction, nurseries, migration or feeding (Schlacher et al., 2008; Defeo et al., 2009; Schlacher et al., 2014a). Almost every beach on every coastline are threatened by some form of human activity (Brown and McLachlan, 2002); threats to sandy beach ecosystems range from the local spatio-temporal scale (e.g. weekly or seasonal recreational activities) to the global one (e.g. climate change; Defeo et al., 2009); as stressed by Schlacher et al. (2007), "sandy beaches are at the brink".

Because these unique ecosystems are facing intensifying

* Corresponding author at: Université Lille 1, Station Marine, Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences, UMR 8187 LOG, 28 avenue Foch, BP80, F-62930 Wimereux, France.

E-mail address: celine.rolet@univ-lille1.fr (C. Rolet).

anthropogenic pressures, Schlacher et al. (2007) stated that the continued existence of beaches as functional ecosystem is likely to depend on direct conservation efforts. The same conclusions were previously reached by McLusky and Elliott (2004) concerning the other major soft sediment areas in temperate regions, i.e. estuaries. In this framework, an ecological theory has to be developed and critical research directions required to improve sandy beach ecosystems management and conservation have been identified (Schlacher et al., 2007). Setting specifically-derived conservation targets for most ecosystems is a common practice; however, this has never been done for sandy shores (i.e. sandy beaches and estuaries; Harris et al., 2014a). Because of the complexity of ecosystems and hence biodiversity, surrogates approaches such as sub-sets of species, species assemblages and habitat typologies have to be used and plotted as measures of biodiversity (Pressey, 2004; Banks and Skilleter, 2007). Higher precision in the measurement and mapping of biodiversity across regions and biomes is an urgent need to improve systematic conservation planning (Margules and Pressey, 2000). In this context, species assemblages and/or habitat typologies appear as an appropriate surrogate for biodiversity estimation, but it needs to be mapped at a relevant scale that is sufficiently fine to be effective in a reserve design process and conservation (Harris et al., 2011). Mapping macrobenthic communities thus emerges as an essential initial step and a fundamental baseline for managing and conserving soft sediment intertidal areas (Shumchenia and King, 2010). As a prerequisite, multiple classification schemes have been developed internationally in an attempt to systematically classify habitats in different marine environments: e.g. NOAA (Allee et al., 2000) and CMES (Madden and Grossman, 2004) for the USA; the temperate benthic component of hierarchical classification scheme for Canada (Roff and Taylor, 2000); the national marine habitat classification scheme for Britain and Ireland (Connor et al., 2004); the EUNIS habitat classification for Europe (Davies et al., 2004) and the CSIRO Marine Research hierarchical scheme for habitat mapping and classification for Australia (CMR and DEP, 2002).

Intertidal soft-sediment macrofauna have long been known to show zonation patterns (Bally, 1983; McLachlan, 1990; Defeo et al., 1992; McLachlan and Jaramillo, 1995; Brazeiro, 1999; Raffaelli and Hawkins, 1999; Degraer et al., 2003; Rodil et al., 2006). The prime causes of zonation across a sandy beach are exposure, changing wave energy levels, sediment water content, grain size, beach slope and stability (Knox, 2001; Schlacher and Thompson, 2013a). These zones, with their associated fauna, shift with tides, storms and accretion/erosion cycles. Therefore, communities do not occupy fixed discrete area and/or time periods (Brazeiro and Defeo, 1996; Degraer et al., 1999). Thus, these areas are difficult to define in terms of tidal levels (Knox, 2001), notable exceptions being the sheltered shores and estuaries where zonation reflects biological responses to salinity gradient and its associated gradient of particle size (Raffaelli and Hawkins, 1999). Schlacher and Thompson (2013b), in a synopsis of the global literature, showed that most studies recognise a tripartite biological division of the shore, whereas Defeo and McLachlan (2005) characterised macroscale pattern (biogeographic pattern in community and populations) and mesoscale patterns (i.e. variations within a single beach). Thrush et al. (2005) stated that it is an issue of scale to represent all relevant habitats/communities in a meaningful way. A large scale analysis may not be suitable to describe habitats/communities efficiently in every regional area; a specific analysis at a regional scale is therefore necessary (Schiele et al., 2014) with temporal data on a large time window to get a full picture of zonation patterns (Haynes and Quinn, 1995; Defeo and McLachlan, 2005; Schlacher and Thompson, 2013b). In the present study, the existence of such a pattern in sandy beaches and estuaries communities zonation was therefore investigated at a regional spatial

scale (coastline length: 140 kms) corresponding to a geographical scale relevant for policy, conservation and management decisions (i.e. French county coastline). A macroecological approach is required to achieve such a goal (Brown, 1995; Gaston and Blackburn, 2000). In a research programme perspective, Brown et al. (2003) emphasised the focus of macroecology on trying to describe and explain the statistical phenomenology of ecologically informative variables among large number of species abundances within communities. The basis of the macroecological approach is to develop an understanding of complex systems through the study of the emergent properties of such systems in their entirety (MacArthur, 1972; Brown, 1995), but at the relevant spatio-temporal scales to reveal it (Luczak, 2012).

In order to fulfil the requirements of the European Marine Strategy Framework Directive (MSFD), each European Union member State has to identify its biotope within a common classification system (Schiele et al., 2014). A joint European reference set of habitat units with both a common description and hierarchical classification was therefore required to report habitat/community data in a comparable manner for use in nature conservation and management (Evans, 2012). The EUNIS habitat classification has been designed to achieve these purposes (Davies et al., 2004), although many studies faced difficulties with the applicability of the EUNIS system in the field (e.g. Galparsoro et al., 2012; Schiele et al., 2014). From the intertidal soft-sediment zonation and communities previously identified and described in the macroecological approach, it can be tested whether there is a reliable correspondence with the EUNIS habitats/communities.

Mapping intertidal macrobenthic communities based on the EUNIS habitat classification at a regional (or larger) spatial scale is a fundamental step and tool for managing and preserving intertidal areas in Europe. Traditional methods using macrofaunal and sediment sampling coupled, for instance, with a geostatistic method (Godet et al., 2009a; Defeo and Rueda, 2002) is unachievable at this scale; the number of samples needed to reliably apply spatial statistics is too huge and out of reach in this context. Furthermore, metrics concerning any type of invertebrate assemblage (meiofauna and macrofauna) are often expensive to use in modern environmental evaluations because of high labour costs incurred during sampling, sorting and identification (Schlacher et al., 2014b) and because of the time available to work in the field is limited to only a few hours during spring tides (Harris et al., 2011). Therefore, to map the macrobenthic communities (EUNIS habitat classification), the Direct Field Observation (DFO) method proposed by Godet et al. (2009a) can be used in combination with a classical macrofaunal and sediment analysis, since Godet et al. (2009a) demonstrated the consistency between the DFO method and the EUNIS classification scheme.

The aims of this paper, at a regional scale (Northern France), were: (1) to test the general model of beach zonation proposed by McLachlan and Jaramillo (1995), supported recently by Schlacher and Thompson (2013b) and to extent analysis to estuaries; (2) to search for a correspondence between the zonation observed and the EUNIS habitat classification (Evans, 2012; Galparsoro et al., 2012); and (3) to map the results to provide a reference state of intertidal soft-sediment beaches and estuaries at the spatial scale of Northern France using a combination of multivariate analysis and the 'DFO method' proposed by Godet et al. (2009a).

Finally, we discussed the protection status of the defined EUNIS communities at the Northern France scale in the frame of a Marine Protected Area (MPA) of 2300 km² along 118 km of coastline created in December 2012 under the Water Framework Directive (WFD) and the Marine Strategy Framework Directive (MSFD).

2. Materials and methods

2.1. Study area

The coastline of the Eastern English Channel and of the Southern Bight of the North Sea (Nord-Pas-de-Calais region, France) is composed of sandy beaches, two major estuaries (the Authie and the Canche estuaries) and two harbours with intertidal areas (Boulogne-sur-Mer and Dunkerque; Fig. 1). The tidal regime is semi-diurnal, macrotidal and decreases from 8.5 m in the Authie estuary to 5.45 m at the Belgium border (SHOM, 1968). Beaches are categorised as fully dissipative in morphodynamic state (McLachlan et al., 1993): the Dean's parameter (Ω ; Wright and Short, 1983) is comprised between 5.06 to 7.93, the relative tidal range (RTR; Masselink and Short, 1993) between 9.08 to 14.17 and the Beach State Index (BSI; McLachlan et al., 1993) is always higher than 1.5 (Hequette, personal communication). The upper shores are composed of aeolian dunes between the Authie estuary and the Belgium border with the exception of Boulogne-sur-Mer, the Capes Gris-Nez and Blanc-Nez made up of cliffs (Anthony and Héquette, 2007).

2.2. Sampling design

A total of 358 macrobenthos samples were collected during low water of spring tides along the coastline of the study area between 1998 and 2012. Two hundred and five (205) macrobenthos samples were sampled on beaches (in 2002, 2008, 2010 and 2012 depending on sites), 75 in the Canche estuary (in 2000) and 78 in the Authie estuary (in 1998 and 2002; Fig. 2). To investigate the macrofaunal distribution, 3–5 stations were sampled along transects from the upper to the lower shore of each studied beach. For the two estuaries, a stratified random sampling approach was used (Luczak, 2002). All sampling stations were georeferenced using a Global Positioning System (GPS) and were then integrated into a Geographic Information System (GIS).

Before sampling and according to the DFO method (Direct Field Observation), field descriptions, including both abiotic and biotic data were listed: main topographic characteristics (e.g. absence/presence of ripples marks...), sediment characteristics (e.g. texture, oxidation...), vegetation (e.g. algae, phanerogams), animal tracks (e.g. *Lanice conchilega* sand-fringes, *Arenicola marina* faeces or burrows...) and living animals (See Table 1 in Godet et al. (2009a)). A photograph was also taken at each sampling station and macrobenthos samples (three replicates) were then collected with a corer (1/40 m² to a depth of 0.25 m) and washed through a

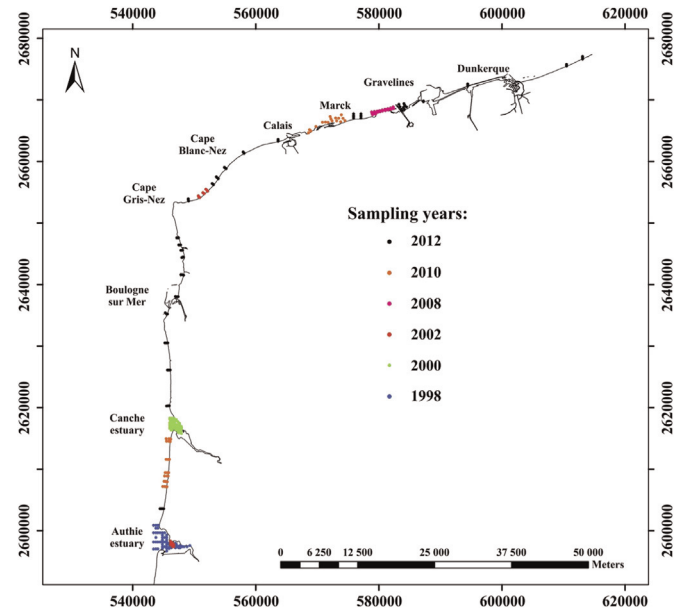


Fig. 2. Location of the stations sampled between 1998 and 2012. Color represent the sampling year.

1 mm mesh sieve. After sieving, all samples were immediately fixed and preserved in an 8% formaldehyde-seawater solution. At each station, one core was also sampled for granulometry analysis.

In the laboratory, the sieved samples were sorted and all macrobenthic organisms were counted and identified to the species level, whenever possible. Faunal densities were expressed as the number of individuals per m² (ind m⁻²). Biomass was determined as ash free dry weight (g of AFDW m⁻² after 6 h drying at 520 °C) for each station (ICES, 1986). Granulometry was analysed by dry sieving through a nested series of sieves with mesh sizes decreasing from 0.05 to 5 mm. Sediment grain size was classified in six categories: mud < 0.05 mm, fine sands [0.05–0.2], medium sands [0.2–0.5], coarse sands [0.5–2], fine gravels [2–5] and coarse gravels [5–20] according to the Larsonneur classification (1977).

2.3. Community analysis

Macrobenthic assemblages were identified following the methods recommended by Clarke and Warwick (2001). Average agglomerative clustering and non-metric multidimensional scaling (nMDS) were used on the basis of Bray–Curtis similarity matrices from 4th root transformed species density data and based on a data set with 347 samples and 108 taxa. Groups identified by cluster analysis were used as a first step to detect large macrobenthic communities. In a second step, the 'Direct Field Observation' DFO method (Godet et al., 2009a) was applied to investigate more precisely the obtained groups. ANOSIM randomisation test (Clarke and Green, 1988) was then performed to test the spatial differences in community structure along the coastline of the study site. Discriminating species, which significantly ($p < 0.05$) contributed to segregate the different communities were identified using the similarity percentage routine (SIMPER). All analyses were performed with the Plymouth Routines in Multivariate Research (PRIMER[®]) software version v6 (Clarke and Gorley, 2006).

Mean densities, biomasses, species richness and sediment grain size categories (%) were calculated for each defined macrobenthic community. Kruskal–Wallis tests were finally performed to test differences ($p < 0.05$; Zar, 2014) in densities, biomasses and species richness between macrobenthic communities. If differences were significant, multiple comparisons tests (post-hoc tests)

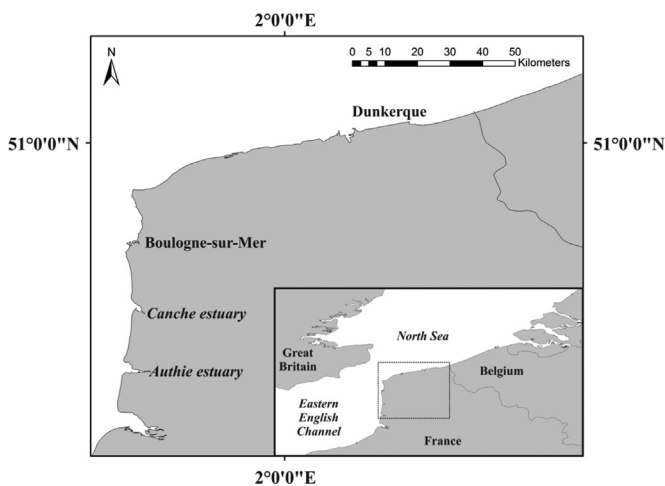


Fig. 1. Location of the study area.

Table 1
 Characterisation of the identified macrobenthic communities: characterising species (%), the five most abundant species (%), densities (ind m⁻² ± SD), biomasses (g m⁻² ± SD), species richness (number of species ± SD), cover (km²), location, zonation on the shore, wave exposure and the correspondence between the identified communities and the EUNIS habitat classification (code and name). The common species between our identified communities and the EUNIS habitat classification are in bold.

Group	Identified community	Characterising species (%)	Most abundant species (%)	Densities (ind m ⁻²) ± SD	Biomasses (g m ⁻²) ± SD	Species richness ± SD	Cover (km ²)	Location	Zonation	Wave exposure	EUNIS Code	EUNIS Classification	Characterising species EUNIS
1	<i>Scolecipis squamata</i> / <i>Eurydice pulchra</i> / <i>Bathyporeia</i> spp.	Scolecipis squamata	41 <i>Scolecipis squamata</i>	30	983 ± 1449	2.17 ± 3.70	5.3 ± 2.6	30.45	Beaches, bays	Mid-shore	Exposed	A2.223 Amphipods and <i>Scolecipis</i> spp. in littoral medium-fine sand	Scolecipis squamata
		Eurydice pulchra	17 <i>Eurydice pulchra</i>	19									Eurydice pulchra
		Haustorius arenarius	12 <i>Bathyporeia pilosa</i>	15									Bathyporeia pilosa
		Bathyporeia pilosa	10 <i>Bathyporeia sarsi</i>	9									Haustorius arenarius
		<i>Bathyporeia sarsi</i>	9 <i>Haustorius arenarius</i>	6									
2	<i>Nephtys cirrosa</i> / <i>Scolecipis squamata</i> / <i>Crangon crangon</i>	Nephtys cirrosa	48 <i>Spio martinensis</i>	30	682 ± 1835	6.59 ± 14.79	6.5 ± 3.6	55.90	Beaches, bays	Low-shore	Exposed	A2.23 Polychaete/Amphipod-dominated fine sand shores	Nephtys cirrosa
		<i>Scolecipis squamata</i>	14 <i>Nephtys cirrosa</i>	10									Spio martinensis
		Crangon crangon	7 <i>Bathyporeia pelagica</i>	6									Crangon crangon
		Spio martinensis	6 <i>Scolecipis squamata</i>	5									Bathyporeia pelagica
		Bathyporeia pelagica	6 <i>Urothoe poseidonis</i>	5									
3	<i>Peringia ulvae</i> / <i>Pygospio elegans</i> / <i>Macoma balthica</i>	Peringia ulvae	27 <i>Peringia ulvae</i>	57	6774 ± 11239	21.59 ± 72.36	6.3 ± 2.7	10.43	Beaches, bays	Upper and mid-shore	Moderately exposed, sheltered	A2.24 Polychaete/Bivalve-dominated muddy sand shores	Pygospio elegans
		Corophium arenarium	19 <i>Corophium arenarium</i>	12									Peringia ulvae
		<i>Bathyporeia pilosa</i>	14 <i>Pygospio elegans</i>	11									<i>Macoma balthica</i>
		Pygospio elegans	12 <i>Bathyporeia pilosa</i>	4									<i>Cerastoderma edule</i>
		<i>Eurydice affinis</i>	8 <i>Macoma balthica</i>	2									Corophium arenarium
4	Diptera larvae	<i>Diptera larvae</i>	47 Oligochaeta	45	124 ± 352	0.09 ± 0.17	0.8 ± 0.8	4.08	Beaches, bays	Upper-shore	Exposed, sheltered	A2.21 Strandline	Oligochaeta
		<i>Pygospio elegans</i>	33 <i>Pygospio elegans</i>	8									<i>Talitrus saltator</i>
		<i>Eurydice pulchra</i>	19 <i>Eurydice pulchra</i>	8									
			<i>Scolecipis squamata</i>	7									
			<i>Diptera larvae</i>	2									
5	<i>Pygospio elegans</i> / <i>Corophium arenarium</i>	Pygospio elegans	17 <i>Corophium arenarium</i>	30	4749 ± 3698	12.80 ± 10.81	17.5 ± 4.9	1.08	Harbours	Mid-shore	Sheltered	A2.242 <i>Cerastoderma edule</i> and Polychaete in littoral muddy sand	Cerastoderma edule
		<i>Corophium arenarium</i>	16 <i>Pygospio elegans</i>	28									Macoma balthica
		Macoma balthica	13 <i>Capitella capitata</i>	13									Pygospio elegans
		<i>Nephtys cirrosa</i>	9 <i>Lanice</i>	6									<i>Capitella capitata</i>

Table 1 (continued)

Group	Identified community	Characterising species (%)	Most abundant species (%)	Densities (ind m ⁻²) ± SD	Biomasses (g m ⁻²) ± SD	Species richness ± SD	Cover (km ²)	Location	Zonation	Wave exposure	EUNIS Code	EUNIS Classification	Characterising species EUNIS
		<i>Cerastoderma edule</i>	6 <i>conchilega</i> <i>Macoma balthica</i>	5									<i>Scoloplos armiger</i>
6	<i>Corophium arenarium</i>	<i>Corophium arenarium</i>	100 <i>Corophium arenarium</i> <i>Diptera larvae</i>	57 29	47 ± 47	0.07 ± 0.09	2.0 ± 1.4	Beaches	Upper-shore	Moderately exposed	A2.244	<i>Bathyporeia pilosa</i> and <i>Corophium arenarium</i> in littoral muddy sand	<i>Bathyporeia pilosa</i> <i>Corophium arenarium</i> <i>Peringia ulvae</i>
7	<i>Lanice conchilega</i>	<i>Lanice conchilega</i> <i>Nephtys cirrosa</i>	53 15 9 6 2 2 <i>Scolelepis squamata latericeus</i> <i>Spiophanes bombyx</i> <i>Nephtys marthensis</i> <i>Nephtys cirrosa</i>	82 3	3132 ± 5565	5.17 ± 8.27	7.1 ± 4.7	Beaches, bays	Mid and low-shore	Moderately exposed, sheltered	A2.245	<i>Lanice conchilega</i> in littoral sand	<i>Lanice conchilega</i> <i>Scoloplos armiger</i> <i>Phyllodoce mucosa</i> <i>Pygospio elegans</i>

proposed by Siegel and Castellan (1988) were performed ($p < 0.05$). All analyses were performed using R[®] (R Core Team, 2013).

2.4. Allocation to the EUNIS classification and mapping

Macrobenthic communities identified through multivariate and statistical analyses and coupled with the DFO method were then characterised according to the EUNIS habitat classification (levels 4 and 5; Connor et al., 2004; Davies et al., 2004). To reach this goal, a comparison was performed regarding distribution pattern on the shore, sediment grain size, densities, biomasses, species richness and discriminating species.

The EUNIS habitat classification was developed in response to the implementation of the “Habitats Directive” of the European Union and aims to become the reference typology of habitats in Europe. It is organised in 6 hierarchical levels and was initially based on the “Marine Habitat Classification for Britain and Ireland” (Connor et al., 2004; Davies et al., 2004; Galparsoro et al., 2012). At level 1, habitats are distributed among marine habitats (code A) and other (terrestrial and freshwater habitats). The level 2 distinguishes marine habitats depending on the type of substrate (sediment or rock), depth and permanent or non-permanent immersion (e.g. A2 for coastal sediments). The level 3 allows classifying according to the abiotic conditions (e.g. nature of sediment, exposure or hydrodynamic energy, salinity: A2.2 for littoral sands or muddy-sands). At level 4, the classification is based on the biocenosis (the present fauna such as Polychaetes, Amphipods, and Bivalves...; e.g. A2.23 for “Polychaete/Amphipod-dominated fine sand shores”). At the levels 5 and 6, the resolution further increases in the description of the habitat with the macrobenthic species (e.g. at level 5 with A2.223 for “Amphipods and *Scolelepis* spp. in littoral medium-fine sand” and at level 6 with A2.2232 for “*Eurydice pulchra* in littoral mobile sands”). We sought to allocate the macrobenthic communities at the finest hierarchical level.

The final mapping of the macrobenthic communities of the sandy shores in the Eastern English Channel and the Southern Bight of the North Sea was performed using aerial photographs (©Ortho Littorale 2000) coupled with a GIS (Geographic Information System) software (ArcGIS 10[®]). From this mapping, areas occupied by each identified macrobenthic communities were calculated based on the surface of the beach during low waters of spring tides.

3. Results

3.1. General description of the intertidal macrofauna

A total of 108 species was identified on the sandy shores of the study area (Appendix). With 45 species (42% of the macrobenthic species), Crustaceans were the dominant taxon: Amphipods represented 20% of the macrobenthic species (22 species), Decapoda 11% (12 species), Isopoda 5% (5 species), Cumacea 4% (4 species) and Mysidacea 2% (2 species). Polychaetes were the second taxa in number with 36 species (33% of the macrobenthic species); Molluscs were represented by 19 species (18%), Echinoderms 2 species (2%), Pycnogonids 1 species (1%), fishes 1 species (1%) and Insects, Nemertea, Nematoda and Oligochaeta 4 species (4%).

Densities ranged from 0 to 55,699 ind m⁻² with a mean of 2422 ± 6458 ind m⁻² (mean ± SD). Samples with the lowest densities were located at the highest tidal levels (along the dunes) whereas the highest macrobenthic densities were found in estuaries and sandy beaches with muddy-sand. The highest biomasses were mainly found in estuaries and in the lower shores with a maximum of 470 g m⁻² and a mean of 8 ± 37 g m⁻² for the entire study area. Species richness ranged from 0 to 21 species by station with a mean of 5.7 ± 3.3 species.

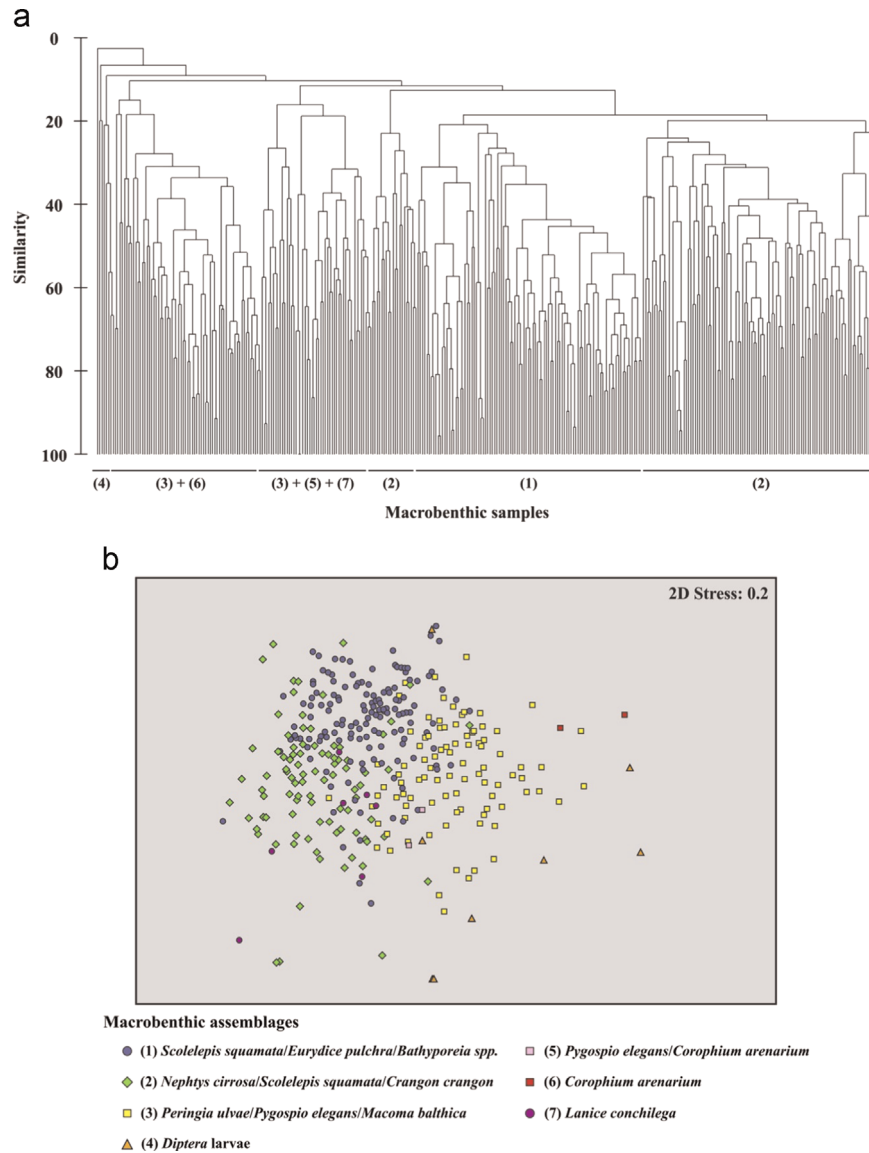


Fig. 3. (a) Dendrogram of the average agglomerative clustering and (b) Multidimensional scaling ordination performed on the basis of Bray–Curtis similarity matrix calculated from the 4th root transformed species density data of 347 stations and 108 taxa. Assemblages obtained by multivariate analyses were then combined with the DFO method (Godet et al., 2009a). This procedure distinguished seven macrobenthic communities: Group (1) *Scolecopsis squamata*/*Eurydice pulchra*/*Bathyporeia* spp., group (2) *Nephtys cirrosa*/*Scolecopsis squamata*/*Crangon crangon*, group (3) *Peringia ulvae*/*Pygospio elegans*/*Macoma balthica*, group (4) *Diptera* larvae, group (5) *Pygospio elegans*/*Corophium arenarium*, group (6) *Corophium arenarium* and group (7) *Lanice conchilega*.

3.2. Zonation patterns of macrofauna of the sandy shores

Based on the multivariate analyses combined with the biotic and abiotic parameters directly observed on the field (DFO method), used in a second step to determine more precisely the groups obtained in space, the dendrogram of the average agglomerative clustering (Fig. 3a) and the nMDS (Fig. 3b) distinguished seven macrobenthic assemblages (MDS stress 0.2; ANOSIM 0.42; $p < 0.001$; Fig. 3). SIMPER analysis revealed the species primarily contributing to the observed pattern and helped to determine whether an assemblage was a distinct community or not. Cluster and MDS assemblages were therefore described with their most contributing species: (group 1) *Scolecopsis squamata*/*Eurydice pulchra*/*Bathyporeia* spp community, (group 2) *Nephtys cirrosa*/*Scolecopsis squamata*/*Crangon crangon* community, (group 3) *Peringia ulvae*/*Pygospio elegans*/*Macoma balthica* community, (group 4) *Diptera* larvae community, (group 5) *Pygospio elegans*/*Corophium arenarium* community, (group 6) *Corophium arenarium* community and (group 7) *Lanice conchilega* community.

Each sampling station was then allocated to a macrobenthic assemblage. As the location on the shore was known for each sampling station, the number of communities found on beaches and/or estuaries can be directly determined.

Based on these results, three main communities were recognised from the upper to the lower shore on most beaches (Fig. 4a and b). Stations sampled in the upper beach (supralittoral zone) were assigned to the *Diptera* larvae community (group 4) and stations sampled in the mid shore (from the drift line down to the mid shore) to the *Scolecopsis squamata*/*Eurydice pulchra*/*Bathyporeia* spp community (group 1). Stations sampled in the lower shore were characterised by the *Nephtys cirrosa*/*Scolecopsis squamata*/*Crangon crangon* community (group 2). Some beaches displayed two or four communities from the upper to the lower shore. In the case of two only communities, the *Diptera* larvae

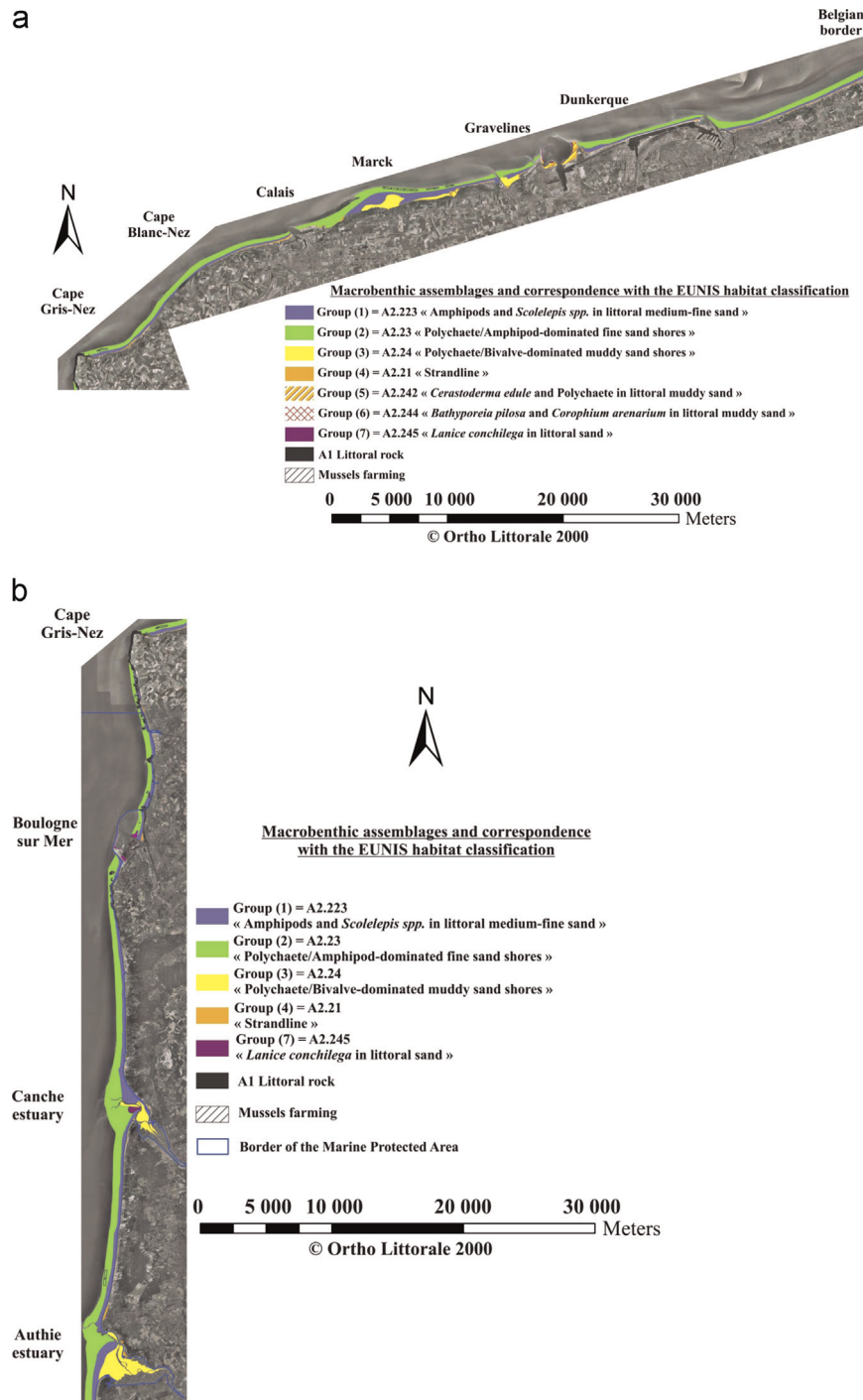


Fig. 4. (a) Map of the macrobenthic communities of the sandy shores in the Southern Bight of the North Sea (France) from the Cape Gris-Nez to the Belgium border according to the previous assemblages identified ("groups") and the correspondence with the EUNIS habitat classification. (b) Map of the macrobenthic communities of the sandy shores along the Eastern English Channel (Nord-Pas-de-Calais region, France) from the Authie estuary to the Cape Gris-Nez according to the previous assemblages identified ("groups") and the correspondence with the EUNIS habitat classification. The Marine Protected Area is bounded by the blue line and extends seaward. (For interpretation of the references to color in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

community was absent and replaced by littoral rock. In the second case, a fourth community was found from the drift line to the mid shore: the *Peringia ulvae*/*Pygospio elegans*/*Macoma balthica* community (group 3).

In estuaries (Canche estuary and Authie estuary), four communities were identified (Fig. 4b). From the high to the low intertidal zones of these estuaries were observed: the *Diptera* larvae community (group 4), the *Peringia ulvae*/*Pygospio elegans*/*Macoma balthica* community (group 3), the *Scolecipis squamata*/*Eurydice pulchra*/*Bathyporeia* spp

community (group 1) and the *Nephtys cirrosa*/*Scolecipis squamata*/*Crangon crangon* community (group 2). A fifth assemblage, characterised by the *Lanice conchilega* community (group 7), was also found in the middle of the Canche estuary.

In harbours (Dunkerque and Boulogne-sur-Mer; Fig. 4a and b), three macrobenthic assemblages were also recognised; the *Diptera* larvae community (group 4), the *P. elegans*/*C. arenarium* community (group 5) and the *Lanice conchilega* community (group 7) were observed from the upper to the lower shores.

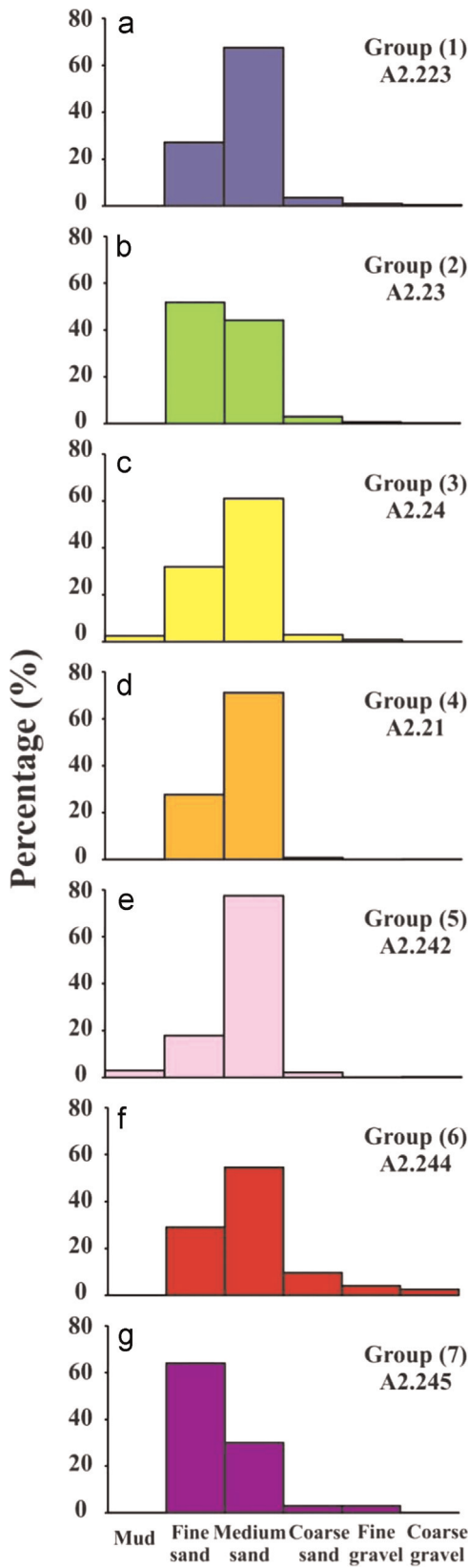


Fig. 5. Sediment characteristics (%): contents in mud, fine sand, medium sand, coarse sand, fine gravel and coarse gravel for each defined macrobenthic community (“groups”) and the correspondence with the EUNIS habitat classification (i.e A2.223 “Amphipods and *Scolecipis* spp. in littoral medium-fine sand”, A2.23 “Polychaete/Amphipod-dominated fine sand shores”, A2.24 “Polychaete/Bivalve-dominated muddy sand shores”, A2.21 “Strandline”, A2.242 “*Cerastoderma edule* and Polychaete in littoral muddy sand, A2.244 “*Bathyporeia pilosa* and *Corophium arenarium* in littoral muddy sand” and A2.245 “*Lanice conchilega* in littoral sand”).

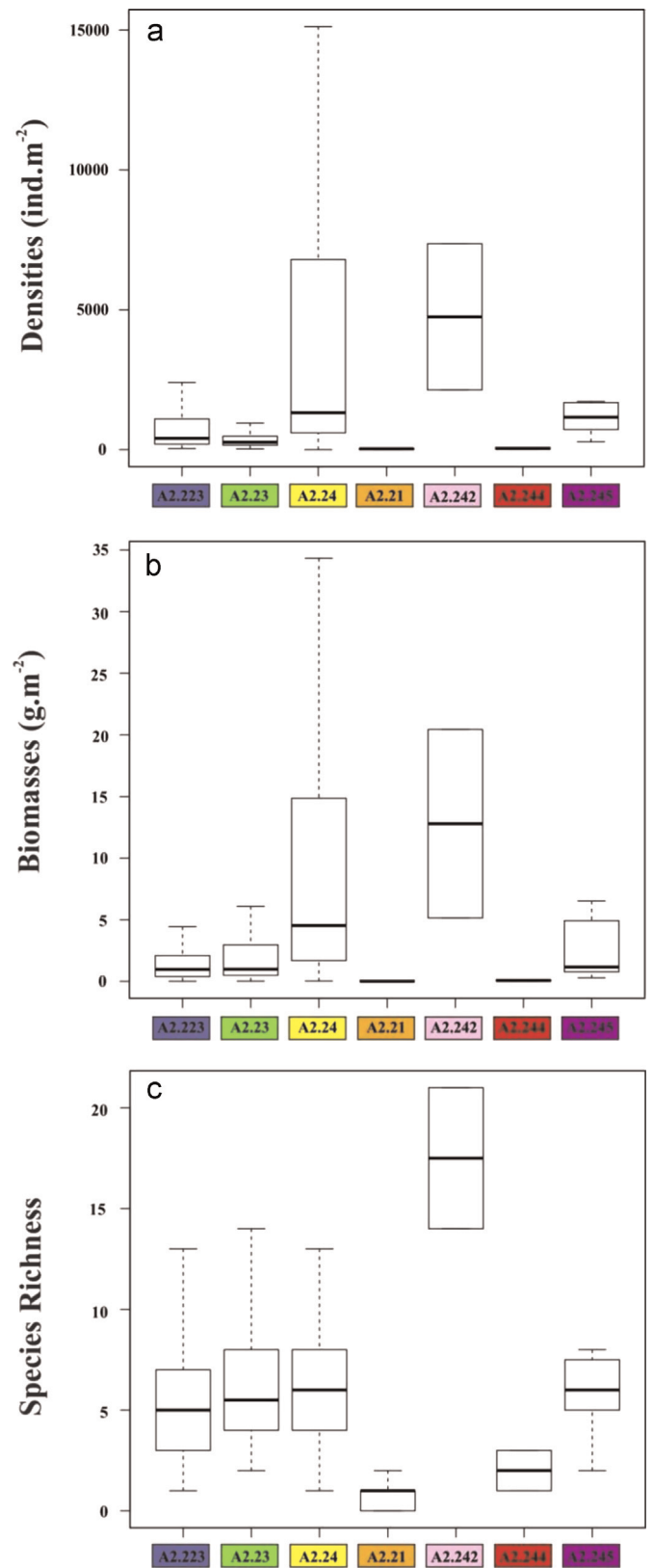


Fig. 6. Box-Whisker plots showing the range of all 7 communities for: (a) densities (ind m⁻²), (b) biomasses (g m⁻²) and (c) species richness. Box-Whisker plots indicate median, minimum, maximum, lower and upper quartiles.

3.3. Correspondence between intertidal zonation patterns and the EUNIS habitat classification

The first assemblage “*Scolecipis squamata/Eurydice pulchra/Bathyporeia spp* community” (group 1 in Table 1) was located on the mid shore of all the exposed beaches of the study area, including the mouth of the Authie and Canche estuaries but was absent from harbours (Fig. 4a and b, in blue). This community covered 30.45 km² (Table 1) and presented a dominance of medium (68%) and fine sand (27%, Fig. 5a). Densities were 983 ± 1449 ind.m⁻², biomasses 2.17 ± 3.70 g.m⁻² and species richness of 5.3 ± 2.6 (Table 1; Fig. 6). A total of 60 species was sampled in this community that was characterised by five species which were also the most abundant: the polychaete *Scolecipis squamata* (41%), the isopods *Eurydice pulchra* (17%) and by three Haustoriid amphipods (a total of 31% for *Haustorius arenarius*, *Bathyporeia pilosa* and *sarsi*). According to the level 5 of the EUNIS habitat classification, this community was assigned to the Amphipods and *Scolecipis spp.* in littoral medium-fine sand (A2.223; Fig. 4a and b, in blue).

The “*Nephtys cirrosa/Scolecipis squamata/Crango crangon* community” (group 2 in Table 1) was spread over the entire study area except in harbours and extended from the mid to the lower shore (Fig. 4a and b, in green). It covered the greatest area of the sandy shore with 55.9 km² (Table 1). Sediment was mainly characterised by fine (52%) and medium sand (44%), mud was absent (Fig. 5b). This community exhibited a mean species richness of 6.5 ± 3.6 with a total of 80 species identified, a mean density of 682 ± 1835 ind m⁻² and a mean biomass of 6.59 ± 14.79 g m⁻² (Table 1; Fig. 6). The five characterising species contributing to the community were: *Nephtys cirrosa* (48%), *Scolecipis squamata* (14%), the brown shrimp *Crango crangon* (7%), *Spio martinensis* (6%) and the Haustoriid amphipod *Bathyporeia pelagica* (6%, Table 1). This community was assigned to the Polychaete/Amphipod-dominated fine sand shores (A2.23; Fig. 4a and b, in green) according to the level 4 of the EUNIS habitat classification.

The third group “*Peringia ulvae/Pygospio elegans/Macoma balthica* community” (group 3 in Table 1) was mainly found in the upstream intertidal zone of the two estuaries (Canche and Authie; Fig. 4b, in yellow) and was also present from the upper to the mid shores of two moderately exposed beaches located between Calais and Dunkerque (i.e. Marck and Gravelines; Fig. 4a, in yellow); this group covered 10.43 km² (Table 1). Sediment was composed of medium sand (61%), fine sand (32%) and contained 3% of mud (Fig. 5c). Mean densities and biomasses were highly variable among samples but were significantly superior to the A2.223 and A2.23 communities (Table 1; Multiple Comparisons tests after KW $p < 0.05$; Fig. 6a and b). A total of 37 species was identified and the species richness was 6.3 ± 2.7 species. The discriminating species were the gastropod *Peringia ulvae* (27%), the crustacean amphipods *Corophium arenarium* (19%) and *Bathyporeia pilosa* (14%) and the worm *Pygospio elegans* (12%). The Baltic tellin *Macoma balthica* represented 2% of the total abundance (Table 1). This community was assigned to Polychaete/Bivalve-dominated muddy sand shores (A2.24 according to the level 4 of the EUNIS habitat classification; Fig. 4a and b, in yellow).

The fourth assemblage, corresponding to the *Diptera* larvae community (group 4 in Table 1), was located at and above the drift line (upper shore; Fig. 4a and b, in orange) on the entire study site (surface of 4.08 km²) but was sometimes replaced by littoral rock (Fig. 4a and b, in grey). Medium sand dominated the upper beach with 71%, fine sand with 28% and 1% of coarse sand (Fig. 5d). It presented the lowest species richness (a mean of 0.8 species, 16 species recorded in total) but also the lowest densities and biomasses (Table 1; Fig. 6; Multiple comparisons tests after KW $p < 0.05$). Macrobenthic samples from this community were often azoic or with a single species (and only a few individuals). *Diptera*

larvae mainly contributed to the formation of this assemblage (47%). This community was assigned to the strandline (A2.21 according to the level 4 of the EUNIS habitat classification; Fig. 4a and b, in orange).

The fifth group “*Pygospio elegans/Corophium arenarium* community” (group 5 in Table 1) was only located in the mid shore of the intertidal area in Dunkerque harbour (sheltered zone) and covered 1.08 km² (Fig. 4b; hatched red/orange; Table 1). Medium and fine sand (77% and 18% respectively) characterised the sediment of this community; mud was also present with 2% (Fig. 5e). Although this community seemed to present the highest species richness of the study area with 17.5 ± 4.9 species, no significant differences were observed for the species richness between the macrobenthic communities (Table 1; Fig. 6). Species most contributing to the assemblage were *Pygospio elegans* (17%), *Corophium arenarium* (16%), *Macoma balthica* (13%), *Nephtys cirrosa* (9%) and *Cerastoderma edule* (6%; Table 1). This community was assigned to the *Cerastoderma edule* and Polychaete in littoral muddy sand (A2.242 according to the level 5 of the EUNIS habitat classification; Fig. 4a, hatched red/yellow).

The sixth group “*Corophium arenarium* community” (group 6 in Table 1) was only found in the upper shore of one moderately exposed beach situated between Calais and Dunkerque (Fig. 4a, hatched red). It was the only community with a high proportion of coarse sediments (10% of coarse sand, 4% of fine gravel and 3% of coarse gravel; Fig. 5f). Species richness, densities and biomasses were as low as in the “Strandline” community (Multiple Comparisons tests after KW $p > 0.05$; Fig. 6c). The characterising species was the amphipod *Corophium arenarium* (100%) and two other species were also abundant: *Diptera* larvae (29%) and the gastropod *Peringia ulvae* (14%; Table 1). Although *Bathyporeia pilosa* was not sampled during the surveys, the presence of this amphipod in this community was noted at several occasions (Rolet, personal observation). Therefore, this community was assigned to *Bathyporeia pilosa* and *Corophium arenarium* in littoral muddy sand (A2.244 according to the level 5 of the EUNIS habitat classification; Fig. 4a; hatched red).

The last group “*Lanice conchilega* community” (group 7 in Table 1) was located in the lower shores of two harbours (Boulogne-sur-Mer and Dunkerque) and in the centre of the Canche estuary (Fig. 4a and b, in purple). Fine sand dominated the sediment of this community (64%; Fig. 5g). A total of 26 species was identified in this community (on average 7.1 ± 4.7 species). Densities and biomasses were important and highly variable among samples (Table 1; Fig. 6). Discriminating species were *Lanice conchilega* (53%), *Nephtys cirrosa* (15%), *Scolecipis squamata* (9%) and *Spiophanes bombyx* (6%; Table 1). This community was assigned to the *Lanice conchilega* in littoral sand (A2.245 according to the level 5 of the EUNIS habitat classification; Fig. 4a and b; in purple).

4. Discussion

For the first time, using multivariate analyses coupled with the DFO method, the zonation patterns of macrofauna in the sandy shores were successfully identified and connected with the EUNIS habitat classification at a regional scale. These EUNIS habitats were then mapped to provide a reference state of the intertidal soft-sediment beaches and estuaries at the scale of Northern France. Such maps are an essential component of systematic conservation planning, which have, to our knowledge, never been done for sandy shores at this spatial scale (Harris et al., 2014a).

4.1. Zonation patterns of the sandy shores

Zonation patterns on sandy beaches are a well-described phenomenon of intertidal areas (McLachlan and Jaramillo, 1995). The

main zonation schemes of macrofauna for sandy beaches were proposed by Dahl (1952) and Salvat (1964). Dahl (1952) defined three biological zones focusing on the typical crustacean fauna inhabiting each zone. Salvat (1964) defined four physical zones: drying, retention, resurgence and saturation, each zone characterised by changes in sand moisture content. Since these pioneered works, several zonation patterns of the macrofauna in sandy shores have been highlighted: (1) without a clear zonation (Haynes and Quinn, 1995; Rodil et al., 2006), (2) two zones with air-breathers above the drift line and water breathers below (Fernandes and Soares-Gomes, 2006); three zones focusing mainly on the distribution of crustaceans (Jaramillo et al., 1993; McLachlan and Jaramillo, 1995; Brazeiro and Defeo, 1996; Brazeiro, 1999; Degraer et al., 2003; Aerts et al., 2004; Defeo and McLachlan, 2005; Janssen and Mulder, 2005; Schlacher and Thompson, 2013b; Veiga et al., 2014) and (4) four zones (Salvat, 1964; McLachlan, 1990; Jaramillo and Gonzalez, 1991; Gheskiere et al., 2004).

The location on the shore of each sampling station and their allocation to a macrobenthic community allowed the identification of the number of communities present on beaches, estuaries and harbours of the study site. Thereby, three macrobenthic communities have been identified from the upper to the lower shores of most of the beaches in the study area. This intertidal zonation corresponded to the tripartite biological division found on the main sandy shores of the world (62% of the studies; Schlacher and Thompson, 2013b) and to the general model of beach zonation proposed by McLachlan and Jaramillo (1995). Our data lend broad support to this model in terms of faunistic identity of the zones: the community identified on the upper shore (at and above the drift line), “the Strandline” (A2.21), often azoic or colonised by *Diptera* larvae, Oligochaeta and some air-breathing crustaceans (e.g. *Talitrus saltator*), corresponds to the “supralittoral zone” described by McLachlan and Jaramillo (1995). The second community “Amphipods and *Scolecopsis* spp. in littoral medium-fine sand” is situated on the mid shore, between the drift line to around the effluent line, and corresponds to the “littoral zone” also dominated by amphipods (*Bathyporeia* spp. and *Haustorius arenarius*), isopods (*Eurydice* spp.) and spionid polychaetes (*Scolecopsis squamata*) as underlined by McLachlan and Jaramillo (1995). This macrobenthic community was also found on Belgian dissipative beaches (Degraer et al., 1999, 2003; Van Hoey et al., 2004). The third community assigned to “the Polychaete/Amphipod-dominated fine sand shores” located in the lower shore, extending from near the effluent line into the sublittoral, corresponds to the “sublittoral zone” (McLachlan and Jaramillo, 1995). It was characterised by several species of polychaetes (e.g. *Nephtys cirrosa*, *Spio martinensis*), amphipods and by crustaceans such as crabs and shrimps (e.g. *Crangon crangon*). Moreover, this low intertidal community (A2.23) can be considered as an intertidal extension of a typically subtidal community (the subtidal *Nephtys cirrosa* community in our case, Degraer et al., 1999; 2003; Desroy et al., 2003; Van Hoey et al., 2004).

Harbours within the study area (i.e. Boulogne-sur-Mer and Dunkerque) also exhibited a tripartite biological division, but the identified communities were different due to the sheltered configuration of these sites. On the upper shores, the strandline (A2.21) was detected. Two muddy-sand communities were then observed from the mid to the lower intertidal zone: the *Cerastoderma edule* and Polychaete in littoral muddy sand community (A2.242; mid shore) and the *Lanice conchilega* in littoral sand community (A2.245, lower shore). Even if, as underlined by Schlacher and Thompson (2013b), our results at a regional scale are overall in accordance with the tripartite biological division of the shore proposed by McLachlan and Jaramillo (1995), several exceptions were found locally, i.e. at the scale of beaches. This result is congruent with the horizontal source of variation at scales

of 1000 s of meters described by Veiga et al. (2014).

On the beaches located between Boulogne-sur-Mer and the Cape Gris-Nez, two macrobenthic communities were found: the “Amphipods and *Scolecopsis* spp. in littoral medium-fine sand” community situated on the mid shore and the “Polychaete/Amphipod-dominated fine sand shores” community on the lower shore. On the same type of dissipative beaches (de Panne, Belgium), Degraer et al. (1999) also found two species communities (i.e. the *Scolecopsis squamata*/*Eurydice pulchra* community between the MHS and MT level; the *Nephtys cirrosa* community between the MT and MLWS level) but this result should be interpreted with caution since no sampling was conducted in the subterrestrial fringe (e.g. strandline). In our case, this bipartite biological zonation was due to the absence of the strandline (A2.21) that was replaced by littoral rock (cliffs, boulders and/or pebbles) or by engineering constructions (dykes, seawalls).

On two beaches (Gravelines and Marck) and in the two estuaries (Canche and Authie), four macrobenthic communities were detected with the presence of a muddy-sand community dominated by polychaetes and bivalves (A2.24) located on the upper/mid shore following the strandline (A2.21). A fifth community was also identified in the centre of the Canche estuary in the form of patch: the *Lanice conchilega* in littoral sand (A2.245). Four macrobenthic communities, with similar biotic and abiotic parameters (fauna and sediment grain size), have been identified at the mouth of the Scheldt estuary (NW Europe; Ysebaert et al., 2003). Mudflats are characteristic of the upper shores of sheltered beaches (Knox, 2001). In our study, the muddy areas identified on beaches and outside estuaries are characteristics of flats with gentle slopes and sediments that vary from muddy-sand to muddy deposits predominantly composed of a silt/clay fraction. This specificity gives its ecological singularity and value to these shores, especially for wintering shorebirds (Rolet et al., 2015, in press).

On the sandy shores of the Eastern English Channel and the Southern Bight of the North Sea (Nord–Pas-de-Calais region, Northern France), two, three or four biological divisions were found. These different zonation patterns in sandy beaches showed that the number of biological zones may vary from small to large scales (beaches to regions; Giménez and Yannicelli, 1997; Rodil et al., 2006; Schlacher and Thompson, 2013b; Veiga et al., 2014) and mainly depends on physical factors that controlled the beach morphology (Schlacher and Thompson, 2013a). Many studies have shown that beach face slope was a dominant factor in community composition (McLachlan et al., 1993; Jaramillo and McLachlan, 1993; Rodil et al., 2006). Although all the studied beaches were categorized as fully dissipative in morphodynamic state (McLachlan et al., 1993), when the slopes were comprised between 0.7 and 1.7° (Hequette, personal communication), three biological zones were identified (i.e. A2.21, A2.223 and A2.23) except when the strandline (A2.21) was replaced by littoral rock in the upper shore (i.e. two zones). Nevertheless, four biological zones were identified when the slope of the beach was gentle such as in the “Marck” beach (slope: 0.4°) with the presence of a fourth muddy-sand community (A2.24). These findings support the hypothesis that physical factors are the main structuring components of sandy beach communities, a model that has gained quasi-paradigmatic status in sandy beach ecology (Schlacher et al., 2008; Schlacher and Thompson, 2013a).

It has been also shown that differences in the number of biological zones can be attributed to seasonal variations (Brazeiro and Defeo, 1996; Degraer et al., 1999), to the mobility of the intertidal fauna (McLachlan and Brown, 2006; Veiga et al., 2014) or to changes in the sampling effort and/or methodology (Schoeman et al., 2003; McLachlan and Dorvlo, 2005; Schooler et al., 2014). In our study, macrobenthos sampling has always been conducted following the same methodology (triplicate, corer of 1/40 m² to a

depth of 0.25 m, mesh sieve of 1 mm) and during the spring season (low water of spring tides). The different number of biological zones found here should not be attributed to any bias in the sampling methodology and/or to seasonal variations. Nevertheless, even if inter-annual variations might be present because our study was based on data collected over 15 years (1998–2012), this strengthened our results by incorporating community variations in the resulting clusters, which is one of the characteristic of macroecological studies (Brown, 1995; Gaston and Blackburn, 2000). The morphology of each beach and engineering constructions (dykes, seawalls...) are probably of the major components explaining the different biological zones found on the beaches of our study site (i.e. Northern France scale).

Veiga et al. (2014) concluded that zonation of macrofauna across the intertidal area is very variable on exposed sandy beaches (at several spatial scales), making difficult to describe a general pattern. In this case, even classification and ordination (MDS) are not of any help, because of a high degree of subjectivity in their interpretation (Veiga et al., 2014). Here, we showed that multivariate analyses (MDS, cluster) coupled with the DFO method (in a macroecological framework) was a reliable method to identify and describe macrofauna zonation on sandy beaches and estuaries at a regional scale.

4.2. Applicability of the EUNIS classification with zonation patterns of intertidal macrofauna

Macrobenthic communities identified by multivariate analyses combined with the DFO method (Godet et al., 2009a) matched with habitats of the EUNIS classification (Davies et al., 2004) on the French sandy shores of the Eastern English Channel and the Southern Bight of the North Sea. To date and to our knowledge, no study has been conducted to test the applicability of the EUNIS habitat classification with the zonation patterns of intertidal macrofauna. In the English Channel, the EUNIS habitat classification was mainly used in subtidal areas both for direct mapping of observed habitats and for habitat modelling to produce predictive maps of habitat distribution for both research and practical applications (Coltman et al., 2008; Diesing et al., 2009; Coggan and Diesing, 2011; Galparsoro et al., 2012; Delavenne et al., 2013). This classification was initially based on the “Marine Habitat Classification for Britain and Ireland” (Connor et al., 2004) which was most developed in coastal regions where the majority of the data was available (Galparsoro et al., 2012).

Our results showed that dominant habitats could be related to the zonation patterns of intertidal macrofauna at levels 4 and/or 5 of the EUNIS habitat classification. Macrobenthic species which contributed to the similarity of each defined group in our analyses were often the same characterising species described by the EUNIS habitat classification and the “Marine Habitat Classification for Britain and Ireland” (Davies et al., 2004; Connor et al., 2004). When non-characterising species were detected by SIMPER analyses, it was due to an overlap between two macrobenthic communities resulting from a sampling realised at the boundary between two communities (i.e. ecotone; Frontier et al., 2008). Indeed, a high degree of overlap may be due to the transition from a species assemblage to another; transition which is gradual and not abrupt (Ysebaert et al., 2003). Zonation, exposure to wave currents and sediment grain size also matched between our groups and the typology of the EUNIS classification. For example, the description of the “Amphipods and *Scolecopsis* spp. in littoral medium-fine sand” community given by the EUNIS habitat classification matches with biotic and abiotic parameters observed for our “*S. squamata*/*Eurydice pulchra*/*Bathyporeia* spp.” group. Characterising species were the same: *Scolecopsis squamata*, *Eurydice pulchra*, *Bathyporeia pilosa* and *Haustorius arenarius*. This habitat was described as mobile

clean sandy beaches on exposed and moderately exposed shores, occurred mainly on the mid shore, with sediment grain sizes ranging from medium to fine, often with a fraction of coarse sediment (e.g. 68% of medium, 27% of fine and 4% of coarse sand for the A2.223 community of our study site). Nevertheless, assessing the EUNIS typology to the upper shore remained more difficult at a regional scale because of spatial variability at small scales. It is however not surprising, because the macroscopic study that was required to address regional (and global) problems of ecosystems change necessarily trades off the precision of small scale science to seek robust solutions to big problems (Brown, 1995). Some beaches of our study site were composed of medium and fine sand with *Oligochaeta* as infaunal assemblage; corresponding to the “*Oligochaetes* in littoral mobile sand” (A2.222; level 5 of the classification). Others were also constituted of medium to fine sand but with a community of sandhoppers (*Talitrid* amphipods) which occurred where driftlines of decomposing seaweed and other debris accumulated on the strandline (e.g. *Talitrids* on the upper shore and strand-line A2.211; level 5 of the classification). To avoid errors of assessment, we decided to assign the level 4 of the EUNIS habitat classification “Strandline” (A2.21) to the upper shore.

We thereafter identified reasons to explain why all of the macrobenthic communities previously identified could be assigned to a corresponding habitat of the EUNIS classification. Geology, sediments and external forcing (wind, waves, storms and tides) are factors controlling the morphology of the beaches. These factors are similar between the Northern coastline of France and the south-east coastline of Great Britain (Scott et al., 2011; Dauvin, 2012). A common geological history, a common climate (temperate), a same biogeographic entity between the Great Britain and the Northern France (Dauvin, 2012; Luczak and Spilmont, 2012) could be the explanation of the very good match between communities first described and founded in the Great Britain for the EUNIS habitat classification and those identified in the sandy shores of the Northern France.

4.3. On the usefulness of the sandy shore mapping and EUNIS classification for marine conservation and management

Benthic habitat mapping is a fundamental step towards ecosystem-based management, conservation and marine spatial planning (Shumchenia and King, 2010; Pressey, 2004; Harris et al., 2011, 2014a). The present mapping provides a reference state of intertidal soft-sediment beaches and estuaries at the spatial scale of Northern France and is a prerequisite for any functional study of these coastal ecosystems. Since the creation of a Marine Protected Area (MPA) “le Parc Naturel Marin des Estuaires Picards et de la mer d’Opale” (2300 km²) along the coasts of Northern France in 2012, our study conducted at a regional scale will also be a practical tool for policy makers, managers and users of the littoral area even if this study was undertaken after the design of the MPA. Estimating and quantifying the protection/conservation status of the defined EUNIS communities at this scale will allow defining effective management and conservation plans for the preservation of the sandy shores.

Approximately half of the intertidal area is included in the MPA (51.73%, Table 2). On the seven identified macrobenthic communities, two muddy-sand communities are not included in the MPA (A2.242 and A2.244). The other macrobenthic communities have more than 50% of their surface included in the MPA: 67% for the strandline (A2.21), 50% for both the Amphipods and *Scolecopsis* spp. in medium-fine sand community (A2.223) and the Polychaete/Amphipod-dominated fine sand community (A2.23), 65% for the muddy-sand community (A2.24 but concerning only the two estuaries) and 68% for the *Lanice conchilega* in littoral sand

Table 2

Cover (km² and %) of each macrobenthic community into and outside of the Marine Protected Area (MPA). Contribution (%) of the MPA for each macrobenthic community.

Spatial distribution	MPA		OUT MPA		Conservation by the MPA
	Km ²	%	Km ²	%	
A2.21	2.74	2.66	1.34	1.30	67
A2.223	15.15	14.70	15.30	14.84	50
A2.23	28.09	27.25	27.81	26.98	50
A2.24	6.76	6.56	3.67	3.56	65
A2.242	–	–	1.08	1.05	0
A2.244	–	–	0.28	0.27	0
A2.245	0.58	0.56	0.27	0.26	68
Total	53.32	51.73	49.75	48.27	

community (A2.245; Table 2).

Contrary to the common perception, a high diversity of species is observed on sandy shores, with many species not found elsewhere such as regional endemic ones (Harris et al., 2014b). These highly adapted invertebrates (i.e. macrofauna species) are part of trophic networks including many vertebrate species (e.g. birds, turtles, fishes, mammals) that are dependent on these sandy shores for feeding and nesting (Schlacher et al., 2014a; Huijbers et al., 2015). Birds are usually the most abundant and diverse vertebrate species encountered in these sandy shores (Burton, 2012). Together with estuaries, sandy beaches with muddy patches are intertidal areas known to be attractive and of prime importance for migratory/wintering shorebirds which feed on macrobenthic organisms (Burger et al., 1997; McLusky and Elliott, 2004; Van de Kam et al., 2004; Spruzen et al., 2008; Spilmont et al., 2009). At our regional scale, this has been demonstrated for the two muddy-sand communities found in Northern France (A2.242 in Dunkerque harbour and A2.244 on the upper zone of a beach between Calais and Dunkerque) which represent an attractive feeding ground for numerous shorebirds during refuelling on their migration route and in winter (Marzec and Luczak, 2005; Rolet et al., in press). However, these sites are not included in the MPA; a risk when planners are forced to use surrogate measures based on broad scale in the design of marine reserve systems (Banks and Skilleter, 2007). Indeed, some habitats or communities will not be represented in the reserve network (Harris et al., 2011). Therefore, management and conservation efforts should be taken to preserve these two muddy-sand communities, as food resources for these species. Even if more than 60% of both the Polychaete/Bivalve in muddy-sand shores (A2.24) and the *Lanice conchilega* in littoral sand (A2.245) communities, known to be “oasis” in the shores for many shorebird species (Godet et al., 2009b; De Smet et al., 2013) are included in the MPA, providing a good protection status for numerous wintering and staging shorebirds, these are restricted to both estuaries.

5. Conclusions

The macroecological approach appeared relevant in our study to discover, describe and explain patterns of variations at the regional spatio-temporal scale of observation, i.e. to identify emergent and statistical properties of Complex Adaptive Systems (soft-sediment shore ecosystems in our case; Rombouts et al., 2013). For the first time, the zonation patterns of macrofauna in the sandy shores were connected with the EUNIS habitat classification. All the macrobenthic communities identified by multivariate analyses coupled with the Direct Field Observation (DFO) method (Godet et al., 2009a), were assigned to a biotope of the EUNIS habitat classification. Our results demonstrated that this typology was

suitable to characterise both beaches and estuaries at the Northern France scale. With the implementation of the European Directives (WFD and MFSFD), this study should be a major tool to implement management plans for effective conservation strategies (design of MPAs and marine spatial planning) and to monitor anthropogenic activities impacting intertidal areas at the Northern France scale (recreational activities, engineering constructions on the coastline, pollution, aquaculture...). The methodology used could be applied and tested in adjacent areas of Europe shorelines (e.g. the Belgian and Dutch sandy shores and to the French Atlantic and western English Channel shorelines) but it may also be extent to sandy shores of other regions of the world with their own classification scheme.

The macrobenthic community maps provide a reference state of intertidal soft-sediment habitats that is a prerequisite for any functional study of these coastal ecosystems. As physical factors locally govern how communities in sandy shores are structured, if species assemblages and/or habitat typologies are to be used as a surrogate of biodiversity, the data should be collected at spatial scales reflecting the processes that control biodiversity patterns to contribute efficiently to the achievement of systematic conservation planning. Moreover, the design and planning of marine and adjacent terrestrial (e.g. dunes) protected areas systems should not be undertaken independently of each other because it is likely to lead to inadequate representation of intertidal habitats in either system (Banks et al., 2005). Thereby, the development of reserve systems specially designed to protect sandy shore ecosystems should be integrated into the design of terrestrial and marine protected area frameworks.

Acknowledgements

This work was carried out in the framework of the MACROFONE programme funded by the region Nord-Pas-de-Calais and FRB (No. 12 000 447). The authors are grateful to those who contributed to this work by, providing their field data and/or by providing helpful manpower during sampling surveys in 2012. We are also grateful to Thomas Schlacher and the anonymous referee for their helpful comments and suggestions, which improved this paper.

Appendix A. Supplementary material

Supplementary data associated with this article can be found in the online version at <http://dx.doi.org/10.1016/j.csr.2015.03.002>.

References

- Aerts, K., Vanagt, T., Degraer, S., Guartatanga, S., Wittoeck, J., Fockede, N., Cornejo-Rodriguez, M.P., Calderón, J., Vincx, M., 2004. Macrofaunal community structure and zonation of an Ecuadorian sandy beach (bay of Valdivia). *Belg. J. Zool.* 134, 17–24.
- Allee, R.J., Dethier, M., Brown, D., Deegan, L., Ford, R.G., Hourigan, T.F., Maragos, J., Schoch, C., Sealey, K., Twilley, R., Weinstein, M.P., Yoklavich, M., 2000. *Marine and Estuarine Ecosystem and Habitat Classification*. National Oceanic and Atmospheric Administration, Silver Spring, MD, p. 43.
- Anthony, E.J., Héquette, A., 2007. The grain-size characterisation of coastal sand from the Somme estuary to Belgium: Sediment sorting processes and mixing in a tide- and storm-dominated setting. *Sediment. Geol.* 202, 369–382. <http://dx.doi.org/10.1016/j.sedgeo.2007.03.022>.
- Bally, R., 1983. Intertidal zonation on sandy beaches of the west coast of South Africa. *Cah. Biol. Mar.* 24, 85–103.
- Banks, S.A., Skilleter, G.A., Possingham, H.P., 2005. Intertidal habitat conservation: identifying conservation targets in the absence of detailed biological information. *Aquat. Conserv.* 15, 271–288. <http://dx.doi.org/10.1002/aqc.683>.
- Banks, S.A., Skilleter, G.A., 2007. The importance of incorporating fine-scale habitat data into the design of an intertidal marine reserve system. *Biol. Conserv.* 138,

- 13–29. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2007.03.021>.
- Brazeiro, A., Defeo, O., 1996. Macrofauna zonation in microtidal sandy beaches: is it possible to identify patterns in such variable environments? *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 42, 523–536. <http://dx.doi.org/10.1006/ecss.1996.0033>.
- Brazeiro, A., 1999. Community patterns in sandy beaches of Chile: richness, composition, distribution and abundance of species. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 72, 93–105.
- Brown, J.H., 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Brown, A., McLachlan, A., 2002. Sandy shore ecosystems and the threats facing them: some predictions for the year 2025. *Environ. Conserv.* 29, 62–77. <http://dx.doi.org/10.1017/S037689290200005X>.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., West, G.B., Savage, V.M., 2003. The next step in macroecology: from general empirical patterns to universal ecological laws. In: Blackburn, T.M., Gaston, K.J. (Eds.), *Macroecology: Concepts and Consequences*. Blackwell Science, Oxford.
- Burger, J., Niles, L., Clark, K.E., 1997. Importance of beach, mudflat and marsh habitats to migrant shorebirds on Delaware Bay. *Biol. Conserv.* 79, 283–292. [http://dx.doi.org/10.1016/S0006-3207\(96\)00077-8](http://dx.doi.org/10.1016/S0006-3207(96)00077-8).
- Burton, N.H.K., 2012. Avian habitat use on the non-estuarine intertidal coast. In: Fuller, R.J. (Ed.), *Birds and habitat: relationships in Changing Landscapes*. Cambridge Press University, Cambridge, pp. 334–351.
- Clarke, K.R., Green, R.H., 1988. Statistical design and analysis for a 'biological effects' study. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 46, 213–226.
- Clarke, K.R., Warwick, R.M. (Eds.), 2001. *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*, 2nd edition, Plymouth.
- Clarke, K.R., Gorley, R.N., 2006. *PRIMER v6: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth.
- CMR, DEP, 2002. *North West Shelf Joint Environmental Management Study, Interim Report*. CSIRO Marine Research and WA Department of Environmental Protection, Perth.
- Coggan, R., Diesing, M., 2011. The seabed habitats of the central English Channel: A generation on from Holme and Caboch, how do their interpretations match-up to modern mapping techniques? *Cont. Shelf Res.* 31, S132–S150. <http://dx.doi.org/10.1016/j.csr.2009.12.002>.
- Coltman, N., Golding, N., Verling, E., 2008. Developing a broadscale predictive EUNIS habitat map for the MESH study area.
- Connor, D.W., Allen, J.H., Golding, N., Howell, K.L., Lieberknecht, L.M., Northen, K.O., Reker, J.B., 2004. *Marine Habitat Classification for Britain and Ireland Version 04.05*, ed. JNCC, Peterborough.
- Dahl, E., 1952. Some aspects of the ecology and zonation of the fauna on sandy beaches. *Oikos* 4, 1–27.
- Dauvin, J.C., 2012. Are the eastern and western basins of the English Channel two separate ecosystems? *Mar. Pollut. Bull.* 64, 463–471. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2011.12.010>.
- De Smet, B., Godet, L., Fournier, J., Desroy, N., Jaffré, M., Vincx, M., Rabaut, M., 2013. Feeding grounds for waders in the Bay of the Mont Saint-Michel (France): the *Lanice conchilega* reef serves as an oasis in the tidal flats. *Mar. Biol.* 160, 751–761. <http://dx.doi.org/10.1007/s00227-012-2130-3>.
- Davies, C.E., Moss, D., Hill, M.O., 2004. EUNIS classification revised 2004. In *Report to the European Topic Centre on Nature Protection and Biodiversity*. ed. E.E. Agency.
- Delavenne, J., Marchal, P., Vaz, S., 2013. Defining a pelagic typology of the eastern English Channel. *Cont. Shelf Res.* 52, 87–96. <http://dx.doi.org/10.1016/j.csr.2012.10.016>.
- Defeo, O., Jaramillo, E., Lyonnet, A., 1992. Community structure and intertidal zonation of the macrofauna on the Atlantic coast of Uruguay. *J. Coast. Res.* 8, 830–839.
- Defeo, O., Rueda, M., 2002. Spatial structure, sampling design and abundance estimates in sandy beach macrofauna: some warnings and new perspectives. *Mar. Biol.* 140, 1215–1225. <http://dx.doi.org/10.1007/s00227-002-0783-z>.
- Defeo, O., McLachlan, A., 2005. Patterns, processes and regulatory mechanisms in sandy beach macrofauna: a multi-scale analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 295, 1–20. <http://dx.doi.org/10.3354/meps295001>.
- Defeo, O., McLachlan, A., Schoeman, D.S., Schlacher, T.A., Dugan, J., Jones, A., Lastra, M., Scapini, F., 2009. Threats to sandy beach ecosystems: a review. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 81, 1–12. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2008.09.022>.
- Degraer, S., Mouton, I., Neve, L., Vincx, M., 1999. Community structure and intertidal zonation of the macrobenthos on a macrotidal, ultra-dissipative sandy beach: summer-winter comparison. *Estuaries* 22, 742–752. <http://dx.doi.org/10.2307/1353107>.
- Degraer, S., Volckaert, A., Vincx, M., 2003. Macrobenthic zonation patterns along a morphodynamical continuum of macrotidal, low tide bar/rip and ultra-dissipative sandy beaches. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 56, 459–468. [http://dx.doi.org/10.1016/S0272-7714\(02\)00195-6](http://dx.doi.org/10.1016/S0272-7714(02)00195-6).
- Desroy, N., Warembourg, C., Dewarumez, J.M., Dauvin, J.C., 2003. Macrobenthic resources of the shallow soft-bottom sediments in the eastern English Channel and southern North Sea. *ICES J. Mar. Sci.* 60, 120–131. <http://dx.doi.org/10.1006/jmsc.2002.1333>.
- Diesing, M., Coggan, R., Vanstaen, K., 2009. Widespread rocky reef occurrence in the central English Channel and the implications for predictive habitat mapping. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 83, 647–658. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2009.05.018>.
- Evans, D., 2012. The EUNIS habitats classification—past, present and future. In Galparsoro, I. (2012). *Using EUNIS Habitat Classification for Benthic Mapping in European Seas*. *Rev. Investig. Mar. AZTI-Tec.* 19 (2), 28–29.
- Fernandes, R.S.R., Soares-Gomes, A., 2006. Community structure of macrobenthos in two tropical sandy beaches with different morphodynamic features, Rio de Janeiro, Brazil. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 27, 160–169. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1439-0485.2006.00093.x>.
- Frontier, S., Pichod-Viale, D., Leprêtre, A., Davoult, D., Luczak, C., 2008. *Ecosystèmes: Structure, Fonctionnement, Evolution*. Dunod, Paris.
- Galparsoro, I., Connor, D.W., Borja, Á., Aish, A., Amorim, P., Bajjouk, T., Chambers, C., Coggan, R., Dirberg, G., Ellwood, H., Evans, D., Goodin, K.L., Grehan, A., Haldin, J., Howell, K., Jenkins, C., Michez, N., Mo, G., Buhl-Mortensen, P., Pearce, B., Populus, J., Salomidi, M., Sánchez, F., Serrano, A., Shumchenia, E., Tempera, F., Vasquez, M., 2012. Using EUNIS habitat classification for benthic mapping in European seas: present concerns and future needs. *Mar. Pollut. Bull.* 60, 2187–2196. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2012.10.010>.
- Gaston, K.J., Blackburn, T.M., 2000. *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science, Oxford.
- Gheskiere, T., Hoste, E., Vanaverbeke, J., Vincx, M., Degraer, S., 2004. Horizontal zonation patterns and feeding structure of marine nematode assemblages on a macrotidal, ultra-dissipative sandy beach (de Panne, Belgium). *J. Sea Res.* 52, 211–226. <http://dx.doi.org/10.1016/j.seares.2004.02.001>.
- Giménez, L., Yannicelli, B., 1997. Variability of zonation patterns in temperate microtidal Uruguayan beaches with different morphodynamic types. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 160, 197–207. <http://dx.doi.org/10.3354/meps160197>.
- Godet, L., Fournier, J., Toupoint, N., Olivier, F., 2009a. Mapping and monitoring intertidal benthic habitats: a review of techniques and a proposal for a new visual methodology for the European coasts. *Prog. Phys. Geog.* 33, 378–402. <http://dx.doi.org/10.1177/0309133309342650>.
- Godet, L., Toupoint, N., Fournier, J., Mao, P.L., Retière, C., Olivier, F., 2009b. Clam farmers and Oystercatchers: effects of the degradation of *Lanice conchilega* beds by shellfish farming on the spatial distribution of shorebirds. *Mar. Pollut. Bull.* 58, 589–595. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2008.11.001>.
- Harris, L., Nel, R., Schoeman, D., 2011. Mapping beach morphodynamics remotely: a novel application tested on South African sandy shores. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 92, 78–89. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2010.12.013>.
- Harris, L., Nel, R., Holness, S., Sink, K., Schoeman, D., 2014a. Setting conservation targets for sandy beach ecosystems. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 150 (Part A), 45–57. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2013.05.016>.
- Harris, L., Campbell, E.E., Nel, R., Schoeman, D., 2014b. Rich diversity, strong endemism, but poor protection: addressing the neglect of sandy beach ecosystems in coastal conservation planning. *Divers. Distrib.* 20, 1120–1135. <http://dx.doi.org/10.1111/ddi.12226>.
- Haynes, D., Quinn, G., 1995. Temporal and spatial variability in community structure of a sandy intertidal beach, Cape Paterson, Victoria, Australia. *Mar. Freshw. Res.* 46, 931–942. <http://dx.doi.org/10.1017/MF950931>.
- Huijbers, C.M., Schlacher, T.A., Schoeman, D.S., Olds, A.D., Weston, M.A., Connolly, R. M., 2015. Limited functional redundancy in vertebrate scavenger guilds fails to compensate for the loss of raptors from urbanized sandy beaches. *Divers. Distrib.* 21, 55–63. <http://dx.doi.org/10.1111/ddi.12282>.
- ICES, 1986. *Fifth Report on the Benthos Ecology Working Group*. ICES, Ostende, CM, L., 33 p.
- Janssen, L., Mulder, S., 2005. Zonation of macrofauna across sandy beaches and surf zones along the Dutch coast. *Oceanologia* 47, 265–282.
- Jaramillo, E., Gonzalez, M., 1991. Community structure and zonation of the macrofauna along a dissipative reflective range of beach category in southern Chile. *Stud. Neotrop. Fauna* 26, 193–212. <http://dx.doi.org/10.1080/01650529109360853>.
- Jaramillo, E., McLachlan, A., 1993. Community and population responses of the macrofauna to physical factors over a range of exposed sandy beaches in south-central Chile. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 37, 615–624. <http://dx.doi.org/10.1006/ecss.1993.1077>.
- Jaramillo, E., McLachlan, A., Coetzee, P., 1993. Intertidal zonation patterns of macrofauna over a range of exposed sandy beaches in south-central Chile. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 101, 105–118. <http://dx.doi.org/10.3354/meps101105>.
- Knox, G.A., 2001. *The Ecology of Seashores*. Marine Science Series, London.
- Larsonneur, C., 1977. La cartographie des dépôts meubles sur le plateau continental français. *J. Res. Oceanogr.* 2, 33–39.
- Luczak, C., 2002. Répartition, évolution et relations spatio-temporelles macrozoobenthos/limicoles en baie de Canche (Pas-de-Calais). *Groupe de Défense de l'Environnement de l'Arrondissement de Montreuil-sur-Mer*, 146 p.
- Luczak, C., 2012. *La complexité: perspectives en écologie, approche systémique*. Université de Lille 1, Wimereux 105 p.
- Luczak, C., Spilmont, N., 2012. Are the eastern and western basins of the English Channel two separate ecosystems? Get back in line with some cautionary comments. *Mar. Pollut. Bull.* 64, 1318–1319. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2012.05.006>.
- MacArthur, R.H., 1972. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Princeton University Press, Princeton 288 p.
- Madden, C.J., Grossman, D.H., 2004. *Coastal/marine systems of North America: framework for an ecological classification standard*. NatureServe, Arlington, Virginia 150 p.
- Margules, C.R., Pressey, R.L., 2000. Systematic conservation planning. *Nature* 405, 243–253. <http://dx.doi.org/10.1038/35012251>.
- Marzec, L., Luczak, C., 2005. Statut des limicoles hivernant sur le littoral Nord-Pas-de-Calais (1988–2003). *Aves* 42, 57–67.
- Masselink, G., Short, A.-D., 1993. The effect of tide range on beach morphodynamics and morphology: a conceptual beach model. *J. Coastal Res.* 9, 785–800.
- McLachlan, A., 1990. Dissipative beaches and macrofauna communities on exposed intertidal sands. *J. Coast. Res.* 1, 57–71.
- McLachlan, A., Jaramillo, E., Donn, E., Wessels, F., 1993. Sandy beaches macrofauna

- communities and their control by the physical environment: a geographical comparison. *J. Coast. Res.* 15, 27–38.
- McLachlan, A., Jaramillo, E., 1995. Zonation on sandy beaches. *Oceanogr. Mar. Biol.* 33, 305–335.
- McLachlan, A., Dorvlo, A., 2005. Global patterns in sandy beach macrobenthic communities. *J. Coast. Res.* 21, 674–687. <http://dx.doi.org/10.2112/03-0114.1>.
- McLachlan, A., Brown, A., 2006. *The Ecology of Sandy Shores*, Second edition. Elsevier, Burlington, MA, USA.
- McLusky, D.S., Elliott, M., 2004. *The Estuarine Ecosystem. Ecology, Threats and Management*, Third edition. Oxford University Press, Oxford.
- Pressey, R.L., 2004. Conservation planning and biodiversity: assembling the best data for the job. *Conserv. Biol.* 18, 1677–1681. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00434.x>.
- Raffaelli, D., Hawkins, S., 1999. *Intertidal Ecology*. Kluwer Academic, Dordrecht/Boston/London.
- R Core Team, 2013. R: a language and environment for statistical computing. Foundation for Statistical Computing. Available from: <http://www.r-project.org/>.
- Rodil, I.F., Lastra, M., Sánchez-Mata, A.G., 2006. Community structure and intertidal zonation of the macroinfauna in intermediate sandy beaches in temperate latitudes: north coast of Spain. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 67, 267–279. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2005.11.018>.
- Roff, J.C., Taylor, M.E., 2000. National frameworks for marine conservation—a hierarchical geophysical approach. *Aquat. Conserv.* 10, 209–223. [http://dx.doi.org/10.1002/1099-0755\(200005/06\)10:3<209::aid-aqc408>3.0.co;2-j](http://dx.doi.org/10.1002/1099-0755(200005/06)10:3<209::aid-aqc408>3.0.co;2-j).
- Rolet, C., Spilmont, N., Davout, D., Goberville, E., Luczak, C., 2015. Anthropogenic impact on macrobenthic communities and consequences for shorebirds in Northern France: a complex response. *Biol. Conserv.* 184, 396–404. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2015.02.016>.
- Rolet, C., Spilmont, N., Ward, A., Luczak, C., 2015. Wintering shorebirds on the Nord—Pas-de-Calais coast (France): spatial distribution as function of food resources. *Le Héron* (in press).
- Rombouts, I., Beaugrand, G., Artigas, L.F., Dauvin, J.C., Gevaert, F., Goberville, E., Kopp, D., Lefebvre, S., Luczak, C., Spilmont, N., Travers-Trolet, M., Villanueva, M. C., Kirby, R.R., 2013. Evaluating marine ecosystem health: case studies of indicators using direct observations and modelling methods. *Ecol. Indic.* 24, 353–365. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.07.001>.
- Salvat, B., 1964. Les conditions hydrodynamiques interstitielles des sédiments meubles intertidaux et la répartition verticale de la faune endogée. *C. R. Acad. Sci.* 259, 1567–1579.
- Schiele, K.S., Darr, A., Zettler, M.L., 2014. Verifying a biotope classification using benthic communities—an analysis towards the implementation of the European Marine Strategy Framework Directive. *Mar. Poll. Bull.* 78, 181–189. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.10.045>.
- Schlacher, T.A., Dugan, J., Schoeman, D.S., Lastra, M., Jones, A., Scapini, F., McLachlan, A., Defeo, O., 2007. Sandy beaches at the brink. *Divers. Distrib.* 13, 556–560. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00363.x>.
- Schlacher, T.A., Schoeman, D.S., Dugan, J., Lastra, M., Jones, A., Scapini, F., McLachlan, A., 2008. Sandy beach ecosystems: key features, sampling issues, management challenges and climate change impacts. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 29, 70–90. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1439-0485.2007.00204.x>.
- Schlacher, T., Thompson, L., 2013a. Environmental control of community organisation on ocean-exposed sandy beaches. *Mar. Freshw. Res.* 64, 119–129. <http://dx.doi.org/10.1071/MF12172>.
- Schlacher, T., Thompson, L., 2013b. Spatial structure on ocean-exposed sandy beaches: faunal zonation metrics and their variability. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 478, 43–55. <http://dx.doi.org/10.3354/meps10205>.
- Schlacher, T., Jones, A., Dugan, J., Weston, M., Harris, L., Schoeman, D., Hubbard, D., Scapini, F., Nel, R., Lastra, M., McLachlan, A., Peterson, C., 2014a. Open-coast sandy beaches and coastal dunes In: Lockwood, J.L., Maslo, B. (Eds.). *Coastal Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 37–94.
- Schlacher, T.A., Schoeman, D.S., Jones, A.R., Dugan, J.E., Hubbard, D.M., Defeo, O., Peterson, C.H., Weston, M.A., Maslo, B., Olds, A.D., Scapini, F., Nel, R., Harris, L.R., Lucrezi, S., Lastra, M., Huijbers, C.M., Connolly, R.M., 2014b. Metrics to assess ecological condition, change, and impacts in sandy beach ecosystems. *J. Environ. Manag.* 144, 322–335. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jenvman.2014.05.036>.
- Schoeman, D.S., Wheeler, M., Wait, M., 2003. The relative accuracy of standard estimators for macrofaunal abundance and species richness derived from selected intertidal transect designs used to sample exposed sandy beaches. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 58, 5–16. [http://dx.doi.org/10.1016/S0272-7714\(03\)00038-6](http://dx.doi.org/10.1016/S0272-7714(03)00038-6).
- Schooler, N.K., Dugan, J.E., Hubbard, D.M., 2014. Detecting change in intertidal species richness on sandy beaches: Calibrating across sampling designs. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 150 (Part A), 58–66. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2013.10.016>.
- SHOM, 1968. *Les courants de marée dans la mer de la Manche et sur les côtes françaises de l'Atlantique*. Paris, p. 176.
- Shumchenia, E.J., King, J.W., 2010. Comparison of methods for integrating biological and physical data for marine habitat mapping and classification. *Cont. Shelf Res.* 30, 1717–1729. <http://dx.doi.org/10.1016/j.csr.2010.07.007>.
- Scott, T., Masselink, G., Russel, P., 2011. Morphodynamic characteristics and classification of beaches in England and Wales. *Mar. Geol.* 286, 1–20. <http://dx.doi.org/10.1016/j.margeo.2011.04.004>.
- Siegel, S., Castellan Jr., N. John, 1988. *Nonparametric statistics for the Behavioral Sciences*. McGraw-Hill International, New York, pp. 213–214.
- Spilmont, N., Denis, L., Artigas, L.F., Caloin, F., Courcot, L., Créach, A., Desroy, N., Gevaert, F., Hacquebart, P., Hubas, C., Janquin, M.-A., Lemoine, Y., Luczak, C., Migné, A., Rauch, M., Davout, D., 2009. Impact of the *Phaeocystis globosa* spring bloom on the intertidal benthic compartment in the eastern English Channel: a synthesis. *Mar. Pollut. Bull.* 58, 55–63. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2008.09.007>.
- Spruzen, F.L., Richardson, A.M.M., Woehler, E.J., 2008. Influence of environmental and prey variables on low tide shorebird habitat use within the Robbins Passage wetlands, Northwest Tasmania. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 78, 122–134. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2007.11.012>.
- Thrush, S.F., Hewitt, J.E., Herman, P.M.J., Ysebaert, T., 2005. Multi-scale analysis of species-environment relationships. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 302, 13–26. <http://dx.doi.org/10.3354/meps302013>.
- Van de Kam, J., Ens, B.J., Piersma, T., Zwarts, L., 2004. *Shorebirds. An illustrated behavioural ecology*. KNNV, Utrecht.
- Van Hoey, G., Degraer, S., Vincx, M., 2004. Macrobenthic community structure of soft-bottom sediments at the Belgian Continental Shelf. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 59, 599–613. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2003.11.005>.
- Veiga, P., Rubal, M., Cacabelos, E., Maldonado, C., Sousa-Pinto, I., 2014. Spatial variability of macrobenthic zonation on exposed sandy beaches. *J. Sea Res.* 90, 1–9. <http://dx.doi.org/10.1016/j.seares.2014.02.009>.
- Wright, L.D., Short, A.-D., 1983. *Morphodynamics of beaches and surf zones in Australia* In: Komar, P.D. (Ed.), *Handbook of Coastal Processes and Erosion*. CRC Press, Florida, pp. 35–64.
- Ysebaert, T., Herman, P.M.J., Meire, P., Craeymeers, J., Verbeek, H., Heip, C.H.R., 2003. Large-scale spatial patterns in estuaries: estuarine macrobenthic communities in the Schelde estuary, NW Europe. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 57, 335–355. [http://dx.doi.org/10.1016/S0272-7714\(02\)00359-1](http://dx.doi.org/10.1016/S0272-7714(02)00359-1).
- Zar, J.H., 2014. *Biostatistical Analysis*, Fifth edition edn. Pearson New International Edition, Edinburgh.

Appendix. Faunistic list of the macrobenthic species encountered under this study and number of species listed by taxa. Names of species are updated according the World Register of Marine Species (WORMS, <http://www.marinespecies.org/>; consulted 15th February 2015).

Taxa	Number of species
Crustacea	
Amphipoda	22
<i>Apolochus neapolitanus</i> (Della Valle, 1893)	
<i>Bathyporeia guilliamsoniana</i> (Bate, 1857)	
<i>Bathyporeia pelagica</i> (Bate, 1856)	
<i>Bathyporeia pilosa</i> (Lindström, 1855)	
<i>Bathyporeia sarsi</i> (Watkin, 1938)	
<i>Calliopius laeviusculus</i> (Krøyer, 1838)	
<i>Corophium arenarium</i> (Crawford, 1937)	
<i>Corophium volutator</i> (Pallas, 1766)	
<i>Deshayesorchestia deshayesii</i> (Audouin, 1826)	
<i>Gammarus finmarchicus</i> (Dahl, 1938)	
<i>Gammarus zaddachi</i> (Sexton, 1912)	
<i>Haustorius arenarius</i> (Slabber, 1769)	
<i>Leucothoe incisa</i> (Robertson, 1892)	
<i>Nototropis falcatus</i> (Metzger, 1871)	
<i>Nototropis swammerdamei</i> (Milne Edwards, 1830)	
<i>Orchestia gammarellus</i> (Pallas, 1766)	
<i>Photis longicaudata</i> (Bate & Westwood, 1862)	
<i>Pontocrates altamarinus</i> (Bate & Westwood, 1862)	
<i>Pontocrates arenarius</i> (Bate, 1858)	
<i>Talitrus saltator</i> (Montagu, 1808)	
<i>Urothoe brevicornis</i> (Bate, 1862)	
<i>Urothoe poseidonis</i> (Reibish, 1905)	
Decapoda	12
<i>Anapagurus hyndmanni</i> (Bell, 1846)	
<i>Carcinus maenas</i> (Linnaeus, 1758)	
<i>Crangon allmanni</i> (Kinahan, 1860)	
<i>Crangon crangon</i> (Linnaeus, 1758)	
<i>Diogenes pugilator</i> (Roux, 1829)	
<i>Liocarcinus depurator</i> (Linnaeus, 1758)	
<i>Liocarcinus holsatus</i> (Fabricius, 1798)	
<i>Liocarcinus navigator</i> (Herbst, 1794)	
<i>Liocarcinus pusillus</i> (Leach, 1816)	
<i>Palaemon serratus</i> (Pennant, 1777)	
<i>Pinnotheres pisum</i> (Linnaeus, 1767)	
<i>Portunus latipes</i> (Pennant, 1777)	
Isopoda	5
<i>Eurydice affinis</i> (Hansen, 1905)	
<i>Eurydice pulchra</i> (Leach, 1815)	
<i>Idotea pelagica</i> (Leach, 1815)	
<i>Lekanesphaera monodi</i> (Arcangeli, 1934)	
<i>Ligia oceanica</i> (Linnaeus, 1767)	
Cumacea	4
<i>Cumopsis goodsir</i> (Van Beneden, 1861)	
<i>Cumopsis longipes</i> (Dohrn, 1869)	
<i>Pseudocuma (Pseudocuma) longicorne</i> (Bate, 1858)	
<i>Vaunthompsonia cristata</i> (Bate, 1858)	

Appendix (extended): Faunistic list of the macrobenthic species encountered under this study and number of species listed by taxa. Names of species are updated according the World Register of Marine Species (WORMS, <http://www.marinespecies.org/>; consulted 15th February 2015).

Taxa	Number of species
Crustacea	
Mysida	2
<i>Gastrosaccus spinifer</i> (Goës, 1864)	
<i>Schistomysis spiritus</i> (Norman, 1860)	
Annelida	
Polychaeta	36
<i>Aonides oxycephala</i> (Sars, 1862)	
<i>Arenicola marina</i> (Linnaeus, 1758)	
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)	
<i>Caulleriella alata</i> (Southern, 1914)	
<i>Chaetozone christiei</i> (Chambers, 2000)	
<i>Chaetozone gibber</i> (Woodham & Chambers, 1994)	
<i>Eteone longa</i> (Fabricius, 1780)	
<i>Eumida sanguinea</i> (Örsted, 1843)	
<i>Eunereis longissima</i> (Johnston, 1840)	
<i>Glycera tridactyla</i> (Schmarda, 1861)	
<i>Hediste diversicolor</i> (O.F. Müller, 1776)	
<i>Heteromastus filiformis</i> (Claparède, 1864)	
<i>Hilbigneris gracilis</i> (Ehlers, 1868)	
<i>Lanice conchilega</i> (Pallas, 1766)	
<i>Magelona alleni</i> (Wilson, 1958)	
<i>Magelona johnstoni</i> (Fiege, Licher & Mackie, 2000)	
<i>Magelona mirabilis</i> (Johnston, 1865)	
<i>Malmgreniella arenicolae</i> (de Saint Joseph, 1888)	
<i>Nephtys assimilis</i> (Örsted, 1843)	
<i>Nephtys caeca</i> (Fabricius, 1780)	
<i>Nephtys cirrosa</i> (Ehlers, 1868)	
<i>Nephtys hombergii</i> (Savigny in Lamarck, 1818)	
<i>Notomastus latericeus</i> (Sars, 1851)	
<i>Ophelia celtica</i> (Amoureux & Dauvin, 1981)	
<i>Ophelia rathkei</i> (McIntosh, 1908)	
<i>Paraonis fulgens</i> (Levinsen, 1884)	
<i>Phyllodoce laminosa</i> (Savigny in Lamarck, 1818)	
<i>Phyllodoce mucosa</i> (Örsted, 1843)	
<i>Poecilochaetus serpens</i> (Allen, 1904)	
<i>Pygospio elegans</i> (Claparède, 1863)	
<i>Scolecopsis (Scolelepis) squamata</i> (O.F. Muller, 1806)	
<i>Scoloplos (Scoloplos) armiger</i> (Müller, 1776)	
<i>Sigalion mathildae</i> (Audouin & Milne Edwards in Cuvier, 1830)	
<i>Spio martinensis</i> (Mesnil, 1896)	
<i>Spiophanes bombyx</i> (Claparède, 1870)	
<i>Syllidae spp.</i> (Grube, 1850)	
Oligochaeta	1

Appendix (extended): Faunistic list of the macrobenthic species encountered under this study and number of species listed by taxa. Names of species are updated according the World Register of Marine Species (WORMS, <http://www.marinespecies.org/>; consulted 15th February 2015).

Taxa	Number of species
Mollusca	
Bivalvia	16
<i>Abra alba</i> (W. Wood, 1802)	
<i>Cerastoderma edule</i> (Linnaeus, 1758)	
<i>Donax vittatus</i> (da Costa, 1778)	
<i>Ensis directus</i> (Conrad, 1843)	
<i>Ensis magnus</i> (Schumacher, 1817)	
<i>Kurtiella bidentata</i> (Montagu, 1803)	
<i>Macoma balthica</i> (Linnaeus, 1758)	
<i>Mya arenaria</i> (Linnaeus, 1758)	
<i>Mya truncata</i> (Linnaeus, 1758)	
<i>Mytilus edulis</i> (Linnaeus, 1758)	
<i>Petricolaria pholadiformis</i> (Lamarck, 1818)	
<i>Scrobicularia plana</i> (da Costa, 1778)	
<i>Spisula solida</i> (Linnaeus, 1758)	
<i>Tellinomya ferruginosa</i> (Montagu, 1808)	
<i>Tellina fabula</i> (Gmelin, 1791)	
<i>Tellina tenuis</i> (da Costa, 1778)	
Gastropoda	3
<i>Buccinum undatum</i> (Linnaeus, 1758)	
<i>Nassarius reticulatus</i> (Linnaeus, 1758)	
<i>Peringia ulvae</i> (Pennant, 1777)	
Other taxa	
Echinodermata	2
<i>Ophiura albida</i> (Forbes, 1839)	
<i>Ophiura ophiura</i> (Linnaeus, 1758)	
Pycnogonida	1
<i>Nymphon brevirostre</i> (Hodge, 1863)	
Fish	1
<i>Hyperoplus lanceolatus</i> (Le Sauvage, 1824)	
Other groups	
Insect	1
Nemertea	1
Nematoda	1
Total species richness	108

Chapitre III

Les limicoles hivernants : distribution spatiale, relations avec les ressources alimentaires et capacité d'accueil sur le littoral de la région Nord – Pas-de-Calais



Crédits photographiques : © Alexandre Fellous. Huitrier pie (*Haematopus ostralegus* ; haut droit), Barge rousse (*Limosa lapponica* ; haut droit), Grands Gravelots (*Charadrius hiaticula* ; bas gauche) et Bécasseaux variable (*Calidris alpina*) accompagnés d'un Tournepierre à collier (*Arenaria interpres* ; bas droit).

I - Avant-propos

Situé sur la voie de migration Est-Atlantique (East Atlantic flyway), entité biogéographique englobant les côtes atlantiques de l'Europe (avec le Groenland) et de l'Afrique de l'Ouest (Smit et Piersma, 1989), le littoral Nord – Pas-de-Calais accueille en moyenne près de 9000 limicoles à la mi-janvier (i.e. période d'hivernage ; Marzec et Luczak, 2005 ; Mahéo et Le Dréan-Quénez'hdu, 2013). Les limicoles, appartenant à différentes familles (Scolopacidés, Charadriidés et Haematopodidés), font partie des oiseaux les plus couramment rencontrés avec les Laridés (i.e. goélands et mouettes) dans les zones intertidales (plages et estuaires), ces zones leur procurant un lieu de stationnement et de nidification mais surtout des ressources alimentaires composées essentiellement d'invertébrés benthiques (Van de Kam et al., 2004). Ainsi, il est aujourd'hui reconnu que leur répartition spatiale est fortement influencée par la répartition de leurs proies (Prater, 1981 ; McLusky et Elliott, 2004), notamment lors des périodes d'hivernage et des haltes migratoires pré- et post-nuptiales (Piersma et al., 1993). Durant ces périodes, l'abondance et la diversité des limicoles présents sur les estrans sableux et vaseux dépendent fortement de la biomasse disponible en invertébrés benthiques (Moreira, 1997 ; Newton, 1998 ; Ponsero et al., 2012).

Partant de ce constat, le premier objectif de ce chapitre est **d'analyser la distribution spatiale des limicoles hivernants à l'échelle du littoral Nord – Pas-de-Calais**, c'est-à-dire de la baie d'Authie à la frontière belge, et le second objectif est de **rechercher une éventuelle typologie géographique de la présence des différentes espèces**.

La distribution spatiale des limicoles étant souvent liée à la répartition de leurs ressources alimentaires, le troisième objectif de ce chapitre de thèse est de **coupler la répartition spatiale des limicoles (prédateurs) avec celle de la macrofaune benthique (proies)**.

A partir de ces différents objectifs, les **secteurs à enjeux de conservation majeurs le long du littoral de la région Nord – Pas-de-Calais** ont été identifiés.

L'identification de ces secteurs à enjeux de conservation peut également être déterminée par la capacité d'accueil d'un site, correspondant au nombre maximal d'oiseaux qu'une zone particulière peut théoriquement accueillir à une période donnée de l'année en fonction des ressources alimentaires (Goss-Custard et al., 2002 ; Goss-Custard, 2012). La capacité d'accueil d'un site peut ainsi être abordée sur la base de comparaison entre la biomasse benthique disponible (biomasse des proies consommables) et l'estimation des besoins énergétiques des limicoles présents sur ce site (Degré, 2006 ; Ponsero et Le Mao, 2011).

Les quatrième et cinquième objectifs de ce chapitre sont donc de **quantifier les besoins énergétiques des limicoles hivernants en janvier** et d'évaluer la part de macrofaune benthique consommée sur chacun des sites mais également la part consommée au sein de chacune des communautés macrobenthiques identifiées précédemment (cf Chapitre II) afin d'**estimer la capacité d'accueil du littoral Nord – Pas-de-Calais en janvier pour les limicoles hivernants**.

II – Données et méthodes utilisées

Les données de limicoles sont issues des recensements menés à la mi-janvier dans le cadre du Wetlands International Census (ex-BIROE) au cours de la période 1988-2013. Ces recensements sont coordonnés par le Groupe Ornithologique et Naturaliste du Nord – Pas-de-Calais (GON). Les dénombrements ont lieu sur 27 sites du littoral Nord – Pas-de-Calais mais seulement 16 sites, localisés en zone intertidale (plages et estuaires) et couvrant toute la zone d'étude, ont été retenus pour répondre aux objectifs 1 et 2. Douze sites ont été retenus pour répondre aux objectifs 3, 4 et 5, sites où nous disposons de données de macrofaune benthique (i.e. biomasse en g/m^2 ; cf Chapitre II).

Les méthodes utilisées dans ce chapitre sont :

- *Cartographie*
- *Corrélation de Pearson*
- *Nombre d'oiseaux/jours (Newton, 1998)*
- *Equation de Scheiffarth et Nehls (1997) pour l'estimation des besoins énergétiques*

III – Principaux résultats

- Dix-huit espèces de limicoles ont été recensées en hivernage sur les zones intertidales du littoral Nord – Pas-de-Calais au cours de la période 1988-2013.
- Parmi ces 18 espèces, trois espèces dominent et représentent près de 89% des effectifs moyens totaux : le Bécasseau variable (*Calidris alpina* ; 39,7%), l’Huîtrier pie (*Haematopus ostralegus* ; 29,2%) et le Bécasseau sanderling (*Calidris alba* ; 19,4%).
- Chaque secteur du littoral est caractérisé par des groupes d’espèces de limicoles différents.
- 84% des effectifs moyens sont observés sur 6 principaux sites : baies de Canche et d’Authie, plages adjacentes à ces deux estuaires, plages allant de Dunkerque à la frontière belge, plage des Hemmes de Marck et Avant-Port-Ouest de Dunkerque.
- 71% de la typologie de répartition des limicoles hivernants à l’échelle du littoral Nord – Pas-de-Calais est expliquée par la répartition des ressources alimentaires potentielles.
- Les secteurs comportant trois communautés macrobenthiques différentes (donc une diversité de communautés d’invertébrés plus grande) semblent avoir les effectifs moyens de limicoles les plus importants.
- Sur les 15 espèces étudiées (i.e. sans l’Avocette élégante *Recurvirostra avosetta* (filtreur), le Bécasseau violet *Calidris maritima* et le Tournepiere à collier *Arenaria interpres* se nourrissant sur substrat rocheux), l’Huîtrier pie apparaît comme le principal consommateur avec environ 4,76 tonnes de macrofaune benthique consommée en janvier, soit 66% de la consommation totale. Le Courlis cendré (*Numenius arquata*) et le Bécasseau variable arrivent en deuxième et troisième positions des consommateurs en janvier avec 0,89 et 0,81 tonnes de macrofaune benthique consommée, soit respectivement 12,4 et 11,2%. Le Bécasseau sanderling est la quatrième espèce consommatrice avec 0,53 tonnes de macrofaune benthique consommée en janvier, soit 7,3%.
- La consommation moyenne de macrofaune benthique par les limicoles en janvier (estimée sur la période 1988-2013) reste faible à l’échelle régionale avec 0,9% de la biomasse disponible consommée. Elle est également très faible à l’échelle des sites, variant de 0,01 g/m² sur

certaines plages sableuses (plages de Calais à Wissant et baie de Wissant) à 0,65 g/m² pour l'Avant-Port-Ouest de Dunkerque, ainsi qu'à l'échelle de chaque communauté macrobenthique (i.e. A2.223, A2.23, A2.24).

IV – Conclusions

- La fréquentation élevée sur les 6 principaux sites est due à d'importantes ressources alimentaires et donc à de potentielles proies disponibles pour les limicoles sur ces sites. Mais elle est également conditionnée par la présence des proies préférentielles de chaque espèce de limicole. Ce résultat est conforme à de nombreuses études ayant montré que l'abondance et la diversité des limicoles sur les zones intertidales dépendent étroitement de sa biomasse en invertébrés benthiques et de la présence des proies préférentielles.
- Ces 6 principaux sites, qui accueillent les effectifs moyens les plus importants de limicoles hivernants, présentent des fonctionnalités d'accueil différentes : les deux estuaires (Authie et Canche), les plages qui leur sont adjacentes et celle des Hemmes de Marck, sont les secteurs accueillant chaque année des effectifs importants de limicoles et sont qualifiés de « **hot-spot** ». Le littoral dunkerquois (plages et Avant-Port-Ouest de Dunkerque) accueille un nombre important d'oiseaux uniquement lors de vagues de froid et sont, de ce fait, des « **zones refuges** ». Les autres sites accueillent, quant à eux, un faible nombre de limicoles (< 600 individus) avec des fluctuations inter-annuelles peu marquées et peuvent être qualifiés de « **zones secondaires** » pour le stationnement et l'alimentation des limicoles hivernants.
- La macrofaune benthique disponible sur les estrans sableux du littoral Nord – Pas-de-Calais apparaît sous-exploitée par les limicoles en période d'hivernage aussi bien à l'échelle régionale, que de chaque site ou de chaque communauté macrobenthique.
- Le littoral de la région Nord - Pas-de-Calais est loin d'atteindre sa capacité d'accueil maximale pour les limicoles en janvier : la consommation de la macrofaune benthique par les limicoles sur les différents sites du littoral Nord – Pas-de-Calais apparaît très faible, alors même que les chiffres sont déjà surestimés du fait de l'utilisation des surfaces brutes de

l'estran et de la biomasse disponible et non des zones et des proies réellement accessibles aux limicoles.

- Les mesures de gestion et de conservation entreprises jusqu'ici pour les sites naturels de la région doivent être poursuivies et améliorées afin de maintenir la forte valeur patrimoniale des six principaux sites d'intérêt ornithologique à l'échelle régionale et de contribuer à un maintien voire une amélioration des capacités d'accueil.

Ce chapitre fait l'objet de deux publications. La première, publiée dans la revue scientifique naturaliste régionale *Le Héron*, concerne la distribution spatiale des limicoles hivernants sur le littoral Nord – Pas-de-Calais en fonction des ressources alimentaires et s'attache à répondre aux objectifs 1, 2 et 3. La seconde publication porte sur la quantification de la capacité d'accueil du littoral régional (objectifs 4 et 5) et est en préparation pour la revue *Alauda*.

V – Publication 1 : Les limicoles hivernants sur le littoral Nord – Pas-de-Calais : vers une typologie d'occupation de l'espace en lien avec les ressources alimentaires

Les limicoles hivernants sur le littoral Nord - Pas-de-Calais : vers une typologie d'occupation de l'espace en lien avec les ressources alimentaires

Céline Rolet, Nicolas Spilmont, Alain Ward & Christophe Luczak

Le Héron, 2014 – 47 (1) : 1-22

Les Limicoles hivernants sur le littoral Nord - Pas-de-Calais : vers une typologie d'occupation de l'espace en lien avec les ressources alimentaires

CÉLINE ROLET, NICOLAS SPILMONT, ALAIN WARD et CHRISTOPHE LUCZAK

Résumé

A partir des données de recensements annuels à la mi-janvier, pour le Wetlands International, sur la période 1988-2013, la distribution spatiale des Limicoles hivernant sur les zones intertidales (plages et estuaires) de la région Nord – Pas-de-Calais est analysée à une échelle globale et spécifique afin de : (1) caractériser leur répartition spatiale sur les différents secteurs du littoral, (2) rechercher une éventuelle typologie géographique de la présence des différentes espèces, (3) coupler leur distribution spatiale avec celles de leurs proies (macrofaune benthique) pour évaluer si cette distribution est liée à la disponibilité de leurs ressources alimentaires et (4) identifier de potentiels secteurs à enjeu de conservation. Durant cette période de suivi, 84 % des effectifs moyens (1988-2013) sont observés sur 6 principaux sites : baies de Canche et d'Authie, plages adjacentes à ces deux estuaires, plages de Dunkerque à la frontière belge, plage des Hemmes de Marck et Avant-Port-Ouest de Dunkerque. Ces sites présentent également les ressources alimentaires les plus importantes nous permettant d'affirmer que la répartition spatiale des Limicoles, de manière globale ou spécifique, est liée à celle des ressources disponibles, mais aussi à celle de leurs proies préférentielles. Cependant, il apparaît que ces sites présentent des fonctionnalités d'accueil différentes. Les deux baies (Authie et Canche), les plages qui leur sont adjacentes et celle des Hemmes de Marck sont les secteurs accueillant chaque année des effectifs importants de Limicoles et sont ainsi qualifiés de « hot-spot ». Le littoral dunkerquois (plages et Avant-Port-Ouest de Dunkerque) accueille un nombre important d'oiseaux uniquement lors de vagues de froid et sont de ce fait des « zones refuges ». Les autres sites accueillent, quant à eux, un faible nombre de Limicoles (< 600 individus) avec des fluctuations inter-annuelles peu marquées et peuvent ainsi être qualifiés de « zones secondaires » pour le stationnement et l'alimentation des Limicoles hivernants. De ce fait, des mesures de gestion et de conservation apparaissent primordiales pour maintenir la forte valeur patrimoniale des principaux sites d'intérêt ornithologique à l'échelle régionale, telle que la plage des Hemmes de Marck aujourd'hui menacée par la construction de nouvelles infrastructures dans le cadre du projet Calais 2015.

Wintering shorebirds on the Nord - Pas-de-Calais coast: spatial distribution as function of food resources

Summary

Using data from mid-January annual surveys (Wetlands International over the period 1988-2013), the spatial distribution of wintering shorebirds in intertidal areas (beaches and estuaries) on the Nord - Pas-de-Calais coastline was analysed at a global and a specific scale: to (1) characterise their spatial distribution, (2) search for a possible geographical typology in the different species occupancies, (3) combine their spatial distribution with those of their preys (benthic macrofauna) to assess whether there is a relationship between distribution and food resources availability and (4) identify potential areas of conservation issues. Over the study period (1988-2013), 84% of mean counted birds were observed on 6 main sites: the Canche and Authie estuaries, the beaches adjacent to these two estuaries, the beaches from Dunkerque to the Belgian border, the Hemmes de Marck beach and the western harbour of Dunkerque. These sites also held the most important food resources (i.e. benthic macrofauna) and we showed that spatial distribution of both total and specific shorebird abundances were linked to the available resources, but also to their preferred prey locations. However, it appeared that the functional importance of these sites was different. Estuaries (Authie and Canche) and their adjacent beaches, and the Hemmes de Marck beach are 'hot-spot' because these areas host a large number of shorebirds every year. A large number of birds are observed on the Dunkerque coastline (beaches and western harbour), but only during cold winters and are thereby described as «refuge areas». Other sites host a small number of shorebirds (<600 individuals) with slightly marked inter-annual fluctuations and appeared to be «minor areas» for staging and wintering shorebirds at this scale. Therefore, management and conservation issues appear essential to maintain the strong heritage of the main sites of ornithological interest at the regional scale, especially the Hemmes de Marck beach now threatened by the construction of new harbour infrastructures.

Mots-clés : Limicoles hivernants, répartition, plages, estuaires, ressources alimentaires, Nord – Pas-de-Calais.

Key words: Wintering shorebirds, distribution, beaches, estuaries, food resources, Nord – Pas-de-Calais coastline.

Introduction

Les plages et estuaires, représentant environ 70 % du littoral mondial (MCLACHLAN & BROWN, 2006), ont un rôle majeur d'accueil et de nourricerie pour de nombreux organismes et notamment pour les oiseaux Limicoles. En effet, ces zones leur procurent à la fois un lieu de stationnement et des ressources alimentaires composées essentiellement d'invertébrés (vers, crustacés et mollusques) vivant enfouis dans le sable et la vase formant la macrofaune benthique. Ces proies leur sont uniquement disponibles autour de la marée basse (VAN DE KAM *et al.*, 2004). La distribution spatiale des Limicoles sur le littoral est ainsi fortement influencée par la répartition de leurs proies (PRATER, 1981 ; MCLUSKY & ELLIOTT, 2004), notamment lors des périodes d'hivernage et des haltes migratoires pré et post-nuptiales (PIERSMA *et al.*, 1993). Durant ces périodes, l'abondance et la diversité des Limicoles présents sur les estrans sableux et vaseux (plages et estuaires correspondant à la zone dite intertidale) dépendent tant de la biomasse disponible en invertébrés

benthiques (MOREIRA, 1997 ; Newton & BROWKIE, 1998), que de la superficie intertidale réellement accessible pour s'alimenter (PONSERO *et al.*, 2012), des perturbations anthropiques (FLAMANT *et al.*, 2005 ; SCHLACHER *et al.*, 2013 ; MARTIN *et al.*, 2014) et de l'existence de reposoirs à proximité (VAN GILS *et al.*, 2006).

La connaissance des sites de stationnement et des communautés macrobenthiques* qui s'y trouvent est donc primordiale pour (a) tenter de caractériser dans l'espace les relations trophiques macrofaune (proies)/Limicoles (prédateurs) (PRATER, 1981) afin de (b) comprendre la distribution des Limicoles entre les différents écosystèmes littoraux tout en (c) prenant en compte d'autres facteurs explicatifs comme les dérangements pour (d) estimer la capacité d'accueil d'un site, qui correspond au nombre maximal d'oiseaux qu'une zone particulière peut accueillir à une période donnée de l'année en termes de ressource alimentaire (GOSS-CUSTARD *et al.*, 2002 ; GOSS-CUSTARD, 2012).

Les côtes françaises de la façade Atlantique/Manche/mer du Nord, situées sur la voie de migration Est-Atlantique (East Atlantic flyway), entité biogéographique englobant les côtes atlantiques de l'Europe (avec le Groenland) et de l'Afrique de l'Ouest (SMIT & PIERSMA, 1989), accueillent environ 600 000 Limicoles chaque année (DECEUNINCK & MAHÉO, 2000). Bien que le littoral de la région Nord – Pas-de-Calais ne fasse pas partie des grandes zones de stationnement privilégiées pour les Limicoles hivernants en France (MARZEC & LUCZAK, 2005), il accueille toutefois en moyenne près de 9000 oiseaux à la mi-janvier (MARZEC & LUCZAK, 2005 ; MAHÉO & LE DRÉAN-QUÉNEC'HDU, 2013). Une première étude sur la période 1988-2003 (MARZEC & LUCZAK, 2005) avait mis en évidence que ce littoral, composé de vastes étendues sableuses (plages et estuaires), de par sa situation entre de grandes zones de stationnement et d'hivernage (baie de Somme, baie de Seine et baie du Mont Saint-Michel au sud et estuaire de l'Escaut et mer des Wadden au nord), présentait un certain potentiel pour l'accueil d'oiseaux en période d'hivernage, mais surtout, il constituait un secteur de refuge en cas d'hiver très rigoureux, notamment pour l'Huîtrier pie *Haematopus ostralegus* (CAMPHUYSEN *et al.*, 1996). Cette première étude ne concernait que l'avifaune, et aucune relation entre les effectifs recensés et les ressources alimentaires potentielles, en tant que phénomène explicatif, n'avait été recherchée.

Les objectifs de cette étude, correspondant aux points (a) et (b) ci-dessus, sont :

- (1) d'analyser la répartition spatiale des Limicoles hivernants (abondances moyennes) de la baie d'Authie à la frontière belge ;
- (2) de rechercher une éventuelle typologie géographique des sites pour les différentes espèces (certains secteurs sont-ils privilégiés par certaines espèces ?) ;
- (3) de coupler la répartition spatiale des Limicoles (prédateurs) avec celle de la macrofaune benthique (proies) afin d'évaluer si la distribution des Limicoles hivernant à l'échelle du littoral Nord – Pas-de-Calais est liée à la répartition et à la disponibilité des ressources alimentaires ;
- (4) d'identifier de potentiels secteurs privilégiés à enjeu de conservation majeur le long du littoral de la région Nord – Pas-de-Calais.

Matériels et méthodes

Sites d'étude

Le littoral Nord – Pas-de-Calais s'étend sur 140 km de côtes depuis BRAY-DUNES (frontière belge) jusqu'à la baie d'Authie. Les estrans sont majoritairement constitués de zones sableuses avec la présence de quelques platiers rocheux et de deux principaux estuaires, dits de « type picard », situés au sud de la région : la baie de Canche (800 ha) et la baie d'Authie (1300 ha). Le littoral est fortement urbanisé (Observatoire de la biodiversité, 2011) et impacté par les activités principalement récréatives qui s'y développent et par la présence de trois grandes agglomérations portuaires spécialisées : DUNKERQUE (industries et transport de fret), CALAIS (transport de passagers) et BOULOGNE-SUR-MER (pêche) (DEWARUMEZ *et al.*, 2002).

Recensements des Limicoles

Depuis les années 70, les recensements des Limicoles à la mi-janvier sont coordonnés par le Groupe ornithologique et naturaliste du Nord – Pas-de-Calais (GON) dans le cadre du Wetlands International Census (ex-BIROE). Les dénombrements ont lieu sur 27 sites du littoral Nord - Pas-

de-Calais dont seulement 19 sont localisés en zone intertidale (plages et estuaires). Seize sites sont retenus pour cette étude (figure 1) car ils couvrent la totalité de la zone d'étude (i.e. région Nord - Pas-de-Calais) avec des recensements réguliers (tableau 1).

Tableau 1.- Noms et codes des 16 sites recensés sur le littoral Nord - Pas-de-Calais avec le nombre d'années de recensements, l'abondance moyenne des Limicoles avec l'écart type (\pm SD) et le nombre d'espèces recensées - Names and codes, number of counts (years), mean abundances of wintering shorebirds with standard deviation (\pm SD) and number of listed species for the 16 counting sites located on the "Nord - Pas-de-Calais" coastline.

	Sites	Codes	Nombres de comptages (années)	Abondances moyennes \pm SD	Nombres d'espèces recensées
1	Plages de DUNKERQUE à la frontière belge	S01LEFF1	17	1310 \pm 3576	9
2	Port Est de DUNKERQUE	S01DUNK1	22	195 \pm 379	12
3	Bassin maritime de Mardyck	S01GRYS1	15	50 \pm 52	9
4	Estran et mer de LOON-PLAGE à DUNKERQUE	S01LOON3	18	262 \pm 702	11
5	Port Ouest de DUNKERQUE	S01DUNK2	26	778 \pm 2415	11
6	Estran et mer de PETIT-FORT-PHILIPPE	S01GRAV2	14	160 \pm 342	6
7	Plage d'OYE	S06OYEP2	10	371 \pm 460	7
8	Les Hemmes de MARCK	S06MARC1	23	934 \pm 695	11
9	Port de CALAIS	S06CALA1	12	29 \pm 18	9
10	Plages de CALAIS à WISSANT	S06SANG5	13	102 \pm 116	8
11	Baie de WISSANT	S06WISS4	7	54 \pm 45	7
12	Littoral de WISSANT à BOULOGNE	S06AUDI1	21	242 \pm 269	11
13	Port de BOULOGNE	S06BOUL1	18	65 \pm 115	11
14	Baie de Canche	S06CAMI2	26	2172 \pm 1982	13
15	Plages d'Ecault à BERCK	S06TOUQ1	13	1213 \pm 909	6
16	Baie d'Authie	S06GROF1	25	1836 \pm 1187	13

Les données utilisées dans le cadre de cette étude couvrent la période 1988-2013 soit 26 ans. L'abondance moyenne des Limicoles (\pm écart-type* noté SD exprimant la dispersion autour de la moyenne donc l'intensité des fluctuations) a été calculée et cartographiée pour chaque site afin de mettre en évidence ceux ayant le plus fort taux de fréquentation en période d'hivernage au cours de la période d'étude (1988-2013). Le nombre d'espèces de Limicoles recensées dans chacun des sites a également été noté.

Pour chacun des sites recensés, la proportion des espèces de Limicoles retenues ainsi que leurs abondances moyennes ont été calculées et cartographiées afin d'analyser leur répartition spatiale spécifique à l'échelle du littoral Nord - Pas-de-Calais. Les espèces suivantes ont été retenues (infra) : Huïtrier pie *Haematopus ostralegus*, Bécasseau variable *Calidris alpina*, Bécasseau sanderling *Calidris alba*, Courlis cendré *Numenius arquata*, Grand Gravelot *Charadrius hiaticula*, Tournepieuvre à collier *Arenaria interpres*, Pluvier argenté *Pluvialis squatarola* et Bécasseau maubèche *Calidris canutus*.

Les communautés macrobenthiques des sédiments meubles du littoral Nord - Pas-de-Calais

Les communautés macrobenthiques ont été déterminées et cartographiées (ROLET *et al.*, 2014 ; ROLET *et al.*, 2015) à partir de l'échantillonnage de 358 stations, réparties régulièrement sur les plages et estuaires de l'ensemble du littoral Nord - Pas-de-Calais (depuis la frontière belge jusqu'à la baie d'Authie incluse). Les prélèvements ont été réalisés entre 1998 et 2012 principalement en fin d'hiver-début de printemps. Un total de 205 stations a été échantillonné sur les plages, 75 en

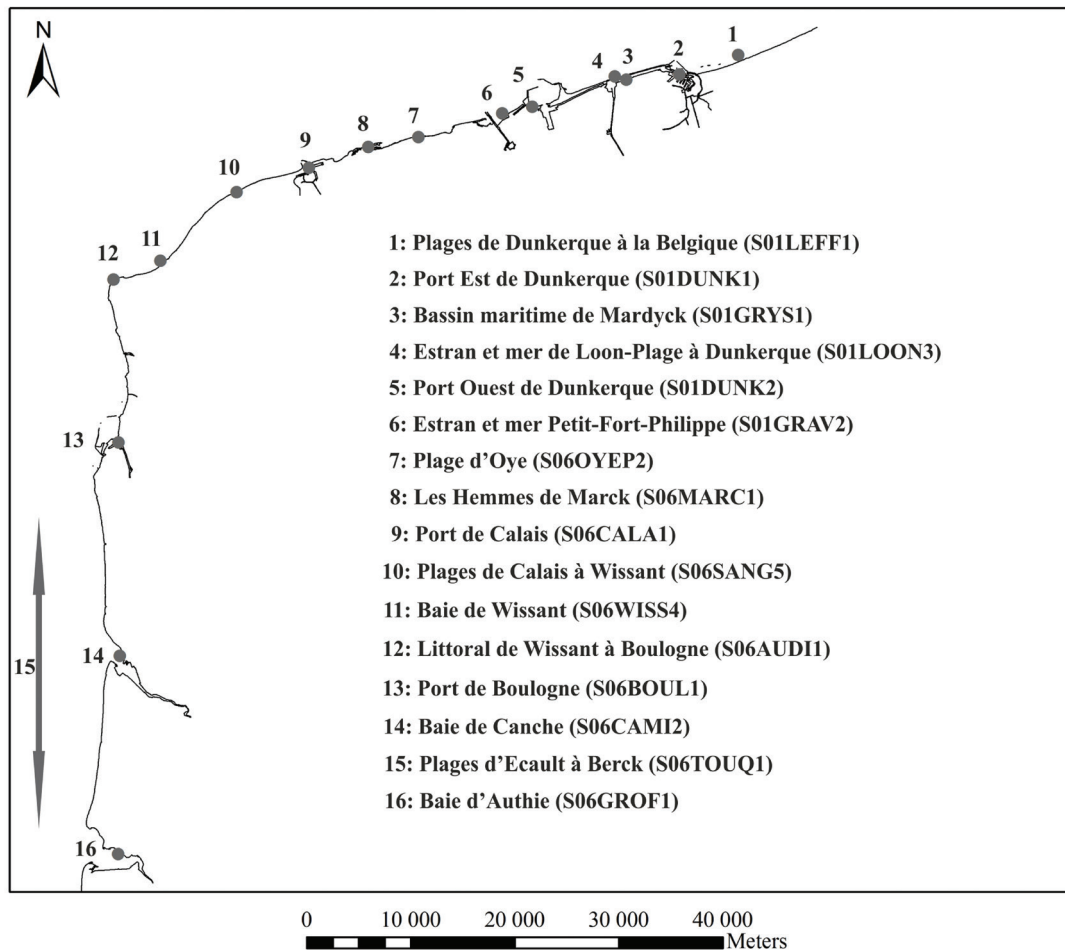


Figure 1.- Localisation des 16 sites de recensements à la mi-janvier des Limicoles hivernants (sites Wetlands International) sur le littoral Nord - Pas-de-Calais (numéro, lieu et code du site). La flèche représente le site de recensement n°15 (plages d'Ecault à Berck S06TOUQ1) - Map of the "Nord - Pas-de-Calais" coastline showing the location of the 16 sites (Wetlands International sites) covered by the mid-January counts of wintering shorebirds (number, area and code of the area). The arrow represents the counting site n°15 (Beaches from Ecault to Berck S06TOUQ1).

baie de Canche et 78 en baie d'Authie. A chaque station, la macrofaune a été prélevée à l'aide d'un carottier d'une surface de $1/40^e$ de m^2 sur une profondeur de 30 cm. L'échantillon a ensuite été tamisé sur mailles carrées de 1 mm. La macrofaune a été triée au laboratoire et les individus récoltés ont été identifiés jusqu'à l'espèce à chaque fois que cela a été possible (exception faite des Oligochètes, Némertes et Nématodes) puis dénombrés. La biomasse (masse de matière organique des organismes benthiques) de chaque espèce a été calculée par la méthode du poids sec libre de cendres (ICES, 1986) et cette biomasse est exprimée en g/m^2 .

Quatre communautés macrobenthiques ont pu être définies grâce aux analyses statistiques (ROLET *et al.*, 2014), puis caractérisées et décrites selon la classification d'habitats EUNIS (niveaux 4 et 5 : CONNOR *et al.*, 2004 ; DAVIES *et al.*, 2004) et finalement cartographiées à l'échelle du littoral Nord - Pas-de-Calais (ROLET *et al.*, 2014 ; ROLET *et al.*, 2015). Ces quatre communautés sont :

- (1) la zone de dessiccation ou zone de sable sec (EUNIS A2.21) située en haut de plage ;
- (2) la communauté des sables fins à moyens intertidaux à Amphipodes et *Scolecipis spp.* (EUNIS A2.223) localisée sur toutes les plages de la région y compris dans les baies (Canche et Authie) mais absente des zones portuaires ; on la retrouve à partir des hauts niveaux de plage, faisant suite à la zone de dessiccation, jusqu'à la limite des basses mers de mortes-eaux ; elle couvre 30,5 km^2 de zone intertidale ;

(3) la communauté des sables fins intertidaux dominés par les Polychètes et Amphipodes (EUNIS A2.23) est située sur toutes les plages du littoral y compris aux embouchures des baies de Canche et d'Authie mais elle est absente des zones portuaires ; elle est caractéristique des bas niveaux de l'estran et s'étend vers la zone subtidale* et couvre 56 km² de zone intertidale ;

(4) la communauté des sables envasés intertidaux dominés par les Polychètes et Bivalves (A2.24) est présente dans les fonds des baies d'Authie et de Canche et le long des chenaux de ces deux rivières ; on la retrouve également dans les hauts niveaux de deux plages de la région : les Hemmes de MARCK et PETIT-FORT-PHILIPPE. Elle couvre 12,75 km² de la zone intertidale ; trois sous-communautés (au niveau 5 de la classification EUNIS) ont pu être mises en évidence respectivement dans les moyens niveaux de la zone intertidale de l'Avant-Port-Ouest de DUNKERQUE, les hauts niveaux d'une partie de la plage du Casino de OYE-PLAGE et dans les bas niveaux des ports de DUNKERQUE et BOULOGNE-SUR-MER.

Ces différentes zones sur les plages et estuaires sont très souvent identifiables sur le terrain par une simple lecture du paysage (figure 2).

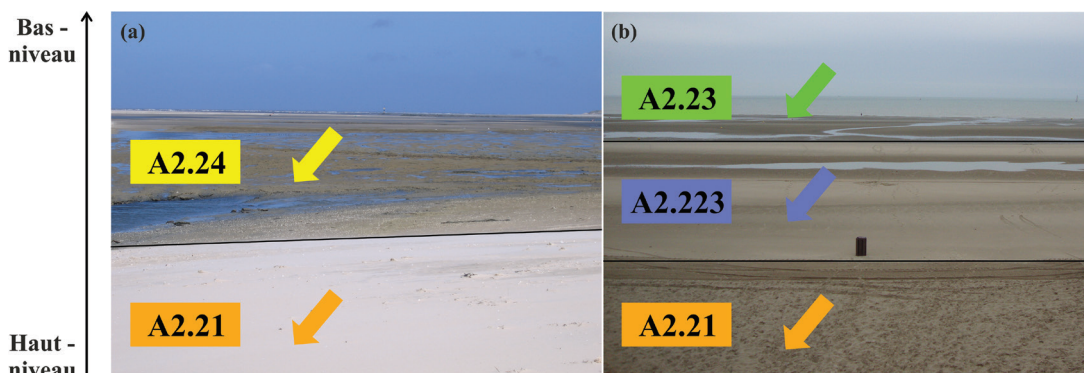


Figure 2. Identification sur le terrain des différentes communautés macrobenthiques. (a) Estuaire de la Canche avec la « zone de dessiccation » (A2.21) et la communauté des sables envasés intertidaux à Polychètes et Bivalves (A2.24 ; © C. LUCZAK) et (b) Plage de Zuydcoote avec la « zone de dessiccation » (A2.21), la communauté des sables fins à moyens intertidaux à Amphipodes et *Scolecopsis* spp. (A2.223) et la communauté des sables fins intertidaux dominés par les Polychètes et Amphipodes (A2.23 ; © C. ROLET). La flèche représente les différentes zones observées depuis le haut vers le bas de la zone intertidale - Field identification of the different macrobenthic communities. (a) The Canche estuary with the "Strandline" (A2.21) and the Polychaete/Bivalve-dominated muddy sand shores community (A2.24 ; © C. LUCZAK). (b) Zuydcoote beach with the "Strandline" (A2.21), the Amphipods and *Scolecopsis* spp. in littoral medium-fine sand community (A2.223) and the Polychaete/Amphipod-dominated fine sand shores community (A2.23 ; © C. ROLET). The arrow symbolises the different areas observed from the upper to the lower shore.

Les relations Limicoles - macrofaune benthique

Pour l'étude des relations entre les Limicoles (prédateurs) et leurs ressources alimentaires potentielles, à savoir la macrofaune benthique (proies), trois espèces de Limicoles ont été ôtées des analyses : l'Avocette élégante du fait des effectifs très réduits (0,01 % de l'abondance totale) et de son mode d'alimentation de type « faucheur/sabrage » pour reprendre la terminologie de GÉROUDET (2008), le Bécasseau violet et le Tournepierre à collier se nourrissant principalement sur substrats rocheux (VANERMEN *et al.*, 2006 ; GÉROUDET, 2008 ; GODET, 2008).

Afin de tester l'existence d'une éventuelle relation « proie/prédateur » dans un cadre spatial, une corrélation a été recherchée entre la biomasse macrobenthique (en g/m²) et les effectifs moyens des Limicoles (tableau 1) à l'échelle du littoral Nord - Pas-de-Calais (corrélation de Pearson ; LEGENDRE & LEGENDRE, 2012). Cette analyse a été effectuée sur 12 sites pour lesquels des données de biomasse macrobenthique étaient disponibles (tableau 2).

Résultats

Effectifs et répartition spatiale

Dix-huit espèces de Limicoles ont été recensées en hivernage sur la période 1988-2013 sur les plages et estuaires du Nord - Pas-de-Calais (tableau 3). Entre 6 et 13 espèces différentes ont été dénombrées par site au cours de la période d'étude (tableau 1). Sur 16 sites recensés, 84 % des effectifs moyens sont concentrés dans les 6 principaux secteurs qui dépassent la moyenne

Tableau 2.- Correspondance entre les sites de recensements des Limicoles hivernants et ceux des prélèvements de macrofaune benthique (noms des communes). Sont indiquées pour chaque site, la biomasse moyenne (g/m²) ± écart-type (SD) de la macrofaune benthique sur l'intégralité du site, de la communauté A2.223 « Sables fins à moyens intertidaux à Amphipodes et *Scolelepis spp* », de la communauté A2.23 « Sables fins intertidaux dominés par les Polychètes et Amphipodes » et de la communauté A2.24 « Sables envasés intertidaux dominés par les Polychètes et Bivalves » de chaque site. Le signe '-' correspond à l'absence de données pour la biomasse macrobenthique sur le site et/ou à l'absence de la communauté macrobenthique dans le site - Counting sites of wintering shorebirds and correspondence with benthic macrofauna sites (cities). Mean biomass (g/m²) ± standard deviation (SD) of benthic macrofauna for each site, for the "Amphipods and *Scolelepis spp.* in littoral medium-fine sand community" (A2.223) of each site, for the "Polychaete/Amphipod-dominated fine sand shores community" (A2.23) of each site and for the "Polychaete/Bivalve-dominated muddy sand shores community" (A2.24) of each site. '-' corresponds to the absence of macrobenthic biomass data on the site and/or the absence of the macrobenthic community on the site.

Sites à Limicoles		Sites à macrofaune benthique	Biomasses moyennes macrofaune ± SD (g/m ²)			
			globale	en A2.223	en A2.23	en A2.24
1	S01LEFF1	Plages de BRAY-DUNES et ZUYDCOOTE	13,13 ± 22,89	1,34 ± 0,32	25,26 ± 28,80	-
2	S01DUNK1	-	-	-	-	-
3	S01GRYS1	-	-	-	-	-
4	S01LOON3	DUNKERQUE (digue du Braek)	0,75 ± 0,47	0,75 ± 0,41	0,75 ± 0,71	-
5	S01DUNK2	Avant-Port-Ouest de DUNKERQUE	16,29 ± 9,74	-	-	16,29 ± 9,74
6	S01GRAV2	Plage de PETIT-FORT-PHILIPPE	4,66 ± 7,22	1,15 ± 0,85	1,63 ± 1,16	9,56 ± 10,08
7	S06OYEP2	Plage d'OYE-PLAGE	2,67 ± 5,46	3,82 ± 7,01	1,73 ± 2,84	-
8	S06MARC1	Hemmes de MARCK	3,94 ± 5,98	1,48 ± 1,82	3,24 ± 4,67	8,66 ± 8,48
9	S06CALA1	-	-	-	-	-
10	S06SANG5	Plages de WISSANT, ESCALLES, SANGATTE, et BLÉRIOT-PLAGE	2,57 ± 8,48	0,40 ± 0,54	4,98 ± 12,21	-
11	S06WISS4	Plages de TARDINGHEN et WISSANT	0,46 ± 0,50	0,22 ± 0,17	0,74 ± 0,63	-
12	S06AUDI1	Plages de WISSANT, TARDINGHEN, AUDRESSELLES, AMBLETEUSE, WIMEREUX et BOULOGNE-SUR-MER	1,85 ± 3,15	2,44 ± 4,06	1,26 ± 1,49	-
13	S06BOUL1	-	-	-	-	-
14	S06CAMI2	Baie de Canche	20,04 ± 24,69	3,16 ± 1,86	40,02 ± 68,13	50,18 ± 61,87
15	S06TOUQ1	Plages d'EQUIHEN-PLAGE, HARDELLOT, SAINTE-CÉCILE, LE TOUQUET, STELLA-PLAGE, MERLIMONT et BERCK	4,81 ± 11,27	2,54 ± 2,25	10,10 ± 17,84	-
16	S06GROF1	Baie d'Authie	24,72 ± 80,16	1,79 ± 1,66	17,65 ± 23,85	33,68 ± 98,92

par site sur toute la période, soit 611 individus - moyenne des abondances du tableau 1 : la baie de Canche avec une moyenne de 2 172 (± 1 982) individus, la baie d'Authie avec 1 836 (± 1 187) individus, les plages de DUNKERQUE à la frontière belge avec 1 310 (± 3 576) individus, les plages adjacentes aux deux baies (ECAULT à BERCK) avec 1 213 (± 909) individus, la plage des Hemmes de MARCK avec 934 (± 695) individus et l'Avant-Port-Ouest de DUNKERQUE avec 778 (± 2 415) individus (figure 3 ; tableau 1). Si on s'intéresse aux fluctuations d'abondance d'une année à l'autre au cours de la période 1988-2013 pour ces 6 sites (évaluées par l'écart-type ; figure 4), des fluctuations inter-annuelles importantes sont observées pour deux secteurs de la région dunkerquoise où les écarts-types sont largement supérieurs au nombre moyen d'individus : les plages de DUNKERQUE à la frontière belge (S01LEFF1) avec 1 310 ± 3 576 individus et l'Avant-Port-Ouest de DUNKERQUE (S01DUNK2) avec 778 ± 2 415 individus (tableau 1). Pour les quatre autres sites, le nombre moyen de Limicoles et l'écart-type sont proches démontrant une certaine constance du nombre de Limicoles observés chaque année au cours de la période 1988-2013 (figure 4).

A l'échelle régionale, 3 espèces dominantes regroupent presque 89 % des effectifs moyens totaux (figure 5) : le Bécasseau variable (39,7 %), l'Huïtrier pie (29,2 %), et le Bécasseau sanderling (9,4 %). Quatre espèces ont leurs effectifs régionaux supérieurs à 1 % : le Courlis cendré (5 %), le Grand Gravelot (2,4 %), le Tournepiere à collier (1,6 %) et le Pluvier argenté (1,2 %) ; les

Tableau 3.- Liste des 18 espèces de Limicoles rencontrées lors des recensements « wetlands » de la mi-janvier sur le littoral Nord - Pas-de-Calais au cours de la période 1988-2013 - List of the 18 shorebird species encountered on the Nord – Pas-de-Calais coastline over the 1988-2013 period during the mid-winter counts.

Espèces de Limicoles recensées			
Noms communs	Noms latins	Noms communs	Noms latins
Avocette élégante	<i>Recurvirostra avosetta</i>	Chevalier culblanc	<i>Tringa ochropus</i>
Barge à queue noire	<i>Limosa limosa</i>	Chevalier gambette	<i>Tringa totanus</i>
Barge rousse	<i>Limosa lapponica</i>	Courlis cendré	<i>Numenius arquata</i>
Bécasseau maubèche	<i>Calidris canutus</i>	Grand Gravelot	<i>Charadrius hiaticula</i>
Bécasseau minute	<i>Calidris minuta</i>	Gravelot à collier interrompu	<i>Charadrius alexandrinus</i>
Bécasseau sanderling	<i>Calidris alba</i>	Huitrier pie	<i>Haematopus ostralegus</i>
Bécasseau variable	<i>Calidris alpina</i>	Petit Gravelot	<i>Charadrius dubius</i>
Bécasseau violet	<i>Calidris maritima</i>	Pluvier argenté	<i>Pluvialis squatarola</i>
Chevalier arlequin	<i>Tringa erythropus</i>	Tournepierre à collier	<i>Arenaria interpres</i>

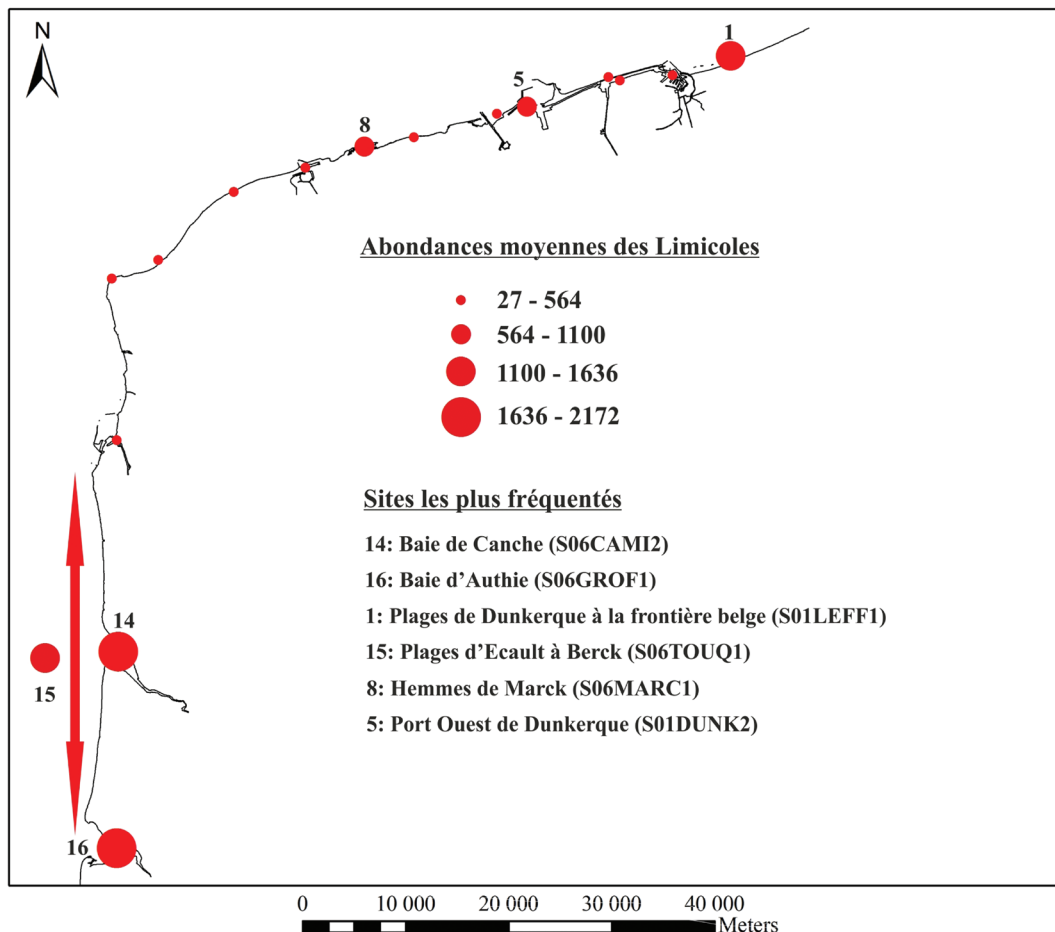


Figure 3.- Abondances moyennes des Limicoles hivernants à l'échelle du littoral Nord - Pas-de-Calais sur la période 1988-2013. Les sites les plus fréquentés sont cités par ordre décroissant. La flèche représente le site de recensement n°15 (Plages d'Ecault à Berck S06TOUQ1) - Bubble plot of the mean abundances of wintering shorebirds over the 1988-2013 period at the "Nord - Pas-de-Calais" scale. The most popular sites are listed in descending order. The arrow represents the counting site n°15 (Beaches from Ecault to Berck S06TOUQ1).

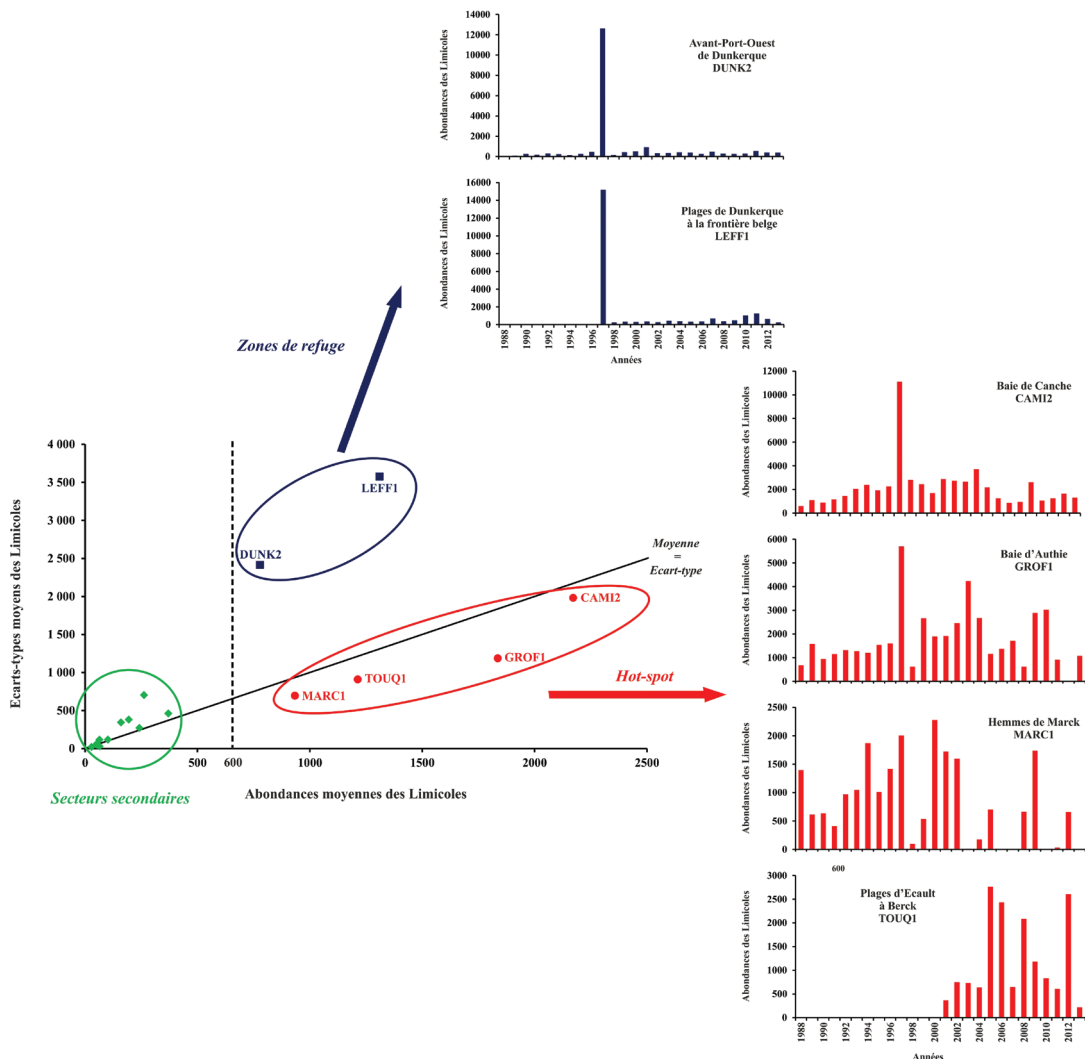


Figure 4.- Relation entre l'abondance moyenne et l'écart-type moyen des Limicoles. Le cercle bleu foncé les sites « refuge » et le cercle vert les sites où les abondances sont relativement constantes au cours du temps (secteurs secondaires). La droite noire symbolise la bissectrice (la moyenne est égale à l'écart-type). Les graphiques rouges correspondent aux abondances des Limicoles pour les zones « hot-spot » sur la période 1988-2013 et les graphiques bleus aux abondances des Limicoles pour les « zones de refuge » pour la même période. Le trait noir sépare les sites où le nombre moyen de Limicoles est inférieur ou supérieur à 600 individus (correspondant au nombre moyen de Limicoles à l'échelle du littoral) - Relationships between mean abundance and standard deviation of wintering shorebirds. The red ring represents the « hot-spot » sites, the dark blue ring the "refuge" sites and the green ring the sites where abundances are low and constant over the studied period (secondary sites). The black line symbolises the first bisectrix (mean is equal to standard deviation). Red graphs correspond to abundances of wintering shorebirds in the « hot-spot » areas over the 1988-2013 period and dark blue graphs correspond to abundances of wintering shorebirds in the "refuge" areas over the same period. The vertical black line separates the sites with a mean number of shorebirds inferior/superior to 600 individuals (corresponding of the mean number of shorebirds at the global scale).

11 autres espèces présentes (i.e. Avocette élégante *Recurvirostra avosetta* ; Barge à queue noire *Limosa limosa* ; Barge rousse *Limosa lapponica* ; Bécasseau maubèche *Calidris canutus* ; Bécasseau minute *Calidris minuta* ; Bécasseau violet *Calidris maritima* ; Chevalier arlequin *Tringa erythropus* ; Chevalier culblanc *Tringa ochropus* ; Chevalier gambette *Tringa totanus* ; Gravelot à collier interrompu *Charadrius alexandrinus* et Petit Gravelot *Charadrius dubius*) représentent seulement 1,6 % des effectifs moyens totaux (figure 5).

Les différents sites régionaux sont également caractérisés par la dominance de certains groupes d'espèces (figure 5). La plupart des zones portuaires (le port Est de DUNKERQUE, le bassin maritime

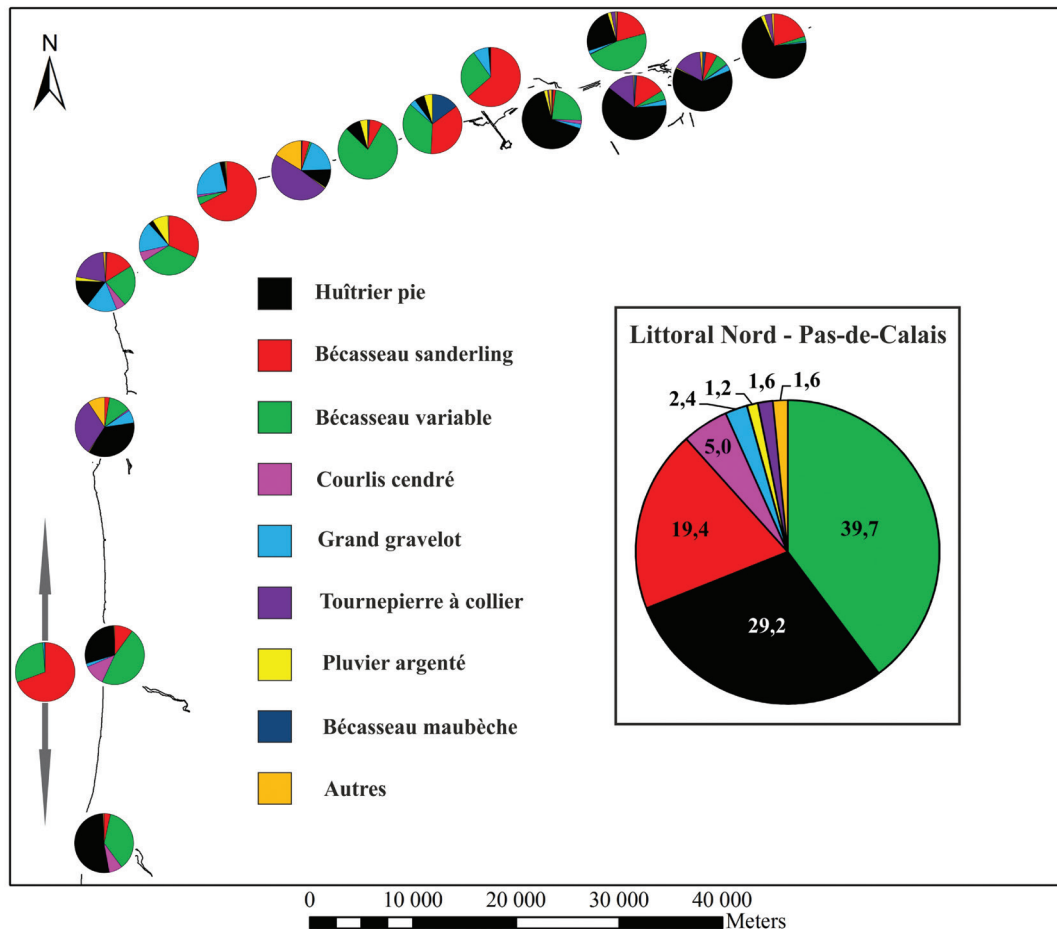


Figure 5.- Proportion de chaque espèces dominantes de Limicoles hivernant sur l'ensemble du littoral et sur chacun des sites de la région Nord - Pas-de-Calais : Huïtrier pie *Haematopus ostralegus*, Bécasseau sanderling *Calidris alba*, Bécasseau variable *Calidris alpina*, Courlis cendré *Numenius arquata*, Grand Gravelot *Charadrius hiaticula*, Tournepieuvre à collier *Arenaria interpres*, Pluvier argenté *Pluvialis squatarola*, Bécasseau maubèche *Calidris canutus* et autres Limicoles : Avocette élégante *Recurvirostra avosetta* ; Barge à queue noire *Limosa limosa* ; Barge rousse *Limosa lapponica* ; Bécasseau minute *Calidris minuta* ; Bécasseau violet *Calidris maritima* ; Chevalier arlequin *Tringa erythropus* ; Chevalier culblanc *Tringa ochropus* ; Chevalier gambette *Tringa totanus* ; Gravelot à collier interrompu *Charadrius alexandrinus* et Petit Gravelot *Charadrius dubius* - Dominant species (%) wintering on the whole coastal area and on each site of the "Nord - Pas-de-Calais" coastline : Oystercatcher, Sanderling, Dunlin, Curlew, Ringed plover, Ruddy turnstone, Grey plover, Red knot and other shorebird species: Avocet ; Black-tailed godwit ; Bar-tailed godwit ; Little stint ; Purple sandpiper ; Spotted redshank ; Green sandpiper ; Common redshank ; Kentish plover and Little ringed plover.

de Mardyck et le port de BOULOGNE-SUR-MER) présentent une proportion importante d'Huïtriers pies et de Tournepieuvres à collier, espèces auxquelles se rajoute le Grand Gravelot pour le port de CALAIS. L'Avant-Port-Ouest de DUNKERQUE et les deux estuaires (Canche et Authie) sont dominés en proportion par l'Huïtrier pie, les Bécasseaux variable et sanderling et par le Courlis cendré. Les grandes plages sableuses adjacentes à ces deux estuaires (plages d'Ecault à BERCK) accueillent principalement les Bécasseaux sanderling et variable, auxquels vient s'ajouter le Grand Gravelot pour d'autres plages de la région (plage de PETIT-FORT-PHILIPPE, plages de CALAIS à WISSANT, baie de WISSANT). Le secteur entre CALAIS et l'embouchure de l'Aa (Hemmes de MARCK et OYE-PLAGE) est caractérisé par les trois espèces de Bécasseaux, l'Huïtrier pie et le Pluvier argenté alors que les plages du littoral dunkerquois le sont par deux principales espèces : l'Huïtrier pie et le Bécasseau sanderling. Les plages de BOULOGNE-SUR-MER jusqu'au cap Gris-Nez et celles allant de LOON-PLAGE à DUNKERQUE sont caractérisées quant à elles par la dominance relative de quatre espèces : Bécasseaux variable et sanderling, Huïtrier pie et Tournepieuvre à collier.

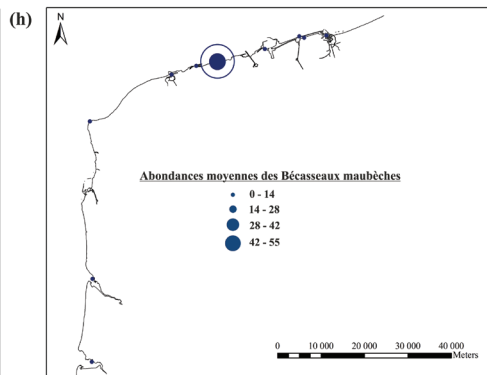
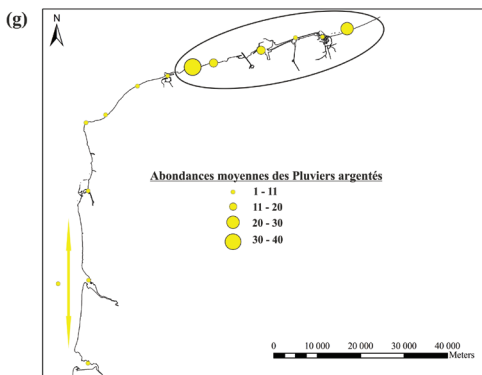
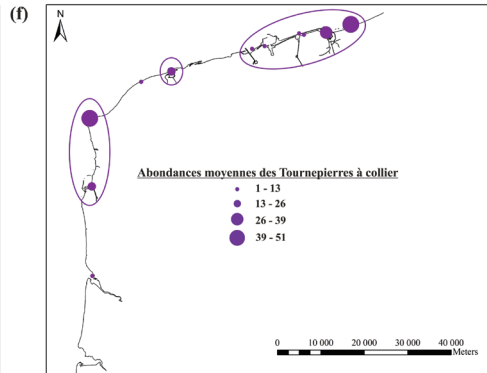
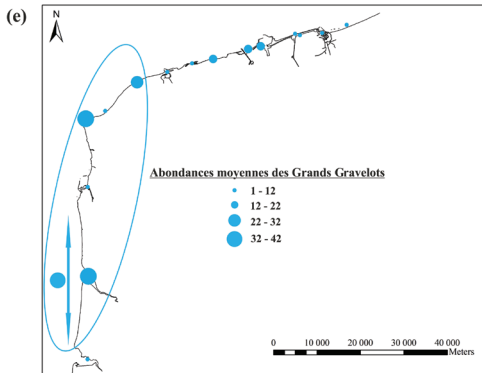
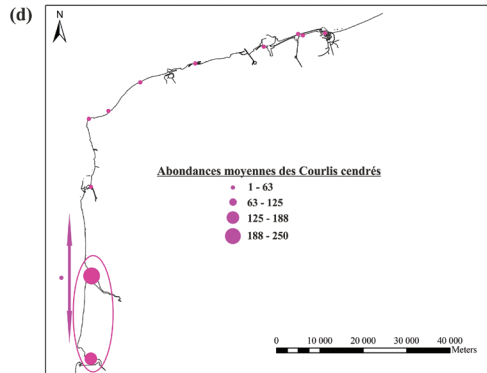
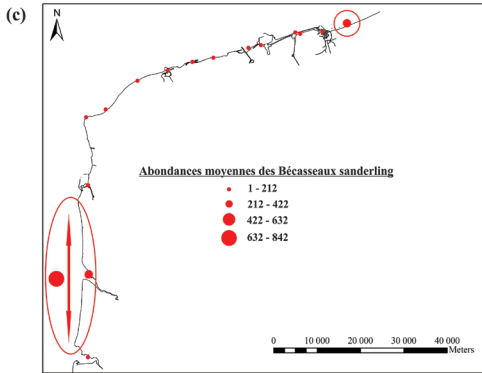
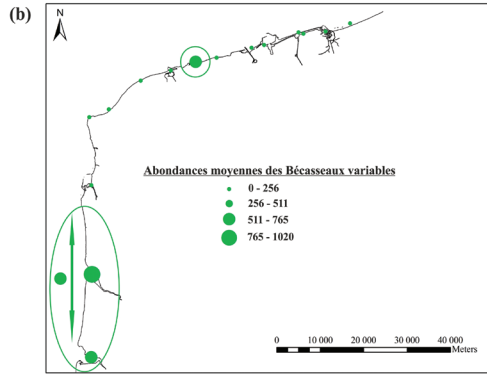
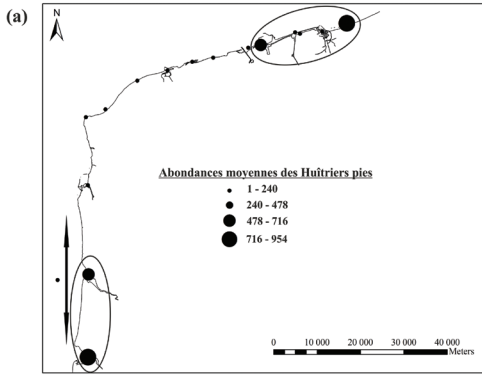


Figure 6. - Abondances moyennes des 8 principales espèces de Limicoles hivernant sur le littoral Nord - Pas-de-Calais : (a) Huitrier pie *Haematopus ostralegus*, (b) Bécasseau variable *Calidris alpina*, (c) Bécasseau sanderling *Calidris alba*, (d) Courlis cendré *Numenius arquata*, (e) Grand Gravelot *Charadrius hiaticula*, (f) Tournepierre à collier *Arenaria interpres*, (g) Pluvier argenté *Pluvialis squatarola*, (h) Bécasseau maubèche *Calidris canutus*. La flèche représente le site de recensement n°15 (Plages d'Ecault à BERCK S06TOUQ1). Les bulles représentent les secteurs où l'espèce est la plus abondante - Mean abundances of the 8 main shorebird species wintering on the "Nord - Pas-de-Calais" coastline : (a) Oystercatcher, (b) Dunlin, (c) Sanderling, (d) Curlew, (e) Ringed plover, (f) Ruddy turnstone, (g) Grey plover, (h) Red knot. The arrow represents the counting site n°15 (Beaches from Ecault to BERCK S06TOUQ1). Bubbles represent the sites where the species is the most abundant.

La distribution spatiale quantitative détaillée de chaque espèce montre que les effectifs moyens les plus importants d'Huitriers pies sont notés dans le nord de la région (littoral dunkerquois et Avant-Port-Ouest de DUNKERQUE) et au sein des deux estuaires picards (Canche et Authie ; figure 6a). Le Bécasseau variable présente une répartition homogène sur le littoral, avec toutefois des effectifs plus importants aux Hemmes de MARCK, dans les baies de Canche et d'Authie et sur les plages adjacentes à ces deux estuaires (figure 6b). Le Bécasseau Sanderling, présent également sur tout le littoral, domine sur les plages sableuses (plages adjacentes aux baies, plages du littoral dunkerquois) et en baie de Canche, mais cette espèce présente des effectifs beaucoup plus faibles dans les zones portuaires (figure 6c). Le Courlis cendré occupe principalement en hiver le sud de la région : les baies de Canche et d'Authie (figure 6d). Le Grand Gravelot est présent sur tout le littoral avec les effectifs les plus importants entre BERCK et CALAIS (figure 6e). Le Tournepierre à collier est principalement recensé dans ou à proximité des zones portuaires (DUNKERQUE, CALAIS et BOULOGNE-SUR-MER) mais également sur des plages entre BOULOGNE-SUR-MER et le cap Gris-Nez et entre DUNKERQUE et la frontière belge (figure 6f). Le Pluvier argenté ainsi que le Bécasseau maubèche sont principalement localisés sur les plages à l'est de CALAIS (Hemmes de MARCK, Platier d'OYE et littoral dunkerquois ; figures 6g et 6h).

Relations macrofaune benthique - Limicoles (proies – prédateurs)

Afin de tester si les effectifs importants de Limicoles étaient fonction de la ressource alimentaire disponible, la biomasse macrobenthique moyenne (g/m^2 ; tableau 2) des différents secteurs littoraux a été mise en relation avec le nombre moyen de Limicoles hivernants à la mi-janvier. Une relation significative a été obtenue à l'échelle du Nord - Pas-de-Calais (R de Pearson = 0.84 ; $p < 0.001$; figure 7). Cette relation montre que 71 % de la typologie de répartition des Limicoles hivernants à l'échelle du littoral Nord - Pas-de-Calais est expliquée par la répartition des ressources alimentaires potentielles (figure 7). Ce résultat nous permet d'affirmer que la répartition des Limicoles hivernant sur les zones intertidales de la région Nord - Pas-de-Calais est liée à la ressource alimentaire potentielle.

Cela signifie que les sites les plus fréquentés (par toutes les espèces de Limicoles confondues, à l'exception de l'Avocette élégante, du Bécasseau violet et du Tournepierre à collier) sont ceux présentant les biomasses macrobenthiques les plus élevées (figure 7) : les baies de Canche (S06CAMI2) et d'Authie (S06GROF1), l'Avant-Port-Ouest de DUNKERQUE (S01DUNK2) et les plages du littoral dunkerquois (S01LEFF1). De plus, les secteurs comportant trois communautés macrobenthiques différentes, donc une diversité de communautés d'invertébrés plus grande, semblent avoir les effectifs moyens de Limicoles les plus importants (figure 7). A titre d'exemple, les baies de Canche et d'Authie, ayant les effectifs moyens de Limicoles hivernants les plus élevés, possèdent 3 communautés macrobenthiques distinctes : la communauté des sables envasés intertidaux dominés par les Polychètes et Bivalves (A2.24), la communauté des sables fins à moyens intertidaux à Amphipodes et *Scolecopsis spp.* (A2.223) et la communauté des sables fins intertidaux dominés par les Polychètes et Amphipodes (A2.23). D'autres secteurs, composés de deux communautés macrobenthiques (i.e. A2.223 et A2.23), comme les plages de DUNKERQUE à la frontière belge (S01LEFF1) et les plages adjacentes aux deux baies (S06TOUQ1), présentent également des biomasses macrobenthiques importantes par rapport aux autres sites (par exemple la plage d'OYE et les plages entre le cap Gris-Nez et CALAIS) présentant pourtant les mêmes communautés (figure 7). En effet, pour ces deux secteurs (S01LEFF1 et S06TOUQ1), la communauté des sables fins intertidaux dominés par les Polychètes et Amphipodes (A2.23) présentent des biomasses élevées en invertébrés benthiques ($25,26 \pm 28,80$ et $10,10 \pm 17,84$ g/m^2 respectivement ; tableau 2) ; biomasses importantes dues à la présence de nombreux Mollusques

Bivalves : les espèces *Macoma balthica* et *Donax vittatus* (photos a et b) qui peuvent de ce fait attirer potentiellement plus de Limicoles hivernants. Quant à l'Avant-Port-Ouest de DUNKERQUE, la présence exclusive de la communauté sablo-vaseuse (A2.24) et une biomasse en invertébrés benthiques élevée, semble également attirer les Limicoles en hivernage.

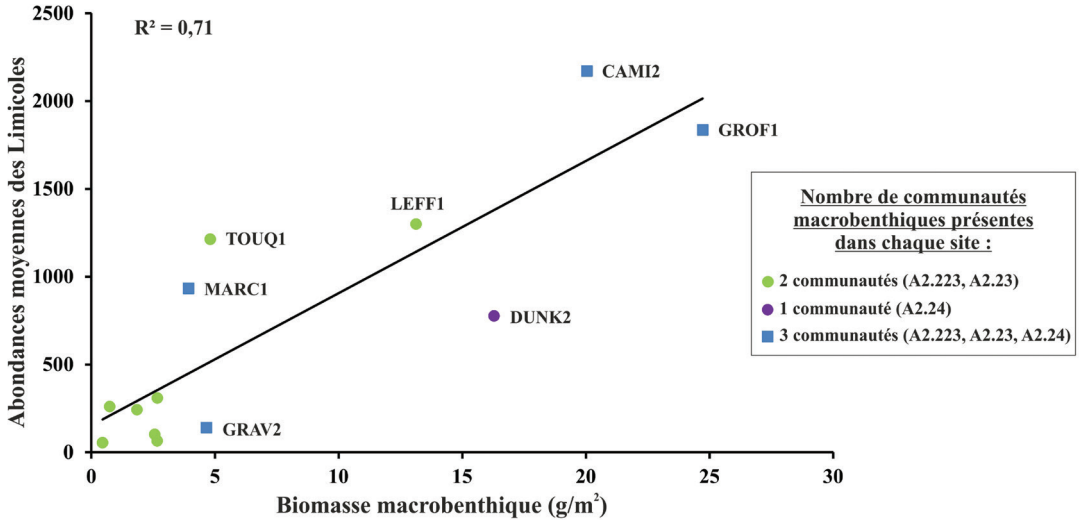
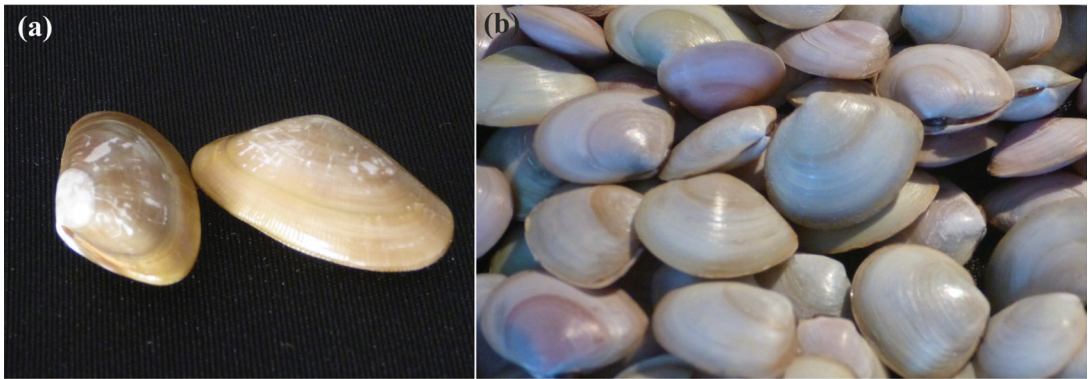


Figure 7.- Relations entre l'abondance moyenne des Limicoles et la biomasse macrobenthique moyenne (g/m²). La couleur des points représente le nombre de communautés macrobenthiques présentes sur les sites de recensements : 2 communautés (vert), 1 communauté (violet) et 3 communautés (bleu). La droite de régression linéaire est symbolisée en noir et le coefficient de détermination R² vaut 0,71 - Relationships between mean abundances of wintering shorebirds and the mean macrobenthic biomass (g/m²). The color of points represents the number of macrobenthic communities listed on the counting sites : two communities (green), one community (purple) and three communities (blue). The linear regression is symbolised in black and the coefficient of determination R² is equal to 0.71.



Photos a et b.- Mollusques Bivalves (a) *Donax vittatus* - da Costa, 1778 (22-23 mm) et (b) *Macoma balthica* - Linnaeus, 1758 (12-13 mm) - Molluscs Bivalves (a) *Donax vittatus* - da Costa, 1778 (22-23 mm) and (b) *Macoma balthica* - Linnaeus, 1758 (12-13 mm) © C. LUCZAK.

Discussion

Entre 1988 et 2013, dix-huit espèces de Limicoles ont été dénombrées sur le littoral de la région Nord - Pas-de-Calais (de la baie d'Authie à la frontière belge, tableau 3), représentant 67 % de la diversité observée à l'échelle nationale (27 espèces ; DECEUNINCK & MAHÉO, 2000 ; MAHÉO & LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU, 2013). Parmi elles, 7 espèces (tableau 4 sauf le Bécasseau maubèche) représentent 98,5 % des effectifs régionaux au cours de la période étudiée et 3 espèces (Bécasseau variable, Huître pie et Bécasseau sanderling) dominent numériquement (89 % des effectifs). Le Bécasseau variable et l'Huître pie sont également les deux espèces les plus dénombrées dans d'autres secteurs littoraux de la Manche, notamment en baie de Somme (SUEUR *et al.*, 2003), en baie du Mont Saint-Michel (LE MAO *et al.*, 2006) et en baie de

Saint-Brieuc (PONSERO & LE MAO, 2011). L'attraction du littoral du Nord - Pas-de-Calais pour les Limicoles hivernants peut varier sensiblement d'une année à l'autre. Certaines années, il peut être reconnu d'importance nationale pour : l'Huîtrier pie, le Tournepierrre à collier, le Grand Gravelot, le Courlis cendré et le Bécasseau sanderling (MAHÉO & LE DRÉAN-QUÉNEC'H DU, 2013) et voire même d'importance internationale avec plus de 1 % de la population de la voie migratoire Est-Atlantique pour l'Huîtrier pie (DELANY *et al.*, 2009). Situé à proximité de sites internationalement reconnus pour l'hivernage tels que le littoral picard pour les Bécasseaux variable, sanderling et maubèche et les côtes belges pour le Tournepierrre à collier (DEVOS, 2008 ; DELANY *et al.*, 2009), le littoral de la région présente également un certain potentiel d'accueil pour ces 4 espèces. Il faut cependant noter que les effectifs du Bécasseau maubèche restent faibles à l'échelle régionale avec 0,93 % des effectifs totaux régionaux alors que sur les côtes françaises, la sous-espèce *Calidris canutus islandica* représente 9 % de la population hivernante de la voie Est-Atlantique, en restant toutefois concentrée sur 6 sites (BOCHER *et al.*, 2012).

La répartition spatiale des Limicoles n'est pas homogène à l'échelle régionale. Certains secteurs sont privilégiés en période d'hivernage notamment le littoral dunkerquois, l'Avant-Port-Ouest de DUNKERQUE, la plage des Hemmes de MARCK, les baies de Canche et d'Authie ainsi que les plages adjacentes à ces deux baies. Cette fréquentation plus élevée est due en premier lieu à d'importantes ressources alimentaires et donc à de potentielles proies disponibles pour les Limicoles dans ces sites. Ce résultat est conforme à de nombreuses autres études ayant montré que l'abondance, la diversité et la composition spécifique des Limicoles présents dans la zone intertidale dépendent étroitement de sa biomasse en invertébrés benthiques (PRATER, 1981 ; MCLUSKY & ELLIOTT, 2004 ; PONSERO *et al.*, 2012). Les secteurs du littoral Nord - Pas-de-Calais présentant de fortes biomasses d'invertébrés benthiques, variant de 3,94 à 24,72 g/m², jouent un rôle important en permettant de subvenir aux besoins énergétiques accrus des Limicoles en hivernage sur le littoral (PIERSMA, 1990 ; VAN DE KAM *et al.*, 2004). De plus, trois de ces sites (les baies de Canche et d'Authie et la plage des Hemmes de MARCK) sont également caractérisés par la présence d'une diversité importante des communautés macrobenthiques (3 communautés différentes), avec notamment la présence de la communauté des sables envasés à Polychètes et Bivalves (A2.24) connue pour abriter une faune d'invertébrés benthiques importante et être attractive pour de nombreux Limicoles (ROLET *et al.*, 2015). En effet, cette communauté sablo-vaseuse présente les biomasses macrobenthiques moyennes les plus élevées de la région, avec un minimum de 8,66 g/m² aux Hemmes de MARCK et un maximum de 50,18 g/m² en Baie de Canche (tableau 2). Le secteur de PETIT-FORT-PHILIPPE possède également ces trois communautés macrobenthiques et une biomasse disponible importante (4,66 g/m² à l'échelle du site et 9,56 g/m² à l'échelle de la communauté sablo-vaseuse A2.24), mais il semble toutefois délaissé par les Limicoles hivernants ; les explications les plus probables de cette sous-occupation sont, d'une part, la petite surface de plage de ce site qui ne peut accueillir qu'un nombre restreint d'oiseaux, et d'autre part, sa localisation en milieu aménagé (digue, base nautique...) qui engendre des dérangements très fréquents (LUCZAK, observation personnelle). L'Avant-Port-Ouest de DUNKERQUE, comportant seulement une communauté macrobenthique mais de nature sablo-vaseuse (i.e. la communauté des sables envasés intertidaux à Polychètes et Bivalves (A2.24) sous deux faciès : la communauté des sables envasés intertidaux à *Cerastoderma edule* et Polychètes - A2.242 et la communauté des sables intertidaux à *Lanice conchilega* - A2.245), possède une biomasse macrobenthique moyenne très importante de 16,29 g/m² (tableau 2), lui permettant d'être attractif en termes de ressources alimentaires pour les Limicoles en halte migratoire et en hivernage sur le littoral. Pour ce site de l'Avant-Port-Ouest de DUNKERQUE, la surface n'est pas très importante, mais sa fréquentation par les Limicoles y est élevée à la différence de ce qui se passe sur le site de PETIT-FORT-PHILIPPE (supra), ce qui tendrait à confirmer que c'est bien l'impact anthropique qui est le facteur limitant.

Deux autres sites, les plages d'Ecault à BERCK (S06TOUQ1) et de DUNKERQUE à la frontière belge (S01LEFF1), présentent deux communautés macrobenthiques distinctes de nature sableuse (A2.223 et A2.23) et apparaissent également fortement fréquentés par les Limicoles hivernants. En effet, contrairement aux autres secteurs de plages sableuses où les biomasses

Tableau 4.- Proies (espèces macrobenthiques) par ordre de préférence pour les principales espèces de Limicoles et communautés EUNIS où sont trouvées les proies : A1 « Substrat rocheux », A2.21 « Zone de dessiccation », A2.223 « Sables fins à moyens intertidaux à Amphipodes et *Scolecopsis spp* », communauté A2.23 « Sables fins intertidaux dominés par les Polychètes et Amphipodes » et communauté A2.24 « Sables envasés intertidaux dominés par les Polychètes et Bivalves ». Les données concernant les proies potentielles proviennent de la littérature : CRAMP & SIMMONS, 1983 ; LUCZAK *et al.*, 2001 ; DEL HOYO *et al.*, 1996 ; GEROUDET, 2008 - Preys (macrobenthic species) in order of preference for the main wintering species shorebirds and the EUNIS communities where the preys are found : A1 "Littoral rock", A2.21 "Strandline", A2.223 "Amphipods and *Scolecopsis spp.* in littoral medium-fine sand community", A2.23 "Polychaete/Amphipod-dominated fine sand shores community" and A2.24 "Polychaete/Bivalve-dominated muddy sand shores community". Data of potential preys provide from the literature: CRAMP & SIMMONS, 1983 ; LUCZAK *et al.*, 2001 ; DEL HOYO *et al.*, 1996 ; GEROUDET, 2008

Limicoles	Proies préférentielles	Communautés EUNIS
Bécasseau maubèche	<i>Macoma balthica</i>	A2.24, A2.23, A2.223
	<i>Cerastoderma edule</i>	A2.24, A2.23, A2.223
	<i>Peringia ulvae</i>	A2.24
	Amphipodes et Polychètes	A2.24, A2.23, A2.223
Bécasseau sanderling	<i>Scolecopsis squamata</i>	A2.223, A2.23
	Amphipodes et Isopodes	A2.223, A2.23, A2.24
	<i>Peringia ulvae</i>	A2.24
Bécasseau variable	<i>Hediste diversicolor</i>	A2.24
	<i>Nephtys spp</i>	A2.23, A2.223
	<i>Peringia ulvae</i>	A2.24
	<i>Macoma balthica</i> et <i>Cerastoderma edule</i> juvéniles	A2.24, A2.23
	Polychètes et Amphipodes	A2.24, A2.23, A2.223
Courlis cendré	<i>Hediste diversicolor</i>	A2.24
	<i>Arenicola marina</i>	A2.24, A2.23, A2.223
	<i>Nephtys spp</i>	A2.23, A2.223
	<i>Macoma balthica</i>	A2.24, A2.23
	<i>Cerastoderma edule</i>	A2.24
	<i>Carcinus maenas</i>	A2.24, A2.23
Grand Gravelot	Amphipodes et Isopodes	A2.223, A2.23, A2.24
	Polychètes (<i>Capitellidae</i> et <i>Sponidae</i>)	A2.223, A2.23, A2.24
	<i>Peringia ulvae</i>	A2.24
	<i>Macoma balthica</i>	A2.23, A2.24
Huîtrier pie	<i>Cerastoderma edule</i>	A2.24, A2.23, A2.223
	<i>Macoma balthica</i>	A2.24, A2.23, A2.223
	<i>Mytilus edulis</i>	A1
	<i>Hediste diversicolor</i>	A2.24
	<i>Nephtys spp</i>	A2.23, A2.223
	<i>Arenicola marina</i>	A2.24, A2.23, A2.223
	<i>Scolecopsis squamata</i>	A2.23, A2.223
Pluvier argenté	<i>Hediste diversicolor</i>	A2.24
	<i>Nephtys spp</i>	A2.23, A2.223
	<i>Arenicola marina</i>	A2.24, A2.23, A2.223
	<i>Macoma balthica</i>	A2.24, A2.23, A2.223
	<i>Cerastoderma edule</i>	A2.24, A2.23, A2.223
	<i>Peringia ulvae</i>	A2.24
Tournepie à collier	Crustacés (Amphipodes et crabes)	A1, A2.223, A2.23
	Balanes	A1
	Polychètes (<i>Eulalia viridis</i>)	A1
	<i>Mytilus edulis</i>	A1
	Insectes	A1, A2.21

en invertébrés benthiques restent relativement faibles au sein de la communauté des sables fins à Polychètes et Amphipodes (A2.23) qui est localisée en bas de plage, celles obtenues pour ces deux secteurs sont importantes (10,10 g/m² pour les plages d'Ecault à BERCK et 25,26 g/m² pour les plages de DUNKERQUE à la frontière belge ; tableau 2). Ce résultat s'explique par la présence de nombreux Mollusques Bivalves des espèces *Donax vittatus* et *Macoma balthica* (photos a et b) dans les échantillons, mais également observées en abondance sur le terrain (ROLET, observation personnelle) ; ces deux espèces procurent une ressource alimentaire énergétique importante pour les Limicoles (ZWARTS, 1996 ; VAN DE KAM *et al.*, 2004). Une particularité des plages d'Ecault à BERCK est leur localisation adjacente aux baies de Canche et d'Authie, sites les plus fréquentés du littoral ; elles servent de ce fait probablement de zone secondaire de nourrissage pour les oiseaux fréquentant ces deux estuaires, et même de zone majeure pour le Bécasseau sanderling connu pour apprécier ces plages extérieures aux estuaires (PRATER & DAVIES, 1978 ; FULLER, 1982).

La mise en perspective de l'ensemble des résultats permet d'identifier de potentiels secteurs à enjeu de conservation majeur le long du littoral de la région Nord - Pas-de-Calais. Les sites présentent ainsi des fonctionnalités d'accueil différentes (figure 4) :

- quatre sites accueillent un nombre important de Limicoles hivernants chaque année et tout au long de la période étudiée (1988-2013) : il s'agit des baies de Canche (S06CAMI2) et d'Authie (S06GROF1), des plages adjacentes à ces deux baies (S06TOUQ1) et des Hemmes de MARCK (S06MARC1) ; ces sites peuvent être qualifiés de « hot-spot » ;
- deux autres sites, les plages de Dunkerque à la frontière belge (S01LEFF1) et l'Avant-Port-Ouest de DUNKERQUE (S01DUNK2), apparaissent plus fréquentés lors de certains hivers très froids comme en 1996/1997 où le nombre de Limicoles présents, constitué majoritairement d'Huîtres pies, a été très important (15 145 Limicoles comptés sur les plages de DUNKERQUE à la frontière belge et 12 590 Limicoles à l'Avant-Port-Ouest de DUNKERQUE) ; ces sites peuvent être qualifiés de « zones de refuge » ;
- les autres sites du littoral présentent, quant à eux, un nombre de Limicoles moyen inférieur à 600 individus (nombre moyen d'individus par site sur toute la période) en période d'hivernage et des fluctuations inter-annuelles peu marquées ; ces sites peuvent être qualifiés de « secteurs secondaires ».

D'un point de vue spécifique, la répartition des Limicoles diffère également selon les secteurs.

Le Bécasseau variable, ayant une répartition homogène sur l'ensemble du littoral, présente cependant des effectifs plus importants dans certains sites qu'il fréquente préférentiellement : les deux estuaires (Canche et Authie) et les Hemmes de MARCK où est présente la communauté sablo-vaseuse caractérisée par des Polychètes et Bivalves (A2.24 selon la classification EUNIS). En effet, ce Limicole est connu pour consommer préférentiellement des Annélides Polychètes *Hediste diversicolor* et des Mollusques Bivalves de petite taille : coques *Cerastoderma edule* et macomes juvéniles *Macoma balthica*, ainsi que le gastéropode Hydrobie *Peringia ulvae* (CRAMP & SIMMONS, 1983 ; VANERMEN *et al.*, 2006 ; tableau 4), espèces caractéristiques de cette communauté. Sa présence sur le reste du littoral et notamment sur les plages sableuses est à relier à une seconde communauté macrobenthique où il retrouve ses proies secondaires (Polychètes et Amphipodes ; DIERSCHKE *et al.*, 1999) : la communauté des sables fins dominés par les Polychètes et Amphipodes (A2.23).

L'Huître pie présente une répartition similaire à celle du Bécasseau variable. Il domine également dans les deux estuaires du fait de la présence de la communauté sablo-vaseuse (A2.24) lui procurant ses ressources alimentaires favorites (coques et macomes) mais également sur le littoral dunkerquois (plages et Avant-Port-Ouest de DUNKERQUE) lorsque les conditions météorologiques sont défavorables en mer des Wadden (CAMPHUYSEN *et al.*, 1996) telles les grandes vagues de froid comme celle de 1997 où ce secteur a joué un rôle de « zone refuge » avec l'accueil de 41 264 Huîtres pies (31,2 % des effectifs nationaux ; MARZEC & LUCZAK, 2005). Après la mi-janvier 1997, LECLERCQ *et al.* (1999) rapportent un dénombrement de 83 770 oiseaux de BOULOGNE-SUR-MER à la frontière belge, dont 45 000 à l'est de DUNKERQUE (donc le secteur S01LEFF1) et 20 000 dans l'Avant-Port-Ouest de DUNKERQUE (S01DUNK2). A noter que cette



Bécasseau sanderling *Calidris alba* - Sanderling (© V. GAVÉRIAUX).



Bécasseau variable *Calidris alpina* - Dunlin (© T. TANCREZ).

espèce affectionne tout particulièrement le secteur de BOULOGNE-SUR-MER au cap Gris-Nez, notamment à cause de la présence de nombreux platiers rocheux où l'une de ses proies favorites est présente en grande abondance : la moule *Mytilus edulis* (GOSS-CUSTARD, 1996 ; CALDOW *et al.*, 2003 ; ROYCROFT *et al.*, 2004 ; tableau 4). La qualité de refuge du littoral Nord - Pas-de-Calais et plus particulièrement des secteurs du dunkerquois et des zones rocheuses entre BOULOGNE-SUR-MER et CALAIS, apparaît d'autant plus importante et cruciale dans la dynamique de l'espèce à l'échelle ouest-européenne que cette espèce subit ces dernières années une baisse de sa survie et de son succès reproducteur aux Pays-Bas (DURIEZ & TRIPLET, 2014). En effet, un déclin moyen de 9 % de la survie annuelle entraînant une réduction de moitié de l'espérance de vie des oiseaux a été constaté, d'où une diminution importante des hivernants avec une perte de près de 200 000 oiseaux à l'échelle européenne (DURIEZ & TRIPLET, 2014).

Le Tournepierre à collier affectionne également ce secteur à platiers rocheux (i.e. plages de BOULOGNE-SUR-MER au cap Gris-Nez) puisqu'il recherche ses proies au sein de cet habitat (tableau 4 ; CRAMP & SIMMONS, 1983 ; VANERMEN *et al.*, 2006 ; GODET, 2008). Sa présence au sein des zones portuaires de la région (BOULOGNE-SUR-MER, CALAIS et DUNKERQUE) est conditionnée par les nombreux substrats durs (digues...) lui procurant un lieu de stationnement (FULLER, 2003 ; VANERMEN *et al.*, 2006).

Le Courlis cendré fréquente préférentiellement les baies de Canche et d'Authie, affectionnant les espèces macrobenthiques de la communauté sablo-vaseuse (CRAMP & SIMMONS, 1983 ; A2.24 ; tableau 4). Deux espèces ont quant à elles une répartition hétérogène sur le littoral avec les stationnements les plus importants entre CALAIS et la frontière belge : il s'agit du Pluvier argenté et du Bécasseau maubèche. Affectionnant les Polychètes et les Mollusques de la communauté macrobenthique sablo-vaseuse (A2.24 ; tableau 4), le Pluvier argenté stationne préférentiellement aux Hemmes de MARCK. Ses effectifs importants sur les plages de DUNKERQUE à la frontière belge sont à relier aux stationnements observés dans ce secteur à la mi-janvier 1997 avec l'accueil de 400 individus lors de la vague de froid (MARZEC & LUCZAK, 2005).

Le Bécasseau maubèche, espèce molluscivore (QUAINTENNE *et al.*, 2013), devrait également fréquenter les sites où la communauté macrobenthique sablo-vaseuse est présente (tableau 4) ; or les effectifs les plus importants sont recensés sur la plage du Platier d'OYE. Ce site est dominé par deux communautés macrobenthiques à Amphipodes et Polychètes (i.e. A2.223 et A2.23 ; ROLET *et al.*, 2014), communautés ne correspondant pas *a priori* à ses préférences alimentaires. Cependant, dans ce secteur, le mollusque bivalve *Donax vittatus* a été recensé au sein de la communauté de bas de plage (A2.23 ; LUCZAK, observation personnelle) et pourrait de fait constituer une part non négligeable des ressources alimentaires pour ce Limicole, comme observé par STURBOIS *et al.* (2014) en baie de Saint-Brieuc. De plus, la présence de ce Limicole sur ce secteur est peut être due à la protection du site, classé en réserve naturelle nationale depuis 1987 (RNN du Platier d'Oye). BOCHER *et al.* (2012) énoncent dans leurs travaux que cette espèce se nourrit principalement dans les zones protégées (i.e. réserves naturelles), ces dernières conférant un habitat d'impact limité, voire préservé, des perturbations anthropiques et proposant un nombre de réservoirs plus important à proximité de leurs zones de nourrissage.

Quant au Bécasseau sanderling, connu pour consommer majoritairement des Amphipodes et des Polychètes dont *Scolecopsis squamata* (tableau 4) en suivant la ligne de rivage (SPEYBROECK *et al.*, 2006 ; VANERMEN *et al.*, 2009), il se localise préférentiellement sur les plages sableuses et en baie de Canche où se développe la communauté des sables fins à moyens intertidaux à Amphipodes et *Scolecopsis spp.* (A2.223 ; ROLET *et al.*, 2014). En effet, il a été démontré qu'une modification de la structure bio-sédimentaire de l'estuaire de la Canche aurait permis le développement de cette communauté macrobenthique (i.e. A2.223), mettant ainsi à disposition des ressources alimentaires importantes pour cette espèce de Limicole à tout moment du cycle de marée (HACQUEBART, 2003).

Le Grand Gravelot, présentant les effectifs les plus importants entre BERCK et CALAIS, affectionne le même type de proies (Polychètes et Amphipodes) que le Bécasseau sanderling (tableau 4). De ce fait, on le retrouve surtout en baie de Canche et sur les grandes plages sableuses telles que celles de CALAIS à SANGATTE, de BOULOGNE-SUR-MER au cap Gris-Nez et sur les plages

adjacentes aux deux estuaires où il se nourrit à proximité ou au niveau du haut de plage (i.e. communautés A2.21 et A2.223 ; SMIT & WOLFF, 1981 ; VANERMEN *et al.*, 2006).

La répartition spécifique des Limicoles sur les différents sites du littoral Nord - Pas-de-Calais apparaît ainsi fortement influencée par la présence des différentes communautés benthiques et conditionnée par leurs préférences alimentaires. De ce fait, à cette échelle spatiale, les Limicoles occupent préférentiellement les zones où ils trouvent leurs proies favorites en quantité suffisante pour subvenir à leurs besoins énergétiques.

Conclusion

Bien que le littoral du Nord - Pas-de-Calais ne fasse pas partie des zones de stationnements majeures des Limicoles hivernants en France, six sites apparaissent cependant très importants en termes d'accueil et de zones d'alimentation pour les Limicoles en hivernage.

Quatre sites, qualifiés de « hot-spot », accueillent des effectifs importants quelle que soit l'année et présentent des ressources alimentaires importantes : les baies de Canche et d'Authie, les plages qui leur sont adjacentes et celle des Hemmes de MARCK.

Les deux autres sites (i.e. les plages de DUNKERQUE à la frontière belge et l'Avant-Port-Ouest de DUNKERQUE), ayant des ressources alimentaires élevées et montrant des pics d'abondance exceptionnels certaines années, peuvent être considérés comme des « zones de refuge ».

De ce fait, il convient de continuer et d'améliorer la gestion et la préservation de ces deux sites qui, bien que paraissant *a priori* d'intérêt ornithologique mineur à une échelle internationale, jouent un rôle très important en cas d'événement climatique exceptionnel à une échelle régionale et même nord-ouest européenne.

Il faut également signaler qu'un des sites « hot-spot » : la plage des Hemmes de MARCK est fortement menacée par la construction de nouvelles infrastructures dans le cadre du projet CALAIS 2015. En effet, des changements bio-sédimentaires de la plage pourraient se produire avec une diminution, voire une disparition, de la communauté des sables envasés à Polychètes et Bivalves (A2.24), communauté où se trouvent les proies préférentielles de la majorité des Limicoles.

Ce changement, conjecturé par RICHARD *et al.* (1980) lors de l'extension du port de CALAIS avec la construction de la digue Est en 1984, a rapidement été observé avec une diminution de 56 % de la surface de la communauté sablo-vaseuse (ROLET *et al.*, 2015).

Des mesures de conservation et de protection apparaissent donc primordiales pour maintenir la forte valeur patrimoniale à la fois de ce site d'intérêt ornithologique majeur à l'échelle régionale, mais également pour les deux estuaires picards.

Remerciements

Cette étude a été réalisée dans le cadre du projet MACROFONE financé par la région Nord - Pas-de-Calais et la Fondation pour la recherche sur la biodiversité (FRB). Les auteurs tiennent à remercier le Groupe ornithologique et naturaliste du Nord - Pas-de-Calais (GON) et tous les ornithologues de la région qui ont effectué de 1988 à nos jours les dénombrements de Limicoles à la mi-janvier.

Bibliographie

- BOCHER, P., QUANTENNE, G., DELAPORTE, P., GOULEVENT, C., DECEUNINK, B., CAILLOT, E., 2012. Distribution, phenology and long term trend of Red knots *Calidris canutus* wintering or staging in France. *Wader Study Group Bulletin* 119 : 17-25
- CALDOW, R.W.G., BEADMAN, H.A., S. MCGRORTY, M.J.K., GOSS-CUSTARD, J.D., MOULD, K., WILSON, A., 2003. Effects of intertidal mussel cultivation on bird assemblages. *Marine Ecology Progress Series* 259 : 173-183.
- CAMPHUYSEN, C.J., ENS, B.J., HEG, D., HULSCHER, J.B., MEER, J.V.D., SMIT, C.J., 1996. Oystercatcher *Haematopus ostralegus* winter mortality in The Netherlands: the effect of severe weather and food supply. *Ardea* 84 : 469-492.
- CONNOR, D.W., ALLEN, J.H., GOLDING, N., HOWELL, K.L., LIEBERKNECHT, L.M., NORTHEN, K.O., REKER, J.B., 2004. *Marine Habitat Classification for Britain and Ireland Version 04.05*, JNCC, Peterborough. 93 p.
- CRAMP, S., SIMMONS, K.E.L., 1983. *The birds of the Western Palearctic, vol. III, Waders to Gulls*. Oxford University Press, Oxford. 913 p.
- DAVIES, C.E., MOSS, D., HILL, M.O., 2004. EUNIS classification revised 2004, *In Report to the European Topic Centre on*

- Nature Protection and Biodiversity. E.E. Agency, Copenhagen. 307 p.
- DECEUNINK, B., MAHEO, R., 2000. *Synthèse des dénombrements et analyse des tendances de limicoles hivernant en France 1978-1999*. LPO - Wetlands International.
- DELANY, S., SCOTT, D., DODMAN, T., STROUD, D.A., 2009. *An atlas of Waders Populations in Africa and Western Eurasia*. Wetlands International, Wageningen. 521 p.
- DEL HOYO, J., ELLIOTT, A., SARGATAL, J., 1996. *Handbook of the birds of the world. Vol. 3 Hoatzin to Auks*, Lynx, Barcelona. 752 p.
- DEVOS, K., 2008. *Numbers and population trends of waders along the Belgian North Sea coast*, In *The European Non-Estuarine Coastal Waterbird Survey*. eds N.H.K. Burton, M.M. Rehfisch, D.A. Stroud, C.J. Spray. International Wader Study Group 18, Thetford UK : 5-11.
- DEWARUMEZ, J.M., DEBOUDT, P., DESROY, N., MEUR-FÉREC, C., 2002. *Patrimoine, particularités et richesse patrimoniale de la Côte d'Opale, In Gestion intégrée des zones côtières: outils et perspectives pour la préservation du patrimoine naturel*. ed. J.C. Dauvin. Patrimoines Naturels, Paris : 215-223.
- DIERSCHKE, V., KUBE, J., PROBST, S., BRENNING, U., 1999. Feeding ecology of dunlins *Calidris alpina* staging in the southern Baltic Sea, 1. Habitat use and food selection. *Journal of Sea Research* 42, 49-64.
- DURIEZ, O. & TRIPLET, P., 2014. Changement d'habitat et dynamique de l'Huitrier pie *Haematopus ostralegus*. *Ornithos* 21 : 265-274.
- FLAMANT, N., BENHINI, C., SUEUR, F., TRIPLET, P., 2005. Effets des dérangements sur les oiseaux d'eau en période estivale dans la Réserve Naturelle de la Baie de Somme. *Aves* 42 : 23-32.
- FULLER, R.J., 1982. *Bird Habitats in Britain*. T & AD Poyser, London. 352 p.
- FULLER, R.A., 2003. Factors influencing foraging decisions in ruddy turnstones *Arenaria interpres*. Thesis of Durham University, Durham. 184 p.
- GEROUDET, P., 2008. *Limicoles, gangas et pigeons d'Europe*. Delachaux et Nieslé, Paris. 607 p.
- GODET, L., 2008. L'évaluation des besoins de conservation d'un patrimoine naturel littoral marin: L'exemple des estrans meubles de l'archipel de Causey. Thèse de Doctorat du Muséum national d'Histoire Naturelle, Dinard. 473 p.
- GODET, L., FOURNIER, J., TOUPOINT, N., OLIVIER, F., 2009. Mapping and monitoring intertidal benthic habitats: a review of techniques and a proposal for a new visual methodology for the European coasts. *Progress in Physical Geography* 33 : 378-402.
- GOSS-CUSTARD, J.D., 1996. *The Oystercatcher: From individuals to populations*. Oxford University Press, Oxford. 442 p.
- GOSS-CUSTARD, J.D., STILLMAN, R.A., WEST, A.D., CALDOW, R.W.G., MCGRORTY, S., 2002. Carrying capacity in overwintering migratory birds. *Biological Conservation* 105 : 27-41.
- GOSS-CUSTARD, J.D., 2012. *Définir et utiliser la capacité d'accueil des oiseaux migrants en dehors de la période de reproduction*, In *Manuel d'étude et de gestion des oiseaux et de leurs habitats en zones côtières*. Forum des Marais Atlantiques et Aesturia : 545-560.
- HACQUEBART, P., 2003. Evolution à long terme des peuplements macrozoobenthiques de l'estuaire de la Canche (1973-2000). Rapport de DEA Université du Littoral Côte d'Opale, Wimereux. 30 p.
- ICES, 1986. Fifth report on the benthos ecology working group. ICES, Ostende, 12-15 may, CM, L. 33 p.
- LECLERCQ, J.A., FLOHART, G., CAMBERLAIN, P., SELOSSE, N., DANSETTE, E., CAPPE, E., 1999. Liste systématique. *Skuja* : 11-61.
- LEGENDRE, P., LEGENDRE, L., 2012. *Numerical Ecology, Third English edition*. Elsevier, Amsterdam. 990 p.
- LE MAO, P., PASCO, P.-Y., PROVOST, S., 2006. Consommation de la macro-faune invertébrée benthique par les oiseaux d'eau en baie du Mont-Saint-Michel. *Alauda* 74, 23-26.
- LUCZAK, C., MARZEC, L., HACQUEBART, P., 2001. *Evolution spatio-temporelle du macrozoobenthos en Baie de Canche. Relation avec l'avifaune à basse mer*. CNRS/GDEAM, 88 p.
- MAHÉO, R., LE DRÉAN-QUÉNEC'HDU, S., 2013. Limicoles séjournant en France (littoral). *Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage*, 49 p.
- MARZEC, L., LUCZAK, C., 2005. Statut des limicoles hivernant sur le littoral Nord - Pas-de-Calais (1988-2003). *Aves* 42 : 57-67.
- MCLACHLAN, A., BROWN, A., 2006. *The Ecology of Sandy Shores, Second edition*. Elsevier, Burlington, MA, USA. 373 p.
- MCLUSKY, D.S., ELLIOTT, M., 2004. *The Estuarine Ecosystem. Ecology, Threats and Management, Third edition*. Oxford University Press, Oxford. 214 p.
- MOREIRA, F., 1997. The importance of shorebirds to energy fluxes in a food web of a South European estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44 : 67-78.
- NEWTON, I., BROCKIE, K., 1998. *Population limitation in birds*. Academic Press, London. 597 p.

- PIERSMA, T., 1990. Pre-migratory 'fattening' usually involves more than the deposition of fat alone. *Ringing and migration* 11: 113-115.
- PIERSMA, T., DE GOEIJ, P., TULP, I., 1993. An evaluation of intertidal feeding habitats from a shorebird perspective: Towards relevant comparisons between temperate and tropical mudflats. *Netherlands Journal of Sea Research* 31 : 503-512.
- PONSERO, A., LE MAO, P., 2011. Estimation de la consommation de la macrofaune invertébrée benthique par les oiseaux d'eau en Baie de Saint-Brieuc (France). *Revue Ecologie (Terre et Vie)* 66 : 383-397.
- PONSERO, A., LE MAO, P., HACQUEBART, P., JAFFRE, M., GODET, L., 2012. Quantifier les besoins énergétiques des limicoles. In *Manuel d'étude et de gestion des oiseaux et de leurs habitats en zones côtières*. Forum des Marais Atlantiques et Aesturia : 311-320.
- PRATER, A.J., DAVIES, M., 1978. Wintering Sanderlings in Britain. *Bird study* 25 : 33-38.
- PRATER, A.J., 1981. *Estuary Birds of Britain and Ireland*. T & AD Poyser, London. 456 p.
- QUAINTENNE, G., BOCHER, P., PONSERO, A., CAILLOT, E., FEUNTEUN, E., 2013. Contrasting benthos communities and prey selection by Red Knot *Calidris canutus* in three nearby bays of the Channel coast. *Ardea* 101, 81-87.
- RICHARD, A., SOUPLLET, A., DEWARUMEZ, J.M., CHAMLEY, H. COLBEAUX, J.P., 1980. Étude préalable à l'extension portuaire de Calais (bionomie – sédimentologie). Université des Sciences et Technologies de Lille, rapport de contrat 1980-015. 35 p.
- ROLET, C., SPILMONT, N., DEWARUMEZ, J.M., LUCZAK, C., 2014. Cartographie des communautés benthiques intertidales des substrats meubles de la région Nord – Pas-de-Calais. Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences UMR CNRS LOG 8187, Wimereux. 33 pp + 2 cartes.
- ROLET, C., SPILMONT, N., DEWARUMEZ, J.M., LUCZAK, C., 2015. Linking macrobenthic communities structure and zonation patterns on sandy shores: mapping tool toward management and conservation perspectives in Northern France. *Continental Shelf Research*. <http://dx.doi.org/10.1016/j.csr.2015.03.002>.
- ROLET, C., SPILMONT, N., DAVOULT, D., GOBERVILLE, E., LUCZAK, C., 2015. Anthropogenic impact on macrobenthic communities and consequences for shorebirds in Northern France: a complex response. *Biological Conservation* 184 : 396-404.
- ROYCROFT, D., KELLY, T.C., LEWIS, L.J., 2004. Birds, seals and the suspension culture of mussels in Bantry Bay, a non-seaduck area in Southwest Ireland. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 61 : 703-712.
- SCHLACHER, T.A., NIELSEN, T., WESTON, M.A., 2013. Human recreation alters behaviour profiles of non-breeding birds on open-coast sandy shores. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 118 : 31-42.
- SMIT, C.J., WOLFF, W.J., 1981. Birds of the Wadden Sea: final report of the section «birds» of the Wadden Sea Working Group. A.A. Balkema, Rotterdam. 308 p.
- SMIT, C. J., PIERSMA, T., 1989. Numbers, midwinter distribution and migration of wader populations using the East Atlantic flyway. In H. BOYD & J. Y. PIROT: *Flyways and Reserve Networks for waterbirds*. IWRB Special Publication, Slimbridge: 24-63.
- SPEYBROECK, J., BONTE, D., COURTENS, W., GHESKIERE, T., GROOTAERT, P., MAELFAIT, J.-P., MATHYS, M., PROVOOST, S., SABBE, K., STIENEN, E.W.M., VAN LANCKER, V., VINCX, M., DEGRAER, S., 2006. Beach nourishment: an ecologically sound coastal defence alternative? A review. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 16.
- STURBOIS, A., PONSERO, A., DESROY, N., LE MAO, P., FOURNIER, J., 2014. Exploitation of intertidal feeding resources by the Red knot *Calidris canutus* under megatidal conditions (Bay of Saint-Brieuc, France). *Journal of Sea Research* (sous presse).
- SUEUR, F., DESPREZ, M., FAGOFT, C., TRIPLET, P., 2003. La baie de Somme : un site sous-exploité par les oiseaux d'eau. *Alauda* 71 : 49-58.
- VANERMEN, N., DE MEULENAER, B., STIENEN, E.W.M., 2006. *Literature study: shorebirds and their abiotic environment. Relation between shoal morphology and shorebirds in the Westerschelde estuary*. INBO, Brussels. 63 p.
- VANERMEN, N., STIENEN, E.W.M., MEULENAER, B.D., GINDERDEUREN, K.V., DEGRAER, S., 2009. Low dietary importance of polychaetes in opportunistic feeding Sanderlings *Calidris alba* on Belgian beaches. *Ardea* 97, 81-87.
- VAN DE KAM, J., ENS, B.J., PIERSMA, T., ZWARTS, L., 2004. Shorebirds. An illustrated behavioural ecology. KNNV, Utrecht. 368 p.
- VAN GILS, J.A., SPAANS, B., DEKINGA, A., PIERSMA, T., 2006. Foraging in a tidally structured environment by Red Knots (*Calidris canutus*): Ideal, but not free. *ECOLOGY* 87 : 1189-1202.
- ZWARTS, L., 1996. *Waders and their food supply*. RIZA Report Van Zee Tot Land 60, Lelystad. 386 p.

Sites internet

- MARTÍN, B., DELGADO, S., CRUZ, A.D.L., TIRADO, S., FERRER, M., 2014. Effects of human presence on the long-term

trends of migrant and resident shorebirds: evidence of local population declines. *Animal Conservation*. <http://dx.doi.org/10.1111/acv.12139> [consulté le 01/12/14].

OBSERVATOIRE DE LA BIODIVERSITÉ, 2011. Milieux marins et littoraux: occupation et artificialisation du sol en fonction de la distance à la mer. Fiche indicateur de biodiversité Régional. <http://www.observatoire-biodiversite-npdc.fr/fichiers/documents/fiches/2011/occupation-et-artificialisation-du-sol-en-fonction-de-la-distance-de-la-mer.pdf> [consulté le 05/03/15].

Céline ROLET

Université Lille Nord de France - Université Lille 1, Station Marine, Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences – UMR 8187 LOG, 28 avenue Foch, BP80, F-62930 Wimereux, France - CNRS, UMR 8187 LOG, Station Marine, 28 avenue Foch, BP80, F-62930 Wimereux, France.
celine.rolet@univ-lille1.fr - Téléphone : +03321992942

Nicolas SPILMONT

Université Lille Nord de France - Université Lille 1, Station Marine, Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences – UMR 8187 LOG, 28 avenue Foch, BP80, F-62930 Wimereux, France - CNRS, UMR 8187 LOG, Station Marine, 28 avenue Foch, BP80, F-62930 Wimereux, France
Environmental Futures Centre and School of Environment, Griffith University, Gold Coast Campus, QLD 4222, Australia.

Alain WARD

Conservatoire faunistique régional (CFR), 152 boulevard de Paris, F-62190 Lillers, France.

Christophe LUCZAK

Université Lille Nord de France - CNRS, UMR 8187 LOG, Station Marine, 28 avenue Foch, BP80, F-62930 Wimereux, France - Conservatoire faunistique régional (CFR), 152 boulevard de Paris, F-62190 Lillers, France - Université d'Artois, ESPE, Centre de Gravelines, 40 rue V. Hugo - BP 129, F-59820 Gravelines, France.

Manuscrit reçu le 26/02/15, accepté le 09/03/15



Turnepierre à collier *Arenaria interpres* - Ruddy turnstone (© V. GAVÉRIAUX).

Lexique

- **Estran ou zone intertidale** : l'estran ou zone intertidale correspond à la partie du littoral située entre les limites des plus hautes et des plus basses marées. Cette zone est donc inondée à marée haute et découverte à marée basse ; elle est constituée des plages et estuaires.
- **Zone subtidale** : la zone subtidale correspond à la zone en permanence immergée.
- **Invertébrés benthiques** : les invertébrés benthiques, appelés également macrofaune benthique ou macrozoobenthos, correspondent aux animaux supérieurs à 1 mm et vivant en relation permanente avec le sédiment (vase, sable,...) à l'état adulte. Ils constituent une part importante des espèces peuplant les plages et estuaires, tant en quantité qu'en diversité. Ces espèces animales (vers, mollusques, crabes, crevettes, etc...) sont en grande partie sédentaires.
- **Communautés macrobenthiques** : Une communauté macrobenthique correspond à un ensemble d'espèces benthiques interagissant entre elles et avec leur environnement
- **Ecart-type** : l'écart-type (appelé Standard Deviation en Anglais et noté SD) est une mesure de la dispersion des données autour de la moyenne. Il correspond aux écarts par rapport à la moyenne.



Huîtrier pie *Haematopus ostralegus* - Oystercatcher (© V. GAVÉRIAUX).

**VI – Publication 2 : Capacité d'accueil du littoral Nord – Pas-de-Calais
pour les limicoles en hiver**

**Capacité d'accueil du littoral Nord - Pas-de-Calais pour les limicoles en
hiver**

Céline Rolet, Nicolas Spilmont, Alain Ward & Christophe Luczak

Alauda, en préparation

Abstract: The carrying capacity for wintering shorebirds was evaluated in January on the whole Nord – Pas-de-Calais (France) coastline (including both beaches and estuaries) on the basis of a comparison between the available benthic biomass and the estimated energy required for shorebirds. The benthic consumption was estimated at the regional, local (i.e. sites) and macrobenthic community scales. At the regional scale, the Oystercatcher was the main consumer with 4.76 tons of benthic macrofauna consumed, followed by the Curlew (0.89 tonnes), the Dunlin (0.81 tons) and the Sanderling (0.53 tonnes). However, only 0.9% of the available benthic biomass was consumed by wintering shorebirds in January and consumption ranged from 0.2% to 4.3% of the overall biomass, depending on the study site. These results suggested that beaches and estuaries of the Nord – Pas-de-Calais coastline were under-used by wintering shorebirds and the maximum carrying capacity of this area was far from being reached in January. Indeed, the consumption of benthic macrofauna by wintering shorebirds on the different study sites appeared very low, even though the number of macrozoobenthic preys were overestimated since neither the area really accessible to shorebirds nor the proportion of the macrobenthos actually accessible to shorebirds were taken into account in our study. Therefore, a question remained unanswered: Why this coastline, both rich in food resources and located between large staging and feeding areas does not receive more wintering shorebirds?

Keywords: Wintering shorebirds, benthic macrofauna, consumption, carrying capacity, beaches, estuaries, Nord – Pas-de-Calais coastline

Mots-clés : Limicoles hivernants, macrofaune benthique, consommation, capacité d'accueil, plages, estuaires, littoral Nord – Pas-de-Calais.

Introduction

La distribution spatiale des limicoles sur les zones intertidales est influencée par divers facteurs tels que la compétition pour l'espace et les ressources (Triplet et al., 1999 ; Goss-Custard et al., 2006), les perturbations anthropiques (Stillman et Goss-Custard, 2002 ; Schlacher et al., 2013 ; Martin et al., 2014), l'existence de sites de repos (Burton et al., 1996 ; Dias et al., 2006 ; Van Gils et al., 2006) et la superficie intertidale réellement accessible pour s'alimenter (Godet, 2008 ; Ponsero et al., 2012). Toutefois, de nombreuses études ont montré que le premier facteur régissant la distribution spatiale de ces limicoles est la répartition de leur ressource alimentaire composée d'invertébrés benthiques (McLusky et Elliott, 2004), notamment lors des périodes d'hivernage et des haltes migratoires pré et post-nuptiales (Piersma et al., 1993). Durant ces périodes, la répartition, l'abondance et la diversité des limicoles dépendent étroitement de la biomasse disponible en invertébrés benthiques (Moreira, 1997 ; Newton, 1998), qui se doit d'être suffisante afin de subvenir à leurs besoins énergétiques (Ponsero et Le Mao, 2011). La connaissance des communautés benthiques des zones intertidales (environnement sédimentaire, espèces caractéristiques de la macrofaune, densités, biomasses et distribution spatiale) apparaît de ce fait nécessaire pour : (1) caractériser dans l'espace les relations trophiques « macrofaune (proies)/limicoles (prédateurs) » et (2) estimer la capacité d'accueil d'un site, qui correspond au nombre maximal d'oiseaux qu'une zone particulière peut théoriquement accueillir à une période donnée de l'année en termes de ressources alimentaires (Goss-Custard et al., 2002 ; Goss-Custard, 2012). La capacité d'accueil d'un site peut ainsi être abordée sur la base d'une comparaison entre la biomasse benthique disponible (biomasse des proies consommables) et l'estimation des besoins énergétiques des limicoles présents sur ce site (Degre, 2006 ; Ponsero et Le Mao, 2011).

Le littoral de la région Nord – Pas-de-Calais, situé sur la voie de migration Est-Atlantique (East Atlantic flyway ; Smit et Piersma, 1989) et entre de grandes zones de stationnement et d'hivernage (baie de Somme, baie de Seine et baie du Mont-Saint-Michel au sud et estuaire de l'Escaut et mer des Wadden au nord), est composé de vastes étendues sableuses qui lui confère un certain potentiel d'accueil pour les oiseaux limicoles en période d'hivernage et de migration, mais également un secteur de refuge en cas de conditions météorologiques défavorables (Camphuysen et al., 1996 ; Marzec et

Luczak, 2005 ; Rolet et al., 2014b). Bien que le littoral régional ne fasse pas partie des grandes zones de stationnement privilégiées des limicoles hivernants à l'échelle nationale, Marzec et Luczak (2005) puis Rolet et al. (2014b) ont cependant démontré que plusieurs secteurs apparaissent importants pour l'accueil des limicoles hivernants. Quatre sites, qualifiés de « hot-spot » à l'échelle régionale, accueillent régulièrement des effectifs importants de plusieurs espèces en période d'hivernage : les baies de Canche et d'Authie, les plages adjacentes à ces deux estuaires et le secteur des Hemmes de Marck. Deux zones « refuge », l'Avant-Port-Ouest de Dunkerque et les plages du littoral dunkerquois, accueillent également des effectifs importants mais uniquement lors de certaines années en cas d'hivers rigoureux (i.e. 1996/1997 ; Marzec et Luczak, 2005 ; Rolet et al., 2014b).

Bien que de nombreuses études aient déjà été réalisées pour quantifier les besoins énergétiques des limicoles, évaluer les ressources alimentaires disponibles (macrozoobenthos) et donc estimer la capacité d'accueil, elles ont toujours été réalisées à l'échelle d'un site : mer des Wadden (Scheiffarth et Nehls, 1997), baie de Somme (Sueur et al., 2003), baie du Mont-Saint-Michel (Le Mao et al., 2006 ; Arbach Leloup et al., 2007) et baie de Saint-Brieuc (Ponsero et Le Mao, 2011). À notre connaissance, il n'existe pas d'études menées à des échelles spatiales plus grandes.

Partant de ce constat, plusieurs questions émergent : quelle est la capacité d'accueil potentielle du littoral de la région Nord – Pas-de-Calais en période hivernale pour les limicoles ? Les ressources alimentaires des estrans sableux sont-elles sous ou surexploitées par les limicoles hivernants ? Pour apporter des éléments de réponse à ces questions, les objectifs de cette étude sont donc :

(1) de quantifier les besoins énergétiques des limicoles hivernants en janvier sur le littoral de la région Nord – Pas-de-Calais.

(2) d'évaluer la fraction de macrofaune benthique consommée pour chacun des sites mais également pour chacune des communautés macrozoobenthiques présentes à l'échelle régionale, afin d'estimer la capacité d'accueil théorique du littoral régional en hiver (janvier) pour les limicoles hivernants.

Matériels et Méthodes

Site d'étude

Le littoral Nord – Pas-de-Calais s'étend sur 120 km de côtes depuis Bray-Dunes (frontière belge) jusqu'à la baie d'Authie. Les estrans sont majoritairement constitués de zones sableuses avec la présence de quelques platiers rocheux et deux principaux estuaires, dits de « type picard », situés au sud de la région : la baie de Canche et la baie d'Authie. Le littoral est fortement urbanisé (Dewarumez et al., 2002) et impacté par les activités principalement récréatives qui s'y développent et par la présence de trois grandes agglomérations portuaires : Dunkerque (industries et transport de fret), Calais (transport de passagers) et Boulogne-sur-Mer (pêche). Des Zones de Protection Spéciale (ZPS) ont été créées en application de la Directive Européenne Oiseaux (79/409/CE) relative à la conservation des oiseaux sauvages. La détermination des sites s'appuie sur l'inventaire scientifique des ZICO (Zones Importantes pour la Conservation des Oiseaux ; réseau international des sites naturels pour la reproduction, l'alimentation et/ou la migration des oiseaux). A l'échelle régionale, quatre sites sont classés en ZPS : le Banc des Flandres, le Cap Gris-Nez, l'estuaire de la Canche et le Platier d'Oye. Parmi ces quatre sites, deux sont également classés en Réserve Nationale Naturelle : la Baie de Canche (505 ha) et le Platier d'Oye (391 ha). D'autres sites sont classés Sites d'Intérêt Communautaire (SIC) en application de la Directive Habitats Faune-Flore (92/43/CE ; Figure 1).

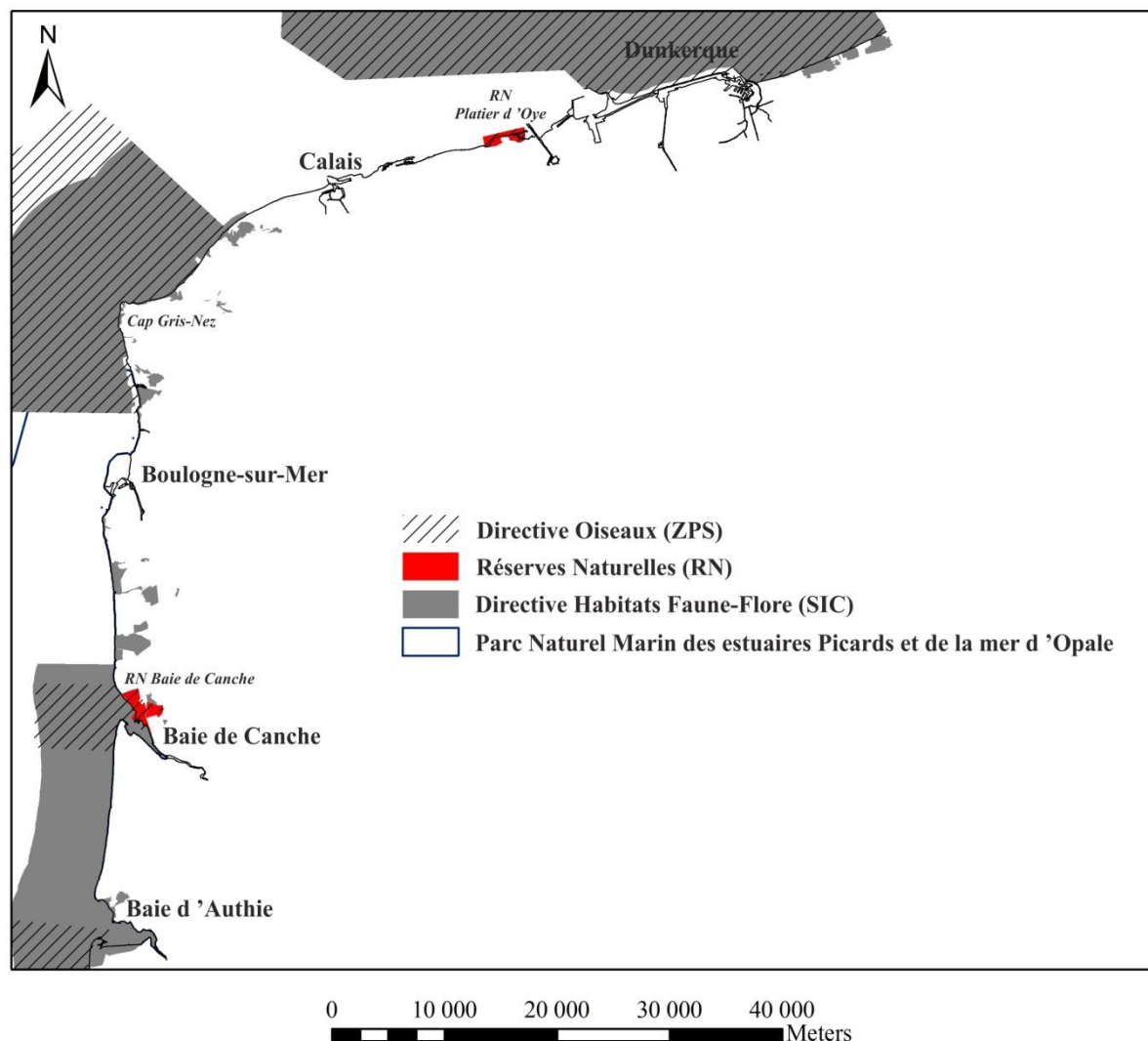


Figure 1 : Le littoral Nord – Pas-de-Calais : Principales villes, baies et localisation des Réserves Naturelles (RN), des zones protégées par la Directive Oiseaux (Zone de Protection Spéciale ZPS), des zones protégées par la Directive Habitats Faune-Flore (Site d'Intérêt Communautaire SIC) et délimitation du Parc Naturel Marin des Estuaires Picards et de la mer d'Opale - Map of the Nord – Pas-de-Calais coastline showing the main cities, estuaries and the location of Natural Reserves (RN), protected areas by the Bird Directive (ZPS), protected areas by the Fauna and Flora Habitat Directive (SIC) and delimitation of the Marine Natural Park « des Estuaires Picards et de la mer d'Opale ».

Les communautés macrozoobenthiques du littoral Nord – Pas-de-Calais

Les communautés macrozoobenthiques ont été déterminées et cartographiées (Rolet et al., 2014a ; Rolet et al., 2015b) à partir de l'échantillonnage de 358 stations de substrats meubles, réparties régulièrement sur les plages et estuaires de l'ensemble du littoral Nord - Pas-de-Calais (depuis la frontière belge jusqu'à la baie d'Authie incluse). Les prélèvements ont été réalisés entre 1998 et 2012, principalement en fin d'hiver-début de printemps, et un total de 205 stations a été échantillonné sur les

plages, 75 en baie de Canche et 78 en baie d'Authie. A chaque station, la macrofaune a été prélevée (3 réplicats) à l'aide d'un carottier d'une surface de 1/40ème de m² sur une profondeur de 30 cm. L'échantillon a ensuite été tamisé sur mailles carrées de 1 mm, étiqueté puis fixé au formol salé à 10% en attendant son analyse au laboratoire. Un prélèvement supplémentaire a également été réalisé pour des analyses granulométriques. La macrofaune a été triée au laboratoire et les individus récoltés ont été identifiés jusqu'à l'espèce à chaque fois que cela a été possible. La biomasse, exprimée en g/m², a ensuite été calculée par la méthode du poids sec libre de cendres (AFDW) (ICES, 1986).

Sept communautés macrobenthiques ont pu être définies grâce aux analyses statistiques (Rolet et al., 2014a ; Rolet et al., 2015b) couplées à la méthode DFO (Direct Field Observation ; Godet et al., 2009), puis caractérisées et décrites selon la classification d'habitats EUNIS (Niveaux 4 et 5 : Connor et al., 2004 ; Davies et al., 2004) et enfin cartographiées sur fonds de photographies aériennes (© Ortho Littorale 2000) à l'échelle du littoral Nord – Pas-de-Calais (voir détails dans Rolet et al., 2014a ; Rolet et al., 2015b). Ces sept communautés sont (Figure 2) :

- (1) La zone de dessiccation ou zone de sable sec (A2.21) couvrant 4,08 km².
- (2) La communauté des sables fins à moyens intertidaux à Amphipodes et *Scolelepis spp.* (A2.223) couvrant 30,5 km² de zone intertidale.
- (3) La communauté des sables fins intertidaux dominés par les Polychètes et Amphipodes (A2.23) couvrant 56 km² de zone intertidale.
- (4) La communauté des sables envasés intertidaux dominés par les Polychètes et Bivalves (A2.24) représentant 10,5 km² de la zone intertidale.

Trois sous-communautés (au niveau 5 de la classification EUNIS) de la communauté des sables envasés (A2.24) sont également mises en évidence :

- (5) La communauté des sables envasés intertidaux à *Cerastoderma edule* et Polychètes (A2.242 ; 1,1 km²).
- (6) La communauté des sables envasés intertidaux à *Bathyporeia pilosa* et *Corophium arenarium* (A2.244) représentant 0,3 km².

(7) La communauté des sables intertidaux à *Lanice conchilega* (A2.245) couvrant 0,85 km².

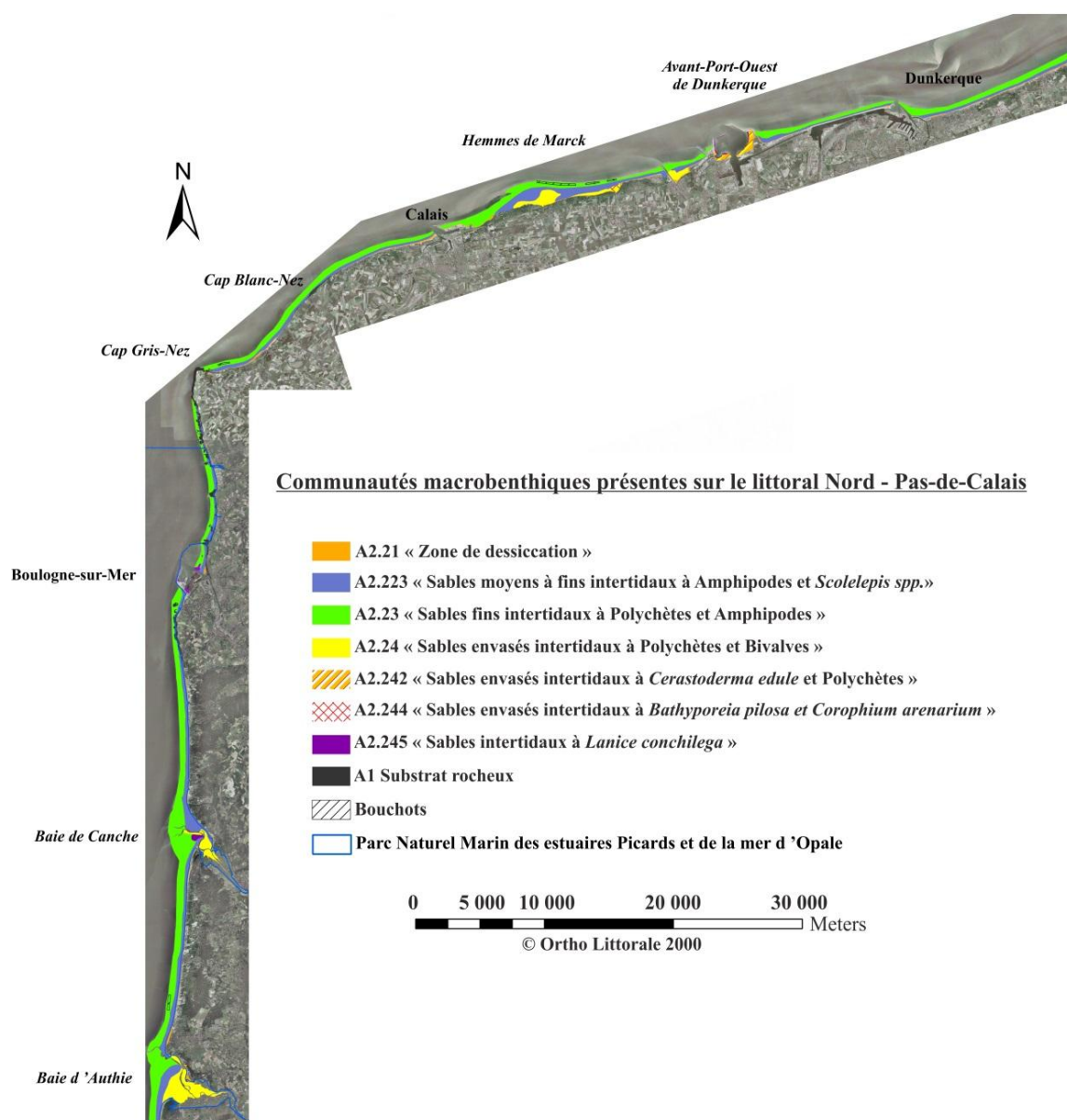


Figure 2 : Cartographie des communautés macrobenthiques des substrats meubles de la région Nord – Pas-de-Calais (de la frontière belge à la baie d’Authie) selon la classification d’habitats EUNIS. Le Parc Naturel Marin des Estuaires Picards et de la mer d’Opale est signalé par le trait bleu et s’étend vers le large (modifié de Rolet et al., 2015b) - Map of the macrobenthic communities of the sandy shores along the Nord – Pas-de-Calais coastline (from the Belgian border to the Authie estuary) according to the EUNIS habitat classification. The Marine Protected Area is bounded by the blue line and extends seaward (modified from Rolet et al., 2015b).

Les recensements des limicoles

Depuis les années 1970, les recensements des limicoles sont coordonnés à la mi-janvier par le Groupe Ornithologique et Naturaliste du Nord – Pas-de-Calais (GON) dans le cadre du Wetlands International Census (ex-BIROE). Les dénombrements ont lieu sur 27 sites du littoral Nord – Pas-de-Calais mais seuls 19 sites sont localisés en zone intertidale. Les données utilisées couvrent la période 1988-2013, soit 26 ans, et seulement 12 sites ont été retenus dans le cadre de cette étude, sites pour lesquels nous disposions à la fois de recensements réguliers et de données de biomasse macrobenthique (Figure 3). Trois espèces de limicoles n'ont pas été prises en compte dans les analyses : (1) l'Avocette élégante (*Recurvirostra avosetta*) du fait, d'une part, d'effectifs très réduits (Mahéo et al., 2007 ; 0,01% des abondances moyennes à l'échelle régionale) et, d'autre part, de son mode d'alimentation de type « filtreur » ; (2) le Bécasseau violet (*Calidris maritima*) et (3) le Tournepiere à collier (*Arenaria interpres*), les deux se nourrissant principalement sur substrats rocheux (Vanermen et al., 2006 ; Godet, 2008).

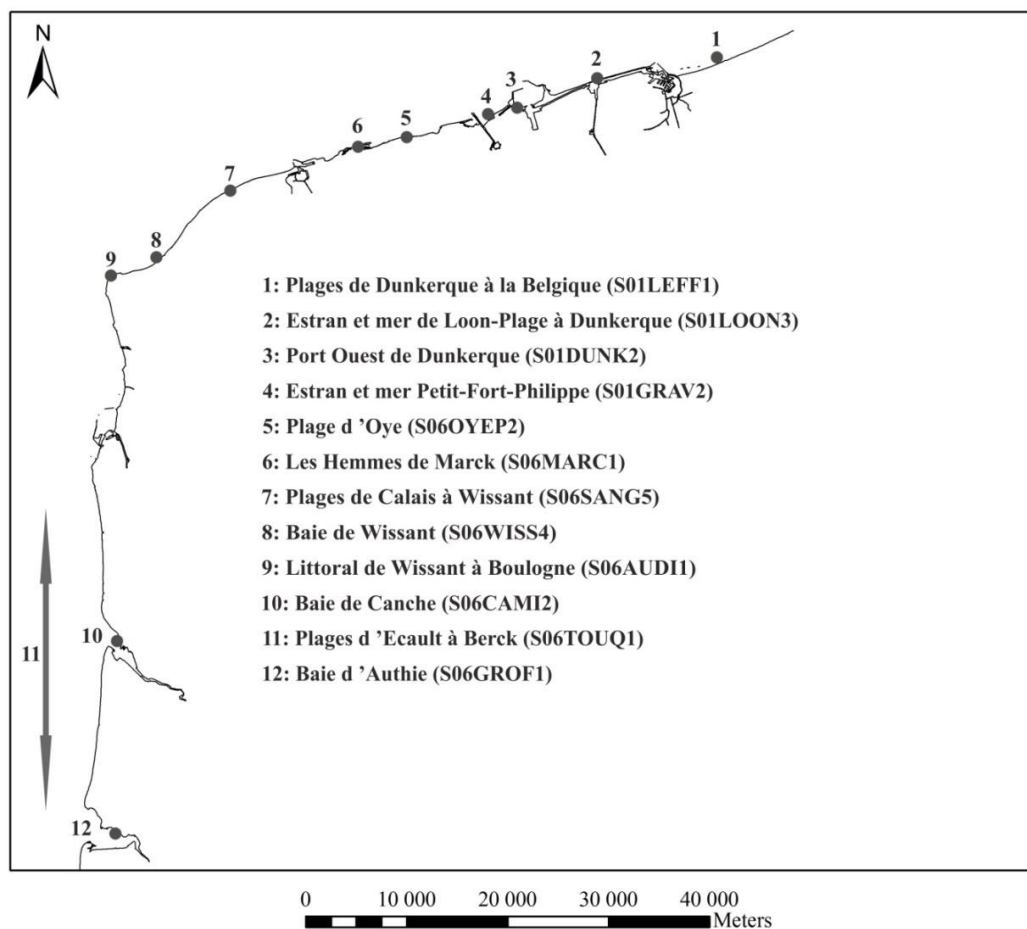


Figure 3 : Localisation des 12 sites de recensements à la mi-janvier des limicoles hivernants (sites Wetlands International) sur le littoral Nord – Pas-de-Calais (numéro, lieu et code du site). La double flèche représente le site de recensement n°11 (Plages d'Ecault à Berck S06TOUQ1) - Map of the Nord – Pas-de-Calais coastline showing the location of the 12 sites (Wetlands International sites) covered by the mid-January counts of wintering shorebirds (number, area and code of the area). The double arrow represents the counting site n°11 (Beaches from Ecault to Berck S06TOUQ1).

Le nombre d'oiseaux/jours en hivernage a été calculé en multipliant le résultat des décomptes à la mi-janvier par le nombre de jours pour le mois de janvier (31 jours; Newton, 1998). Les valeurs moyennes et leurs écarts-types (\pm SD) ont été calculés pour chacun des sites d'étude sur la période 1988-2013 (Tableau 1).

Les relations limicoles - macrofaune benthique

Cette analyse a été réalisée à différents niveaux :

Au niveau de chaque site, la consommation des limicoles hivernants a été calculée d'après les recommandations de Ponsero et al. (2012). Ces consommations moyennes ont ensuite été mises en relation avec la biomasse macrobenthique disponible afin d'estimer la biomasse prélevée par les

limicoles. Connaissant la surface intertidale non végétalisée de chaque site potentiellement accessible aux limicoles, surface calculée au préalable à l'aide d'un Système d'Information Géographique (SIG ; ArcGIS 10®), mais également les biomasses macrobenthiques moyennes (g/m²) de chaque site (Rolet et al., 2015a), la biomasse benthique disponible consommée (%) a pu être calculée afin d'estimer la capacité d'accueil de chaque site du littoral Nord – Pas-de-Calais. Les consommations moyennes, la biomasse prélevée par les limicoles et la biomasse benthique disponible consommée (%) ont également été calculées pour les années présentant le nombre d'oiseaux/jours minimum et maximum afin de connaître les consommations minimales et maximales à l'échelle de chaque site.

Comme nous disposions également des surfaces de chaque communauté macrobenthique présente sur le littoral Nord – Pas-de-Calais (i.e. A2.223, A2.23 et A2.24) et de leurs biomasses moyennes (Rolet et al., 2015b) pour chacun des sites, nous avons calculé les consommations moyennes, la biomasse prélevée par les limicoles et la biomasse benthique disponible consommée (%) pour chacune des communautés de chaque site en supposant que chaque communauté macrobenthique supportait intégralement la consommation des limicoles présents.

Ainsi, en suivant les recommandations de Ponsero et al. (2012), la consommation de chaque espèce de limicoles séjournant sur le littoral Nord – Pas-de-Calais au mois de janvier a été calculée à partir de l'équation de Scheiffarth et Nehls (1997) :

$$C = N * 3 * BMR * Q^{-1}$$

Avec :

C = Consommation en janvier en kilojoules (kJ)

N = Nombre d'oiseaux/jours sur 31 jours (janvier) pour une espèce donnée

BMR = Besoin métabolique de base quotidien en kilojoules (kJ)

Q = Efficacité d'assimilation = 0,8

Pour l'estimation du besoin métabolique de base (BMR pour Basal Metabolic Rate) quotidien de chaque espèce, l'équation de Kersten et Piersma (1987) a été retenue car elle est la plus utilisée dans

des études similaires (Scheiffarth et Nehls, 1997 en mer des Wadden, Sueur et al., 2003 en baie de Somme, Le Mao et al., 2006 en baie du Mont-Saint-Michel et Ponsoero et Le Mao, 2011 en baie de Saint-Brieuc) :

$$\mathbf{BMR \text{ (watt)} = 5,06 * M^{0,729}}$$

Avec M = masse de l'oiseau en kilogrammes (Kg)

Afin d'obtenir le résultat en kilojoules (kJ), le BMR a été converti de la façon suivante :

$$\mathbf{BMR \text{ (kJ/jour)} = BMR \text{ (watt)} * 86,4}$$

Le calcul des besoins métaboliques de base (BMR) nécessite de connaître les masses des limicoles. A défaut de données locales, les données synthétisées par Cramp et Simmons (1983) ont été utilisées. Le taux d'assimilation Q de 0,8 est celui utilisé couramment dans la littérature (Kersten et Piersma, 1987 ; Scheiffarth et Nehls, 1997).

Résultats

Nombre d'oiseaux/jours sur le littoral Nord – Pas-de-Calais

Pour les 15 espèces étudiées, les effectifs moyens sur le littoral Nord – Pas-de-Calais en janvier sont de 24049 ± 22210 oiseaux/jours. Le Bécasseau variable (*Calidris alpina*) est l'espèce la plus présente avec 36,2% des effectifs ; l'Huîtrier pie (*Haematopus ostralegus*) arrive en seconde position (34,6%) suivi du Bécasseau sanderling (*Calidris alba*) (20,1% des effectifs) et du Courlis cendré (*Numenius arquata*) (4,5%). Ces quatre espèces représentent 95% des limicoles séjournant sur le littoral régional (Figure 4).

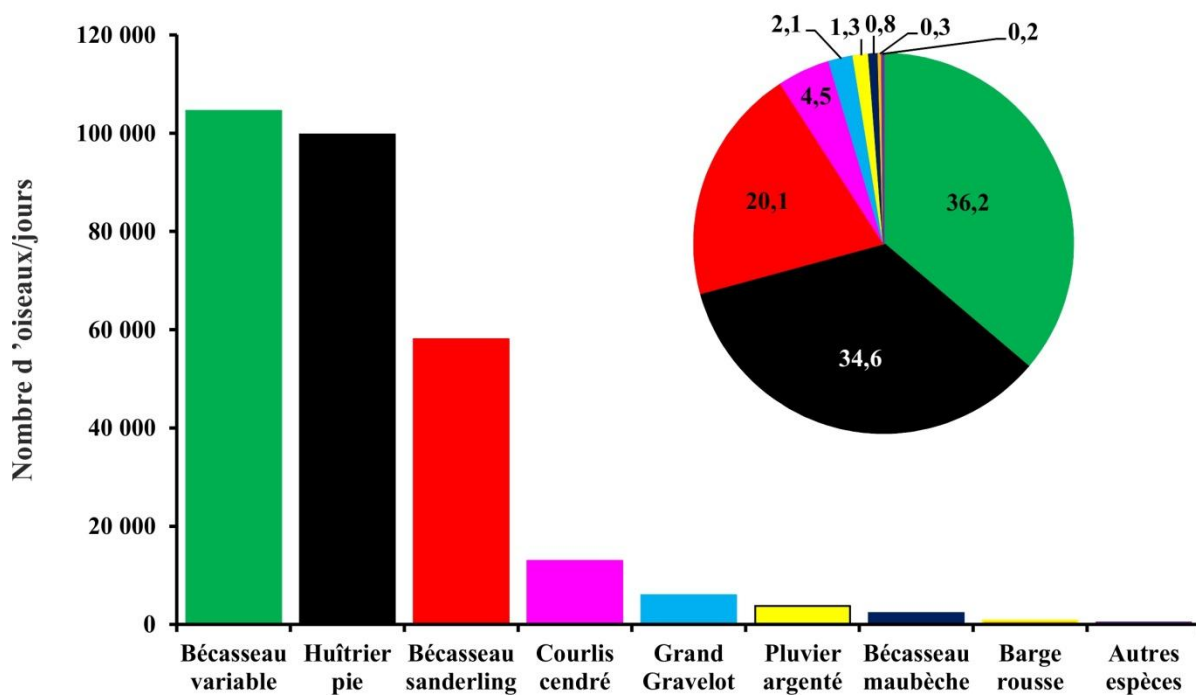


Figure 4: Nombre d'oiseaux/jours en janvier sur le littoral Nord – Pas-de-Calais et proportion relative des principales espèces (%): Huîtrier-pie (*Haematopus ostralegus*), Bécasseau sanderling (*Calidris alba*), Bécasseau variable (*Calidris alpina*), Courlis cendré (*Numenius arquata*), Grand Gravelot (*Charadrius hiaticula*), Pluvier argenté (*Pluvialis squatarola*), Bécasseau maubèche (*Calidris canutus*), Barge rousse (*Limosa lapponica*) et autres limicoles (Barge à queue noire – *Limosa limosa* ; Bécasseau minute – *Calidris minuta* ; Chevalier arlequin – *Tringa erythropus* ; Chevalier culblanc – *Tringa ochropus* ; Chevalier gambette – *Tringa totanus* ; Gravelot à collier interrompu – *Charadrius alexandrinus* et Petit gravelot – *Charadrius dubius*) - Number of bird/day in January on the Nord – Pas-de-Calais coastline and proportion of the main shorebird species (%): Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*), Sanderling (*Calidris alba*), Dunlin (*Calidris alpina*), Curlew (*Numenius arquata*), Ringed plover (*Charadrius hiaticula*), Grey plover (*Pluvialis squatarola*), Red knot (*Calidris canutus*), Bar-tailed godwit (*Limosa lapponica*) and other species shorebirds (Black-tailed godwit – *Limosa limosa* ; Little stint – *Calidris minuta* ; Spotted redshank – *Tringa erythropus* ; Green sandpiper – *Tringa ochropus* ; Redshank – *Tringa totanus* ; Kentish plover – *Charadrius alexandrinus* et Little ringed plover – *Charadrius dubius*).

Les sites accueillant les effectifs de limicoles les plus importants en janvier sont les baies de Canche (S06CAMI2) et d'Authie (S06GROF1) avec 67305 ± 61409 et 56917 ± 36792 oiseaux/jours respectivement, viennent ensuite les plages adjacentes à ces deux estuaires (S06TOUQ1 avec 37610 ± 28174 oiseaux/jours), les plages du littoral dunkerquois (S01LEFF1 avec 38823 ± 111194 oiseaux/jours), les Hemmes de Marck (S06MARC1 ; 28943 ± 21546 oiseaux/jours) et l'Avant-Port-Ouest de Dunkerque (S01DUNK2 ; 23896 ± 74920 oiseaux/jours) (Tableau 1). Les effectifs moyens les plus importants d'Huîtriers pies sont recensés sur le littoral Dunkerquois (S01LEFF1 ; 73%), au niveau de l'Avant-Port-Ouest de Dunkerque (S01DUNK2 ; 66%) et en baie d'Authie (S06GROF1 ; 52% ; Figure 5). Sur la totalité des sites étudiés à l'échelle régionale, exception faite des plages du littoral dunkerquois (S01LEFF1) et des plages de Calais à Wissant (S06SANG5), les effectifs moyens du Bécasseau variable sont supérieurs à 25% des effectifs moyens recensés et cette espèce représente même 79% individus recensés aux Hemmes de Marck (S06MARC1). Le Bécasseau sanderling domine à plus de 20% sur tous les sites de la région à l'exception de l'Avant-Port-Ouest de Dunkerque, des Hemmes de Marck et des baies de Canche et d'Authie (Figure 5). Le Courlis cendré est présent en proportions non négligeables en baie de Canche et d'Authie, avec respectivement 12% et 7% des effectifs moyens d'oiseaux présents (Figure 5). 15% des oiseaux présents en janvier sur la plage d'Oye sont des Bécasseaux maubèches. Le Grand Gravelot (*Charadrius hiaticula*) représente environ 20% des effectifs sur les plages du Boulonnais (S06AUD1) et sur les plages entre Calais et Wissant (S06SANG5 et S06WISS4).

Tableau 1 : Noms et codes, surface (ha) et nombre d'oiseaux/jours avec l'écart type (\pm SD) pour les 12 sites de recensements situés sur le littoral Nord – Pas-de-Calais - Names and codes, surface (ha) and number of bird/day with standard deviation (\pm SD) for the 12 counting sites located on the Nord – Pas-de-Calais coastline.

Sites	Code	Surface (ha)	Nombre oiseaux/jours
Plages de Dunkerque à la frontière belge	S01LEFF1	906	38823 \pm 111194
Estran et mer de Loon-Plage à Dunkerque	S01LOON3	477	7890 \pm 21771
Port Ouest de Dunkerque	S01DUNK2	135	23896 \pm 74920
Estran et mer de Petit-Fort-Philippe	S01GRAV2	264	4951 \pm 10621
Plage d'Oye	S06OYEP2	178	11489 \pm 14267
Les Hemmes de Marck	S06MARC1	1510	28943 \pm 21546
Plages de Calais à Wissant	S06SANG5	701	3157 \pm 3579
Baie de Wissant	S06WISS4	566	1687 \pm 1402
Littoral de Wissant à Boulogne	S06AUDI1	572	5924 \pm 6848
Baie de Canche	S06CAMI2	1076	67305 \pm 61409
Plages d'Ecault à Berck	S06TOUQ1	1911	37610 \pm 28174
Baie d'Authie	S06GROF1	1577	56917 \pm 36792

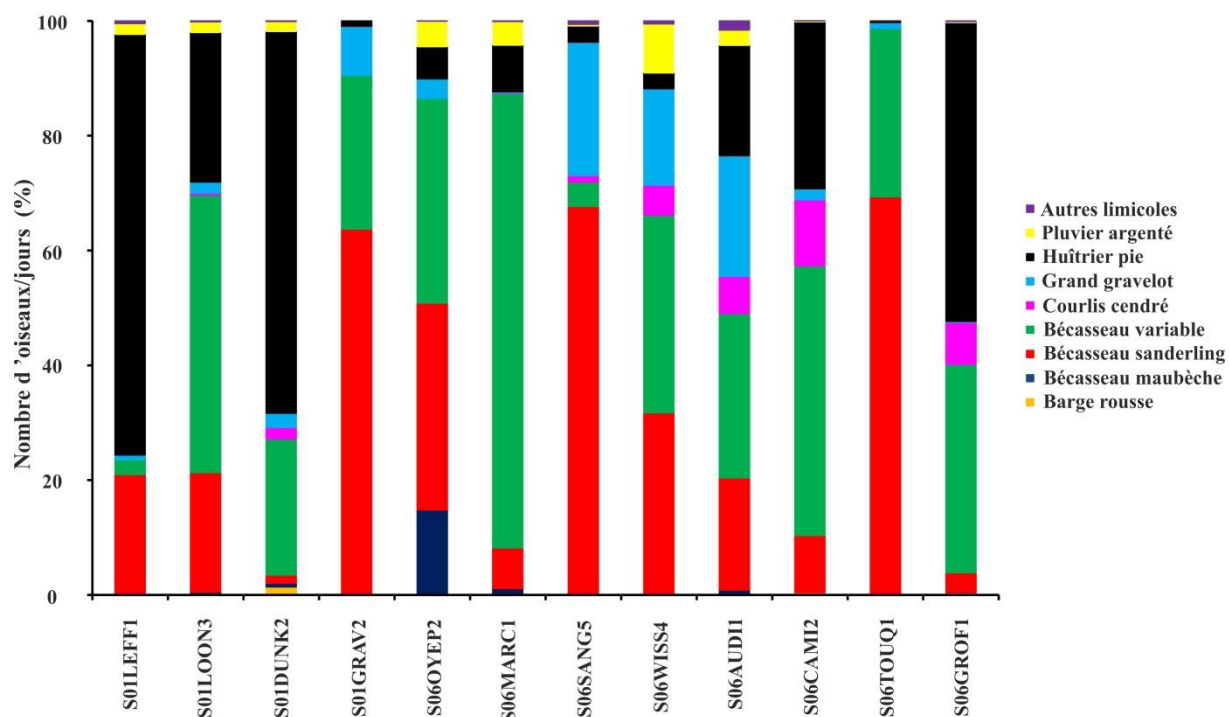


Figure 5 : Proportion relative des huit principales espèces de limicoles (%) pour les 12 sites de recensements - Proportion of the eight main shorebird species (%) for the 12 counting sites.

Estimation de la consommation de la macrofaune benthique par les limicoles en janvier

A l'échelle régionale, l'Huïtrier pie apparaît comme le principal consommateur avec environ 4,76 tonnes de macrofaune benthique consommée en janvier soit 66% de la consommation totale des 15 espèces étudiées (Figure 6). En analysant à l'échelle de chaque site, cette espèce de limicole représente 92,5% de la consommation totale sur les plages du littoral dunkerquois (S01LEFF1) et plus de 50% à l'Avant-Port-Ouest de Dunkerque (S01DUNK2 ; 86,8%), en baie d'Authie (S01GROF1 ; 74,3%), sur l'estran de Loon-Plage à Dunkerque (S01LOON3 ; 64%) et en baie de Canche (S06CAMI2 ; 51,4% ; Figure 7). Le Courlis cendré et le Bécasseau variable arrivent en deuxième et troisième positions des consommateurs en janvier avec 0,89 et 0,81 tonnes de macrofaune benthique consommée, soit 12,4 et 11,2% respectivement (Figure 6). La consommation du Courlis cendré représente presque 30% de la consommation totale en baie de Canche (29,3%) mais elle est également élevée en baie de Wissant (24,4%), sur les plages de Calais à Boulogne (21,1%) et en baie d'Authie (15% ; Figure 7). Quant aux consommations du Bécasseau variable, elles sont importantes aux Hemmes de Marck (52,5%) et représente plus de 20% de la consommation de macrofaune benthique sur la majorité des plages sableuses de la région : les plages adjacentes aux deux estuaires (S06TOUQ1 ; 27,1%), la plage de Petit-Fort-Philippe (S01GRAV2 ; 23,8%), la plage d'Oye (S06OYEP2 ; 23%) et les plages de Loon à Dunkerque (S01LOON3 ; 20,8%) mais également en baies de Canche et d'Authie (14,5 et 9,1% respectivement; Figure 7). Le Bécasseau sanderling est la quatrième espèce consommatrice avec 0,53 tonnes de macrofaune benthique consommée en janvier soit 7,3% (Figure 6). Cette espèce présente une part importante de la consommation totale sur les plages entre Ecault et Berck (S06TOUQ1 ; 70,3%), sur la plage de Petit-Fort-Philippe (S01GRAV2 ; 62,3%), sur les plages de Calais à Wissant (S06SANG5 ; 55,9%), sur la plage d'Oye (S06OYEP2 ; 25,6%) et en baie de Wissant (S06WISS4 ; 19,7% ; Figure 7). La fraction consommée par les autres espèces de limicoles est moindre à l'échelle du littoral Nord – Pas-de-Calais à l'exception du Bécasseau maubèche qui représente 18,6% de la consommation totale sur la plage d'Oye (Figure 6).

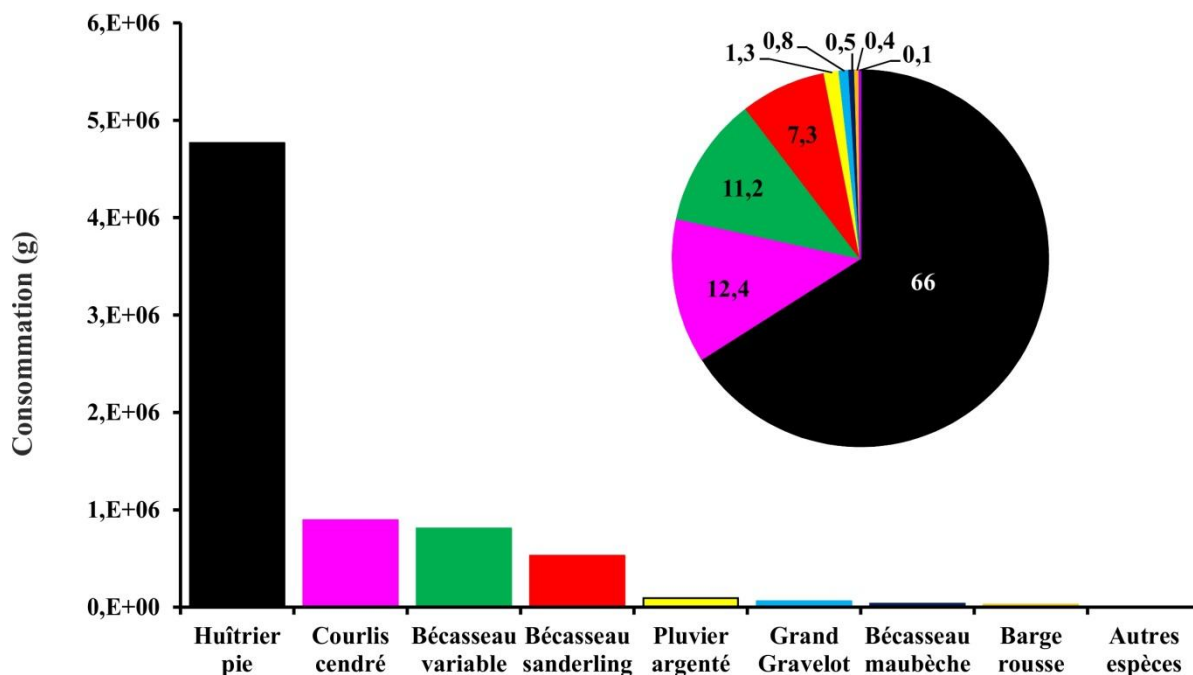


Figure 6: Consommation (en grammes) et proportions (%) respectives des huit principales espèces de limicoles à la mi-janvier - Consumption (grammes) and proportions (%) of the eight main shorebird species at mid-January.

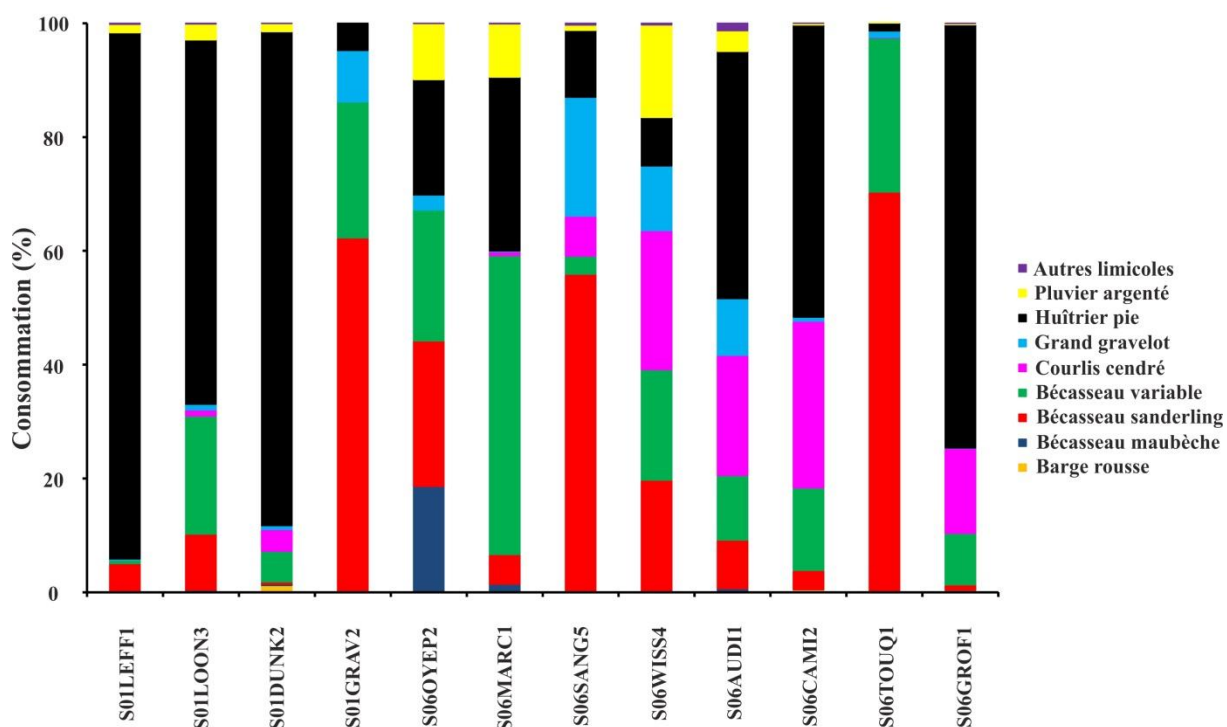


Figure 7 : Proportion relative des huit principales espèces de limicoles consommatrices de macrozoobenthos (%) pour les 12 sites de recensements - Proportion of the eight main shorebird species feeding macrozoobenthos (%) for the 12 counting sites.

La consommation moyenne de macrofaune benthique par les limicoles en janvier (estimée sur la période 1988-2013) reste faible sur chacun des sites, variant de 0,01 g/m² sur certaines plages sableuses (plages de Calais à Wissant et baie de Wissant) à 0,65 g/m² pour l'Avant-Port-Ouest de Dunkerque (Tableau 2). La biomasse macrobenthique disponible sur chacun des sites apparaît sous-utilisée. En effet, pour 6 sites, moins de 1% de la biomasse disponible sont exploitées (Tableau 2). Les sites ayant le plus fort taux de consommation de leur biomasse macrobenthique sont les plages de Loon à Dunkerque (S01LOON3 ; 4,3%), l'Avant-Port-Ouest de Dunkerque (S01DUNK2 ; 4%) et la plage d'Oye (S06OYEP2 ; 3,1%). Lors de l'année où les effectifs de limicoles sont les plus importants, le nombre d'oiseaux/jours varie entre un minimum de 3782 individus en baie de Wissant (S06WISS4) et un maximum de 469433 individus sur les plages du littoral dunkerquois (S01LEFF1 ; Tableau 2). En estimant la consommation de la macrofaune benthique lors de l'année où les effectifs étaient maximum, 4 sites présentent de forts taux de consommation : 79% pour l'Avant-Port-Ouest de Dunkerque (S01DUNK2), 47,5% pour les plages de Loon à Dunkerque (S01LOON3), 18,7% pour les plages de Dunkerque à la frontière belge (S01LEFF1) et 11,3% pour les plages de Wissant à Boulogne (S06AUD1 ; Tableau 2). En revanche, lors de l'année où les effectifs étaient les plus faibles, le nombre d'oiseaux/jours varie entre un minimum de 0 individu sur 3 des 12 sites et un maximum de 18910 individus en baie d'Authie. Dans ce cas, la consommation de la macrofaune est quasi nulle, variant entre 0 g/m² et 0,05 g/m². Le site où la biomasse macrobenthique disponible est la plus exploitée est le site d'Oye-Plage avec 0,6% (Tableau 2).

La consommation moyenne par les limicoles hivernants a également été calculée pour chacune des communautés macrobenthiques présentes sur chaque site du littoral Nord – Pas-de-Calais en considérant que chaque communauté macrobenthique supportait l'intégralité de la consommation des limicoles présents. Ainsi, pour la communauté des sables moyens à fins intertidaux à Amphipodes et *Scolelepis spp.* (A2.223), la proportion de biomasse benthique consommée varie entre 2,1% sur les plages localisées entre les deux estuaires (S06TOUQ1) et 42,5% sur les plages du littoral dunkerquois (S01LEFF1). Plus de 10% de la biomasse benthique est également consommée sur les sites de Loon-Plage à Dunkerque (S01LOON3 ; 12,6%) et au sein des deux estuaires : 20,4% en baie de Canche et

27,7% en baie d'Authie (Tableau 3). La communauté des sables fins intertidaux à Polychètes et Amphipodes (A2.23), localisée dans les bas niveaux de la zone intertidale, voit sa biomasse benthique disponible peu consommée : 0,1% de la biomasse disponible est consommée en baie de Wissant (S06WISS4) et jusqu'à 12% de la biomasse est consommée à Oye-Plage (S06OYEP2 ; Tableau 3). Bien qu'ayant des biomasses macrobenthiques très élevées, entre 8,66 g/m² aux Hemmes de Marck et 50,18 g/m² en baie de Canche, la consommation de la macrofaune par les limicoles au sein de la communauté de sables envasés intertidaux à Polychètes et Bivalves (A2.24) reste faible, variant entre 0,6% sur la plage de Petit-Fort-Philippe (S01GRAV2) et 4% à l'Avant-Port-Ouest de Dunkerque (S01DUNK2 ; Tableau 3).

Tableau 2 : Biomasse benthique disponible (g/m^2), nombre minimal/moyen/maximal d'oiseaux par jour en janvier, consommation minimale/moyenne/maximale par les limicoles hivernants en janvier (g/m^2) et biomasse benthique disponible consommée (%) pour chacun des 12 sites étudiés sur le littoral Nord – Pas-de-Calais - Available benthic biomass (g/m^2), minimal/mean/maximal number of bird/day in January, minimal/mean/maximal consumption by wintering shorebirds in January (g/m^2) and available benthic biomass consumed (%) for the 12 counting sites located on the Nord – Pas-de-Calais coastline.

Sites	Biomasse benthique disponible (g/m^2)	Nombre limicoles/jours			Consommation (g/m^2 /janvier)			Biomasse disponible consommée (%)		
		Minimum	Moyenne	Maximum	Minimum	Moyenne	Maximum	Minimum	Moyenne	Maximum
S01LEFF1	13,13	5735	38823	469433	0,01	0,16	2,45	0,0	1,2	18,7
S01LOON3	0,75	465	7890	94395	0,00	0,03	0,35	0,1	4,3	47,5
S01DUNK2	16,29	1209	23896	390290	0,04	0,65	12,86	0,3	4,0	79,0
S01GRAV2	4,66	0	4951	41540	0,00	0,02	0,15	0,0	0,4	3,1
S06OYEP2	2,67	868	11489	28055	0,02	0,08	0,19	0,6	3,1	7,2
S06MARC1	3,94	0	28943	70432	0,00	0,02	0,03	0,0	0,4	0,8
S06SANG5	2,57	93	3157	9765	0,00	0,01	0,02	0,0	0,2	0,9
S06WISS4	0,46	124	1687	3782	0,00	0,00	0,01	0,2	1,0	1,5
S06AUDI1	1,85	0	5924	30814	0,00	0,02	0,21	0,0	1,2	11,3
S06CAMI2	20,04	17794	67305	343449	0,04	0,17	1,35	0,2	0,8	6,7
S06TOUQ1	4,81	6510	37610	85436	0,00	0,02	0,04	0,1	0,4	0,8
S06GROF1	24,72	18910	56917	176235	0,05	0,12	0,40	0,2	0,5	1,6

Tableau 3 : Superficie (ha), biomasse benthique disponible (g/m²), prélèvement par les limicoles hivernants en janvier (g/m²) et biomasse benthique consommée (%) sur chacune des trois communautés benthiques : A2.223 « Sables fins à moyens intertidaux à Amphipodes et *Scolelepis spp* », A2.23 « Sables fins intertidaux dominés par les Polychètes et Amphipodes » et A2.24 « Sables envasés intertidaux dominés par les Polychètes et Bivalves » rencontrées sur les 12 sites de recensements. ‘-’ correspond à l’absence de la communauté macrobenthique sur le site - Surface (ha), available benthic biomass (g/m²), consumption by wintering shorebirds in January (g/m²) and available benthic biomass consumed (%) on each macrobenthic community: A2.223 the “Amphipods and *Scolelepis spp.* in littoral medium-fine sand community”, A2.23 the “Polychaete/Amphipod-dominated fine sand shores community” and A2.24 the “Polychaete/Bivalve-dominated muddy sand shores community” located on the 12 counting sites. ‘-’ corresponds to the absence of the macrobenthic community on the site.

Sites	A2.223				A2.23				A2.24			
	Superficie Communauté A2.223 (ha)	Biomasse benthique disponible (g/m ²)	Prélèvement par les limicoles (g/m ²)	% biomasse benthique consommée	Superficie Communauté A2.23 (ha)	Biomasse benthique disponible (g/m ²)	Prélèvement par les limicoles (g/m ²)	% biomasse benthique consommée	Superficie Communauté A2.24 (ha)	Biomasse benthique disponible (g/m ²)	Prélèvement par les limicoles (g/m ²)	% biomasse benthique consommée
S01LEFF1	260	1,34	0,57	42,5	646	25,26	0,23	0,9	-	-	-	-
S01LOON3	164	0,75	0,09	12,6	313	0,75	0,05	6,6	-	-	-	-
S01DUNK2	-	-	-	-	-	-	-	-	135	16,29	0,65	4,0
S01GRAV2	62	1,15	0,08	6,6	125	1,63	0,04	2,3	77	9,56	0,06	0,6
S06OYEP2	78	3,82	0,19	5,0	72	1,73	0,21	12,0	28	-	-	-
S06MARC1	542	1,48	0,04	2,9	678	3,24	0,03	1,1	290	8,66	0,08	0,9
S06SANG5	184	0,40	0,02	4,8	517	4,98	0,01	0,1	-	-	-	-
S06WISS4	207	0,22	0,01	5,5	359	0,74	0,01	0,9	-	-	-	-
S06AUDI1	223	2,44	0,06	2,3	349	1,26	0,04	2,9	-	-	-	-
S06CAMI2	283	3,16	0,65	20,4	599	40,02	0,31	0,8	194	50,18	0,94	1,9
S06TOUQ1	655	2,54	0,05	2,1	1256	10,10	0,03	0,3	-	-	-	-
S06GROF1	387	1,79	0,50	27,7	676	17,65	0,28	1,6	514	33,68	0,37	1,1

Discussion

Le nombre moyen d'oiseaux/jours en janvier sur le littoral de la région Nord – Pas-de-Calais est nettement inférieur à ce qui est observé sur d'autres littoraux de la Manche à la même période, tels que la baie de Saint-Brieuc qui accueille en moyenne 267243 ± 73442 oiseaux/jours (Ponsero et Le Mao, 2011) ou que la baie de Somme qui accueille en moyenne 20000 oiseaux/jours en janvier (Sueur et al., 2003). Ces deux sites présentent pourtant une surface intertidale beaucoup plus restreinte que le littoral Nord – Pas-de-Calais. Les deux espèces les plus dénombrées, le Bécasseau variable et l'Huîtrier pie, sont également dominantes dans les autres baies françaises du littoral de la Manche (Sueur et al., 2003 ; Le Mao et al., 2006 ; Ponsero et Le Mao, 2011). En revanche, le Bécasseau sanderling (20,1% des effectifs régionaux) ne représente qu'environ 2% des effectifs en baie de Saint-Brieuc (Ponsero et Le Mao, 2011) et 3,6% sur le littoral Picard en janvier (Mahéo et Le Dréan-Quéneq'hdu, 2013). Le Bécasseau maubèche, troisième espèce la plus rencontrée dans les baies de la Manche (Le Mao et al., 2006 ; Ponsero et Le Mao, 2011), n'arrive qu'en septième position sur le littoral Nord – Pas-de-Calais avec 0,8% des effectifs en janvier, les effectifs moyens les plus importants se trouvant à la plage d'Oye (15%). Le Courlis cendré représente 4,5% des effectifs moyens et se place en quatrième position devant le Grand Gravelot dont les effectifs moyens représentent 2,1% des effectifs régionaux. Les effectifs importants de Bécasseaux sanderling et de Grands Gravelots sur le littoral Nord – Pas-de-Calais sont à relier à la présence de leur habitat préférentiel : les plages sableuses (Vanermen et al., 2006 ; Granadeiro et al., 2007 ; Rolet et al., 2014b).

Comme en baie du Mont-Saint-Michel (Le Mao et al., 2006), la consommation de la macrofaune benthique en janvier sur le littoral du Nord – Pas-de-Calais est dominée par l'Huîtrier pie (66%), le Courlis cendré (12,4%) et le Bécasseau variable (11,2%). Le Bécasseau sanderling arrive en quatrième position des consommateurs (7,3%) devant le Pluvier argenté, le Grand Gravelot et le Bécasseau maubèche, alors qu'il ne représente que 2% des consommateurs en baie de Saint-Brieuc (Ponsero et Le Mao, 2011). Ce résultat montre une fois de plus l'attrait des plages sableuses et de leurs ressources alimentaires pour l'accueil des Bécasseaux sanderling en période d'hivernage contrairement aux baies

et estuaires composés de substrats sablo-vaseux (Vanermen et al., 2006 ; Delany et al., 2009). La consommation moyenne de la macrofaune par les limicoles hivernants en janvier reste faible à l'échelle régionale avec 0,9% de la biomasse macrobenthique disponible consommée. A l'échelle des sites, les consommations varient entre 0,01 et 0,65 g/m² et représentent entre 0,4 et 4,3% de la biomasse disponible consommée en fonction des secteurs sur la même période. Ces estimations restent bien inférieures à ce qui est observé au sein d'autres estrans sableux situés sur les côtes de la Manche : 7,14 g/m²/an en baie de Somme (Sueur et al., 2003), 1,1 g/m²/an en baie du Mont-Saint-Michel (Le Mao et al., 2006 ; Arbach Leloup et al., 2007) et 1,6 g/m²/an en baie de Saint-Brieuc (Ponsero et Le Mao, 2011) même si, dans ces études, les estimations ont été réalisées à l'échelle annuelle. Malgré une biomasse benthique du même ordre de grandeur que celle observée dans le troisième estuaire « picard » (la baie de Somme ; 28,97 g/m² ; Sueur et al., 2003), les consommations en janvier restent très faibles au sein des baies de Canche et d'Authie avec respectivement 0,17% et 0,12% de la biomasse potentiellement disponible exploitée.

En estimant les consommations des limicoles hivernants en janvier pour les trois communautés macrobenthiques (i.e. A2.223, A2.23 et A2.24) et en supposant que l'intégralité des limicoles présents s'alimente uniquement sur une même communauté, il apparaît que la communauté des sables moyens à fins intertidaux à Amphipodes et *Scolelepis spp.* (A2.223) semble la plus exploitée. En effet, cette communauté présente des biomasses benthiques relativement faibles (entre 0,22 et 3,82 g/m²) et des consommations de la biomasse disponible estimées entre 2,1% et 42,5%. Cette communauté, localisée à partir des hauts niveaux de plage jusqu'à la limite des basses mers de mortes eaux, est exondée à chaque marée (Rolet et al., 2014a ; Rolet et al., 2015b). De ce fait, elle est la plus intéressante en termes d'accessibilité aux ressources alimentaires sur les plages pour les limicoles et pourrait être potentiellement surexploitée, notamment lors des années où les effectifs de limicoles sont très importants, c'est-à-dire lors des vagues de froid (Marzec et Luczak, 2005). Malgré des biomasses benthiques non négligeables (entre 0,74 et 40,02 g/m²), la communauté des sables fins intertidaux à Polychètes et Amphipodes (A2.23) apparaît sous-exploitée par les limicoles, avec des estimations des biomasses benthiques disponibles consommées variant entre 0,1 et 12%. Du fait de sa position dans

les bas niveaux de l'estran (Rolet et al., 2014a ; Rolet et al., 2015b), cette communauté n'est découverte entièrement que lors des marées de vives eaux : l'accès et le temps où les limicoles peuvent potentiellement s'y alimenter sont ainsi fortement restreints. Enfin, la communauté des sables envasés intertidaux à Polychètes et Bivalves (A2.24), localisée dans les estuaires et ports et au sein des plages des Hemmes de Marck et de Petit-Fort-Philippe, apparaît elle aussi sous-exploitée malgré de fortes biomasses macrobenthiques. Cette sous-fréquentation sur le site des Hemmes de Marck a déjà été soulignée par Rolet et al. (2015a). Que ce soit à l'échelle du littoral Nord – Pas-de-Calais, de chaque site ou de chaque communauté benthique, la macrofaune disponible sur les estrans sableux du littoral Nord – Pas-de-Calais apparaît sous-exploitée par les limicoles en période d'hivernage.

Dans cette étude, les estimations de la consommation de la macrofaune benthique par les limicoles hivernants ont été réalisées à partir des surfaces maximales non végétalisées des zones intertidales de chaque site et/ou de chaque communauté benthique. Or, la surface brute d'un estran ne correspond en aucun cas à une réalité écologique pour un limicole en alimentation. Celle-ci correspond à la superficie d'une unité de surface intertidale moyennement exondée au cours d'une période donnée (Godet, 2008 ; Ponsero et al., 2012). Afin de quantifier de manière plus précise la consommation de la macrofaune par les limicoles, il serait nécessaire de pondérer ces consommations par « la surface moyennement exploitable » qui tient compte de la fréquence d'exondation de la zone intertidale en fonction des différents coefficients de marée (Godet et al., 2008 ; Ponsero et al., 2012). Partant de ce constat, bien que déjà très faibles, les consommations obtenues sur le littoral Nord – Pas-de-Calais sont probablement surestimées.

De nombreux travaux ont porté sur la sélection des habitats par les limicoles en fonction de la nature du sédiment et de l'abondance de la ressource alimentaire (Van de Kam et al., 2004). Dans notre étude, les estimations de la consommation sont uniquement basées sur la biomasse de la macrofaune disponible. Or, il est aujourd'hui admis que cette biomasse n'est pas forcément récoltable par toutes les espèces de limicoles. Dans un premier temps, il est nécessaire de définir la fraction alimentaire récoltable par les limicoles, fraction basée sur la taille des proies et leur profondeur

d'enfouissement (Zwarts et Wanink, 1993). Cette fraction récoltable se doit ensuite d'être « accessible », c'est-à-dire déterminée par la profondeur d'enfouissement de la macrofaune et donc par la taille du bec de l'oiseau, et « profitable », c'est-à-dire que l'énergie gagnée doit être supérieure à l'énergie perdue pour capturer et ouvrir la proie. Enfin, elles doivent être digestibles (Zwarts et Wanink, 1993 ; Van de Kam et al., 2004). Ainsi, la biomasse macrobenthique disponible consommée par les limicoles en janvier est, une fois de plus, systématiquement inférieure aux résultats obtenus.

Afin d'évaluer de façon plus précise la consommation des limicoles à l'échelle régionale, l'utilisation conjointe des surfaces moyennement exploitables par les limicoles en alimentation et d'un carottier multicouches (conçu pour évaluer la fraction des proies macrobenthiques accessibles aux limicoles, Luczak et al., 2013 ; Annexe 2), apparaît être le meilleur compromis pour tenir compte de la réalité écologique des sites étudiés. En effet, ce carottier permet de relier directement la distribution verticale de la macrofaune aux longueurs des becs de chaque espèce de limicole (Luczak et al., 2013 ; Annexe 2) ; une quantification plus précise de la biomasse en invertébrés benthiques consommée par les limicoles en janvier sur notre littoral pourrait ainsi être obtenue.

Conclusions

Le littoral de la région Nord – Pas-de-Calais est ainsi loin d'atteindre sa capacité d'accueil maximale pour les limicoles en janvier. La consommation de la macrofaune benthique par les limicoles sur les différents sites du littoral Nord – Pas-de-Calais apparaît très faible, alors même que les chiffres sont déjà surestimés. Pourquoi ce littoral, situé entre de grandes zones de stationnement et riche en ressources alimentaires, n'accueille pas plus d'effectifs de limicoles en hivernage ? Fortement urbanisé (Dewarumez et al., 2002), ce littoral est-il délaissé à cause des perturbations anthropiques, qu'elles soient directes (dérangements par les activités récréatives sur la zone intertidale telles que la pêche, la chasse, les activités nautiques) ou indirectes (pertes de zones d'alimentation ou de repos) ? Ces perturbations sont-elles un facteur explicatif majeur dans la répartition spatiale de leurs zones d'hivernage ? Même si le littoral n'apparaît pas d'intérêt ornithologique majeur à l'échelle internationale, il n'en demeure pas moins une zone secondaire et de refuge importante ayant un rôle

non négligeable pour les limicoles (hivers rigoureux, Camphuysen et al., 1996, Marzec et Luczak, 2005 ; ou en cas de « buffer effect », Gill et al., 2001a). Les mesures de gestion et de conservation entreprises jusqu'ici au sein des sites naturels de la région doivent être poursuivies et améliorées afin de contribuer à un maintien, voire une amélioration, des capacités d'accueil.

Remerciements

Cette étude a été réalisée dans le cadre du projet MACROFONE financé par la Région Nord – Pas-de-Calais et la Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité (FRB). Les auteurs tiennent à remercier le Groupe Ornithologique et Naturaliste du Nord – Pas-de-Calais (GON) et tous les ornithologues de la région de 1988 à nos jours qui ont effectués les dénombrements de limicoles à la mi-janvier.

Chapitre IV

Activités anthropiques sur le littoral Nord – Pas-de-Calais : quels impacts sur les communautés macrobenthiques des substrats meubles intertidaux et pour les limicoles hivernants ?



Crédits photographiques : © Terre & Marine. Port de Calais dans sa configuration actuelle avant extension dans le cadre du projet Calais Port 2015 (haut gauche). © Adrien Cartier. Plage des Hemmes de Marck et ferry en arrière-plan (haut droit), course pédestre en baie de Wissant (bas gauche). © Alexandre Fellous. Envol de Grands Gravelots et de Bécasseaux variables (*Charadrius hiaticula* et *Calidris alpina* ; bas).

I - Avant-propos

Malgré leur importance écologique en tant que zones d'accueil, de nourriceries et de reproduction pour de nombreuses espèces, les zones littorales font également partie des zones les plus perturbées à l'échelle mondiale (Halpern et al., 2008). Parmi les nombreuses espèces fréquentant les plages et estuaires, les oiseaux sont les vertébrés les plus abondants et diversifiés (Burton, 2012) et leur distribution spatiale est fortement influencée par la répartition et l'abondance de leurs proies (Prater, 1981 ; McLusky et Elliott, 2004 ; Ponsero et al., 2012), notamment lors des périodes d'hivernage et de haltes migratoires pré et post-nuptiales (Piersma et al., 1993). Cependant, des modifications de la distribution spatiale, de l'abondance et de la diversité des ressources alimentaires peuvent avoir des répercussions sur leur survie et leur succès reproducteur et peuvent également conduire à la désertification des sites d'hivernage et de stationnement pré- et post-nuptiaux.

Le premier objectif de ce chapitre est d'estimer si **un aménagement portuaire peut induire des changements de distribution spatiale, d'abondance, de biomasse et de diversité des communautés macrobenthiques**. Suite à l'extension du port de Calais et à la construction d'une digue en 1984, cette hypothèse est testée et vérifiée sur la plage des Hemmes de Marck, située à l'ouest du port, site reconnu comme un hot-spot pour l'accueil des limicoles hivernants (Rolet et al., 2014b).

Le second objectif de ce chapitre est de tester si **ces aménagements portuaires peuvent influencer les limicoles hivernants (i.e. prédateurs) par effet de cascade trophique**.

Dans le chapitre précédent, nous avons montré que la répartition et l'abondance des limicoles hivernants sur le littoral Nord – Pas-de-Calais apparaissaient fortement influencées par l'abondance et la répartition de leurs proies préférentielles (i.e. invertébrés benthiques). En effet, les sites ayant les biomasses macrobenthiques les plus importantes sont ceux qui accueillent le plus d'oiseaux en période hivernale (Rolet et al., 2014b). Cependant, nous avons aussi révélé que la capacité d'accueil des différents sites du littoral régional était loin d'être atteinte. Un autre facteur conditionnant l'abondance et la distribution spatiale des limicoles au sein des habitats littoraux sont les activités humaines. En

effet, de nombreuses études ont montré que les perturbations engendrées directement par l'homme avaient un impact sur la répartition spatiale des limicoles, les empêchant d'accéder aux sites les plus attractifs en ressources alimentaires, dérangements pouvant eux-aussi entraîner une désertification des sites (Gill et al., 2001b ; Burton et al., 2002a, 2002b ; Goss-Custard et al., 2006).

De ce constat émerge notre troisième objectif qui est de mettre en évidence **les facteurs conditionnant la distribution spatiale des limicoles à échelle locale ; à savoir l'abondance et la répartition de leurs ressources alimentaires ou la présence humaine**. Nous testons cette hypothèse à l'échelle de la baie de Canche où nous disposons de données de macrofaune benthique, de recensements de limicoles et de dénombrements de présence humaine pour trois périodes de l'année : l'hivernage, la période de stationnement pré-nuptial et celle de stationnement post-nuptial.

II – Données et méthodes utilisées

1. Impact d'aménagements portuaires sur les communautés macrobenthiques (proies) et sur les limicoles hivernants (prédateurs) : plage des Hemmes de Marck (Publication 1)

Pour l'étude située à l'ouest du port de Calais, au niveau de la plage des Hemmes de Marck, la macrofaune benthique a été échantillonnée en 1982 avant l'extension du port et la construction de la digue Est en 1984 (Davoult, 1983). En 2010, 17 stations ont à nouveau été échantillonnées (Luczak et al., 2010). Les données de limicoles sont issues des recensements à la mi-janvier sur la plage des Hemmes de Marck (site S06MARC1) dans le cadre du Wetlands International Census (ex-BIROE) au cours de la période 1980-2012. Ces recensements sont coordonnés par le Groupe Ornithologique et Naturaliste du Nord – Pas-de-Calais (GON).

Les méthodes utilisées dans cette étude sont :

- *Analyses multivariées (dendrogramme, nMDS, SIMPER, ANOSIM, PERMANOVA ; Clarke et Warwick, 2001 ; Legendre et Legendre, 2012 ; Anderson, 2001)*
- *Méthode DFO (Godet et al., 2009a), classification d'habitats EUNIS et cartographie*

- *Statistiques non-paramétriques (tests de Wilcoxon-Mann-Whitney et de Kruskal-Wallis ; Zar, 2014)*
- *ACP standardisée avec ajustement pour données manquantes (Bouvier, 1977)*
- *Test de corrélation de Spearman*

2. Impact de la présence humaine sur la distribution spatiale des limicoles : baie de Canche (Publication 2)

La zone d'étude, couvrant 478,5 ha, a été divisée en une grille régulière de 78 carrés de 250 m x 250 m. Les 78 stations ont été positionnées au centre de chaque carré et géoréférencées. Au cours de l'année 2000, 22 campagnes ont été réalisées pour compter et identifier les limicoles et les présences humaines à marée basse +/- 2h : 9 campagnes ont eu lieu en période d'hivernage (de décembre 1999 à fin mars 2000), 5 en période de stationnement pré-nuptial (d'avril à fin mai 2000) et 8 en période de stationnement post-nuptial (de juin à fin octobre 2000). Le nombre de limicoles et le nombre de présences humaines identifiés à chaque visite et dans chaque carré ont été additionnés pour obtenir le nombre de limicoles et de présences à chaque période de l'année. La macrofaune benthique a été échantillonnée une seule fois à chaque période (i.e. en février pour la période d'hivernage, en mai pour la période de stationnement pré-nuptial et en septembre pour la période de stationnement post-nuptial) au centre des 78 carrés afin de déterminer sa diversité, son abondance et sa biomasse. Les relations entre la macrofaune benthique et les limicoles, et entre les présences humaines et les limicoles ont été étudiées afin de caractériser ce qui conditionne la répartition des oiseaux à échelle locale et ce, aux trois périodes étudiées : l'abondance des ressources alimentaires (i.e. macrofaune) ou la présence humaine (i.e. perturbation anthropique) ?

Les méthodes utilisées dans cette étude sont :

- *Test de corrélation de Spearman*
- *Cartographie*
- *Test de ségrégation spatiale (Conradt, 1998 ; Chessel, 2006)*

III – Principaux résultats et conclusions de l'étude menée sur la plage des Hemmes de Marck (Publication 1)

- L'extension du port de Calais et la construction de la digue Est ont engendré une réorganisation spatiale des communautés macrobenthiques au niveau de la plage des Hemmes de Marck avec une réduction drastique (-56%) entre 1982 et 2010 de la communauté sablo-vaseuse à Polychètes et Bivalves (EUNIS A2.24).
- Aucune relation entre les changements de communautés macrobenthiques et les abondances des limicoles sur cette plage n'a été détectée au cours de la période 1980-2012.
- La relative stabilité temporelle des abondances de limicoles avant et après la perturbation anthropique, couplée à une légère modification de la zone occupée par les limicoles, suggère que : (i) avant perturbation, la capacité d'accueil de ce site était loin d'être atteinte et (ii) le seuil critique de ressources alimentaires n'était pas atteint.
- Les fluctuations d'abondance des différentes espèces de limicoles sur ce site apparaissent conformes à ce qui est observé à l'échelle de la voie de migration Est-Atlantique.
- Nos résultats suggèrent l'importance de considérer les facteurs locaux, régionaux et globaux pouvant influencer les limicoles hivernants pour statuer sur l'impact des pressions d'origine anthropique.

IV – Principaux résultats et conclusions de l'étude menée en baie de Canche

- Quelle que soit la période étudiée, la distribution spatiale des limicoles en baie de Canche n'est pas liée à l'abondance de leurs ressources alimentaires. Les zones riches en invertébrés benthiques apparaissent délaissées.
- Les limicoles évitent les zones où une présence humaine est recensée.
- La présence humaine conditionne la distribution spatiale des limicoles au sein de la baie de Canche.

Ce chapitre fait l'objet de deux publications. La première parue, dans la revue *Biological Conservation* et concernant l'étude menée sur la plage des Hemmes de Marck, répond aux objectifs 1 et 2. La

seconde, concernant l'étude menée en baie de Canche, répond à l'objectif 3 et est en préparation pour la revue *Journal of Applied Ecology*.

V – Publication 1 : Anthropogenic impact on macrobenthic communities and consequences for shorebirds in Northern France: A complex response

Anthropogenic impact on macrobenthic communities and consequences for shorebirds in Northern France: A complex response

Céline Rolet, Nicolas Spilmont, Dominique Davoult, Eric Goberville & Christophe Luczak

Biological Conservation, 2015 - 184 : 396-404



Anthropogenic impact on macrobenthic communities and consequences for shorebirds in Northern France: A complex response



Céline Rolet^{a,b,*}, Nicolas Spilmont^{a,b,c}, Dominique Davoult^{d,e}, Eric Goberville^{a,b}, Christophe Luczak^{b,f}

^a Université Lille 1, Station Marine, Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences, UMR 8187 LOG, 28 avenue Foch, BP80, F-62930 Wimereux, France

^b CNRS, UMR 8187 LOG, Station Marine, 28 avenue Foch, BP80, F-62930 Wimereux, France

^c Environmental Futures Research Institute and School of Environment, Griffith University, Gold Coast Campus, QLD 4222, Australia

^d Sorbonne Universités, UPMC Univ Paris 6, UMR 7144 AD2M, Station Biologique de Roscoff, Place Georges Teissier, F-29680 Roscoff Cedex, France

^e CNRS, UMR 7144 AD2M, Station Biologique de Roscoff, Place Georges Teissier, F-29680 Roscoff Cedex, France

^f Université d'Artois, ESPE, Centre de Gravelines, 40 rue V. Hugo, BP 129, F-59820 Gravelines, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 24 June 2014

Received in revised form 2 February 2015

Accepted 9 February 2015

Keywords:

Shorebirds

Macrobenthic communities

Anthropogenic impact

Coastal conservation

Complexity

ABSTRACT

Shorebird populations are declining worldwide due to the combined effect of climate change and anthropogenic forcing, the ongoing coastal urbanisation amplifying the alteration of their habitat in both rate and magnitude. By focusing on a highly anthropogenically-influenced region in Northern France, we studied the impact of a seawall construction on wintering shorebird populations through potential alterations in the abundance and availability of their food resources. We concurrently investigated changes in the spatial distribution of muddy-sand beach macrobenthic communities between two periods of contrasting anthropogenic impacts and examined year-to-year trends of wintering shorebirds. Our study reveals that the seawall construction led to a major spatial reorganisation of the macrobenthic communities with a drastic reduction of the muddy-sand community. However, no relation between macrobenthic changes and shorebird abundances was detected. Fluctuations in shorebird abundances appeared to be congruent with flyway population trends. This result suggests that the response of shorebirds to human-induced perturbations is much more complex than expected. While an assessment of potential disturbances induced by coastal engineering constructions is needed, the pathways by which alterations could propagate through an ecosystem are not linear and as such difficult to determine. Ecosystems appear as complex adaptive systems in which macroscopic dynamics emerge from non-linear interactions at entangled smaller/larger scales. Our results confirm that an in-depth knowledge of the local, regional and global factors that influence trends of shorebirds and their habitat use is essential for accurate and effective management and conservation strategies.

© 2015 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

The world's ocean shores, mainly dominated by sandy beaches (Schlacher et al., 2008), represent an important component in processing large quantities of organic material and recycling nutrients back to coastal waters (McLachlan and Brown, 2006). These zones also provide permanent or transitory habitats for many invertebrates (zooplankton, benthic macro- and meiofauna and insects) and vertebrates (fishes, turtles and shorebirds) for reproduction, nurseries, migration or feeding (Schlacher et al., 2008; Defeo et al., 2009). In beach ecosystems, primary and secondary

consumers, mostly represented by benthic organisms (Raffaelli and Hawkins, 1999), are consumed by top-predators such as shorebirds and fishes (Dugan et al., 2003; McLachlan and Brown, 2006).

Because of low food resources compared to estuarine and wetlands systems (Spruzen et al., 2008), sandy beaches are generally not considered as important feeding areas for shorebirds. Since coastal wetlands have become scarce (Hubbard and Dugan, 2003), some sandy beaches, especially those with muddy patches, may have become as attractive as estuaries and wetlands systems for foraging shorebirds (Burger et al., 1997; McLusky and Elliott, 2004; Van de Kam et al., 2004; Spruzen et al., 2008). However, previous studies have shown that birds are the most abundant and diverse vertebrate species encountered in these beaches (Burton, 2012). Buffer effect (Gill et al., 2001) and refuge during cold winter periods in north-western Europe (Camphuysen et al., 1996; Marzec

* Corresponding author at: Université Lille 1, Station Marine, Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences, UMR 8187 LOG, 28 avenue Foch, BP80, F-62930 Wimereux, France. Tel.: +33 (0) 321 99 29 42.

E-mail address: celine.rolet@univ-lille1.fr (C. Rolet).

and Luczak, 2005) have been suggested as potential factors influencing the use of these *a priori* low attractive habitats.

Beach areas provide a wide range of economical services for human settlements, development and local subsistence (Defeo et al., 2009). As a result, more than 60% of the world's population are currently living less than 60 km away from the sea (IPCC, 2007). Urbanisation is thus becoming increasingly important and the growing human pressure on beach ecosystems has significantly reduced both the number and the area of species habitats (Schlacher et al., 2008). Both engineering constructions (e.g. dykes, pipelines, harbours...) and recreational activities (e.g. swimming, camping, vehicles...) could induce drastic changes in the distribution, diversity and abundance of macrobenthic species (Lewis et al., 2003; Bertasi et al., 2007; Schlacher et al., 2008; Schlacher and Thompson, 2007, 2012). This human fingerprint could directly and indirectly influence shorebird species (Goss-Custard and Verboven, 1993) by disturbing their foraging behaviour (e.g. less time to feed; Thomas et al., 2003), their breeding success as well as their nesting behaviour (Lord et al., 1997, 2001). Global warming is another source of significant perturbation and climate-induced changes in the physiology, phenology and biogeography of species, leading sometimes to ecosystem reorganisations, have been already documented (Parmesan, 2006; Beaugrand et al., 2009; Luczak et al., 2012). Temperature is a cardinal factor governing changes in both biological and ecological systems from the individual to the community level (Goberville et al., 2014). Sea-level rise and extreme climatic events could alter marine habitats by modifying coastal landscapes and beach morphology (Harris et al., 2011).

Along the French coast of the Southern Bight of the North Sea, the “Hemmes de Marck” is the only major muddy-sand beach representing an attractive feeding area for shorebirds (Marzec and Luczak, 2005; Spilmont et al., 2009). However, the Calais harbour extension and a seawall construction in 1984 induced the destruction of two main habitats: a pond/marsh area and the aerial dunes as well as a high modification of the hydro-sedimentary dynamics and processes in this area (Richard et al., 1980; Hequette and Aernouts, 2010). In the present study, we investigated spatio-temporal changes in both muddy-sand beach communities and potential consequences on staging wintering shorebird populations. First, we compared the spatial distribution of the macrobenthic communities between the year 1982 (i.e. two years before the harbour extension) and the year 2010 (i.e. 26 years later). We then evaluated year-to-year changes in shorebird abundances from 1980 to 2012 to identify a possible relationship with changes in their food resources (i.e. macrobenthic communities). Finally, we discussed the implementation of management plans for effective shorebird conservation strategies.

2. Materials and methods

2.1. Study site

Highly impacted by anthropogenic activities, the French coast of the Southern Bight of the North Sea has three important harbours: Boulogne-sur-Mer (fishing activities), Calais (passenger travels) and Dunkerque (freight transport), constructions which have caused a decrease in habitat availability for many species (Richard et al., 1980). This part of the coast is mainly constituted by small estuarine areas and dissipative beaches (Rolet et al., 2014). Amongst these dissipative beaches, “The Hemmes de Marck” beach, located less than 5 kilometres east from Calais harbour (Northern France; Fig. 1), is of great importance for wintering and staging shorebirds because of its broad intertidal zone (up to 1500 m width), its muddy-sand patches and its location on the East



Fig. 1. Location of the study site.

Atlantic flyway, a biogeographic entity encompassing the Atlantic coasts of Europe (Greenland included) and West Africa (Marzec and Luczak, 2005; Delany et al., 2009). The tidal regime is semi-diurnal and macrotidal, the tidal range decreasing from 6.4 m in Calais to 5.6 m in Dunkerque (SHOM, 1968). Due to sand supply generated by the onshore migration and coastal welding of a near-shore sand bank, this site is the only in significant accretion in the region (Reichmüth and Anthony, 2007; Hequette and Aernouts, 2010).

2.2. Sampling strategy

Sampling was carried out in autumn 1982 and 2010. To avoid potential biases due to any sampling changes, we used the same sampling strategy in 2010 than in 1982. For both periods, 17 stations (with three replicates per station) were sampled. Samples were collected with a corer (1/40 m² down to a depth of 0.25 m) and washed through a 1 mm mesh sieve. After sieving, all samples were immediately fixed and preserved in an 8% formaldehyde-seawater solution. At each station, one sediment core was sampled for granulometry analysis.

2.3. Laboratory work

In the laboratory, the sieved samples were sorted and macrobenthic organisms were counted and identified to the species level, except for Oligochaetes, Nematodes and some damaged amphipods (which represent 1% and 2% of the total abundance in both 1982 and 2010). Faunal densities were expressed as the number of individuals per m² (ind m⁻²). Biomass was determined as ash free dry weight (g of AFDW m⁻² after 6 h drying at 520 °C) for each station (ICES, 1986). Granulometry was analysed by dry sieving through a nested series of sieves with mesh sizes decreasing from 5 to 0.05 mm. Sediment grain size was grouped into six categories according to the Larssonneur (1977) classification: mud (<0.05 mm), fine sands (≥0.05–0.2 mm), medium sands (≥0.2–0.5 mm), coarse sands (≥0.5–2 mm), fine gravels (≥2–5 mm) and coarse gravels (≥5–20 mm).

2.4. Statistical analysis and mapping of macrobenthic communities

For each sampling year (1982 and 2010), macrobenthic assemblages were identified following the methods recommended by Clarke and Warwick (2001). Average agglomerative clustering and non-metric multidimensional scaling (MDS) analyses were computed on Bray–Curtis similarity matrices after fourth root transformation of species abundances to moderate the influence of dominant species (Clarke and Warwick, 2001). ANOSIM randomisation test (Clarke and Green, 1988) was performed to test the statistical significance of the groups obtained from the previous classification within each year. Discriminating species, which significantly ($p < 0.05$) contributed to segregate the different groups, were identified using the similarity percentage routine (SIMPER). A non-parametric (permutational; 999 permutations) multivariate analysis of variance (PERMANOVA; Anderson, 2001) was used to test hypothesis about macrobenthic assemblage differ-

ences between the two sampling years (1982 and 2010). All analyses were performed with the Plymouth Routines in Multivariate Research (PRIMER[®]) software version v6 (Clarke and Gorley, 2006). Macrobenthic communities identified by multivariate analyses (cluster and MDS) were then combined with the ‘Direct Field Observation’ (DFO) method proposed by Godet et al. (2009) and habitats were determined using the EUNIS classification (Davies et al., 2004; Connor et al., 2004). The different habitats obtained were then mapped in both 1982 and 2010 using aerial photographs (© Ortho Littorale 2000) coupled with a Geographic Information System (ArcGIS 10[®]). From this mapping and for both years, surfaces of each macrobenthic communities were calculated based on the beach surface during low water of spring tides. Mann–Whitney–Wilcoxon and Kruskal–Wallis tests (Zar, 2014) were respectively used to test temporal (1982 versus 2010) and spatial (within 1982 and 2010) differences ($p < 0.05$) in densities, biomasses and species richness for each macrobenthic community.

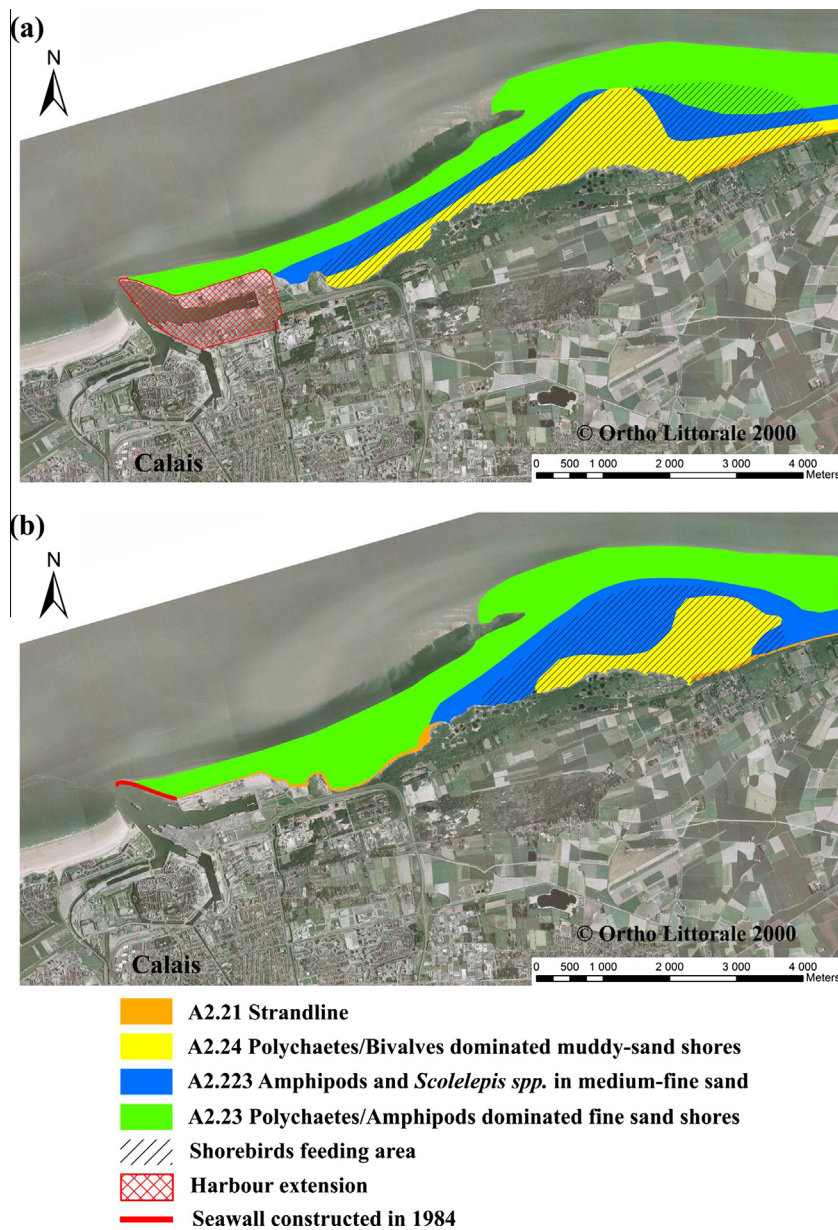


Fig. 2. Spatial distribution of macrobenthic communities in the “Hemmes de Marck” beach according to the EUNIS classification (coloured) and the main area of staging and wintering shorebirds (hatched): (a) in 1982 (i.e. two years before the Calais harbour extension) and (b) in 2010 (i.e. 26 years later). The hatched red area corresponds to the area of harbour extension and seawall construction, absent in 1982. The red line represents the seawall, built in 1984. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

2.5. Long-term changes in shorebird populations

Changes in coastal shorebird abundances in the studied area were investigated using data from annual reports of the wintering shorebirds monitoring programme (mid-January counts) conducted from 1980 to 2012 (except in 2006 and 2007) in the context of the European wetland bird survey (Wetlands International; Mahéo, 1980 to 2012). Because rare species may reflect stochastic sampling effects (Poos and Jackson, 2012), decrease the signal-to-noise ratio (Borcard et al., 2011) and cause analytical issues (Legendre and Legendre, 2012), only shorebirds with a presence >2% over the period 1980–2012 were selected (99% of the total abundance; supplementary material appendix A; in bold). This procedure allowed the selection of 5 species: Red knot *Calidris canutus islandica*, Sanderling *Calidris alba*, Dunlin *Calidris alpina*, Oystercatcher *Haematopus ostralegus* and Grey plover *Pluvialis squatarola* (supplementary material appendix A; in bold). Since species abundance data (number of shorebirds counted during the period) exhibited skewed distributions, data were log-transformed before performing further analysis (Jolliffe, 2005).

To extract major long-term changes in both the abundance and composition of coastal shorebird populations in the “Hemmes de Marck” beach from 1980 to 2012, a standardised principal component analysis (PCA for table with missing data; Bouvier, 1977) was performed on the correlation matrix (30 years × 5 species) and the first two principal components were retained for further examination. This approach allowed in a single analysis (1) the characterisation of the main long-term pattern in species, (2) the examination of synchronicity (the correlation between each species and the principal components) and (3) the detection of potential temporal discontinuity (Legendre and Legendre, 2012).

As a complement, individual species trends were tested using a non-parametric Spearman rank correlation (ρ) between observations and time. Significance was evaluated with 1000 permutations (Legendre and Legendre, 2012). Analyses were performed with the “trend.test” function of the R package “Pastecs” (Grosjean and Ibanez, 2002).

2.6. Shorebirds spatial distribution

To identify feeding areas of shorebirds in the tidal flat, the study area was visited 10 times during January following macrobenthos sampling (i.e. 1983 and 2011) at low tide ± 2 h. During each visit, all the feeding birds were mapped. Birds were observed through a 40× (Kowa TS-1 in 1983) and 20–60× zoom (Leica apo-televid in 2011) by a single observer from a vantage point 50–1000 m from the birds, and level with or above it.

The synthesis of the feeding areas data were mapped for both 1983 and 2011 winter periods using the mapping software ArcGIS 10[®] and overlaid on macrobenthic data independently obtained.

3. Results

3.1. Distribution of macrobenthic communities before the harbour extension (in 1982)

Three macrobenthic assemblages were distinguished in 1982 by the cluster and MDS analyses (MDS stress 0.13; ANOSIM 0.78; $p < 0.001$; supplementary material appendix B.1).

The first assemblage was the Polychaetes/Bivalves community dominated by muddy-sand (A2.24 according to the EUNIS classification). Located in the upper intertidal part of the entire study site and in the mid shore in the centre of the study area (in yellow; Fig. 2a), this community covered 4.72 km² of the intertidal area in 1982 (Table 1). It was dominated by the amphipod *Corophium arenarium* (68%) and the gastropod *Peringia ulvae* (28%).

The second community was located in the mid shore (in blue; Fig. 2a), covered 3.53 km² of the studied beach (Table 1) and corresponded to the Amphipods and *Scolecopsis* spp. in littoral medium-fine sand community (A2.223). The main species were the isopods *Eurydice* spp. (28%), the amphipods *Bathyporeia* spp. (19%) and the polychaete *Scolecopsis squamata* (8%).

The third assemblage, the Polychaetes/Amphipods dominated fine sand shores community (A2.23), was located in the lower shore of the study site (in green; Fig. 2a) and covered a surface of 8.14 km² (Table 1). It was dominated by the amphipods *Bathyporeia* spp. (15%), *Haustorius arenarius* (17%) and *Urothoe brevicornis* (9%), and the polychaete *Nephtys cirrosa* (5%).

These three macrobenthic communities had similar densities and biomasses (Table 1). After application of a Kruskal–Wallis test (threshold $p < 0.05$), we only detected a significant difference between sandy community species richness (A2.23; 9.0 ± 3.2 species; Table 1) and muddy-sand community species richness (A2.24; 4.7 ± 1.9 species; Table 1).

The strandline (A2.21), located along the dunes, was determined using the DFO method as no benthic sampling was performed in this area (in orange; Fig. 2a). This community covered an area of 0.26 km² (Table 1).

3.2. Distribution of macrobenthic communities 28 years later (in 2010)

While the cluster and MDS analyses applied for data sampled in 2010 revealed the same EUNIS communities as those identified in

Table 1
Mean density (ind m⁻²), mean biomass (g m⁻²), mean species richness and associated standard deviations (SD), and areas (in km²) for each macrobenthic community based on the EUNIS classification in 1982 and 2010. Changes in the area between the two periods are expressed in percentage (%; increase in black and decrease in red).

Macrobenthic communities (EUNIS classification)	Mean density (ind.m ⁻²) ± SD		Mean biomass (g.m ⁻²) ± SD		Mean species richness ± SD		Area (km ²)		Evolution between 1982 and 2010	
	1982	2010	1982	2010	1982	2010	1982	2010		
A2.21 Strandline	NaN	NaN	NaN	NaN	NaN	NaN	0.26	0.43	65%	↑
A2.24 Polychaetes/Bivalves dominated muddy sand shores	3666 ± 5551	24335 ± 20902	1.56 ± 2.07	10.97 ± 8.59	4.7 ± 1.9	8.0 ± 3.0	4.72	2.08	56%	↓
A2.223 Amphipods and <i>Scolecopsis</i> spp. in littoral medium-fine sand	392 ± 196	1727 ± 2898	1.21 ± 2.50	0.57 ± 0.70	6.2 ± 2.1	6.3 ± 2.1	3.53	5.46	55%	↑
A2.23 Polychaetes/Amphipods dominated fine sand shores	278 ± 120	184 ± 124	1.38 ± 1.70	0.17 ± 0.15	9.0 ± 3.2	6.8 ± 3.1	8.14	8.68	7%	↑

1982 (i.e. A2.24, A2.223 and A2.23; MDS stress 0.12; ANOSIM 0.53; $p < 0.001$; supplementary material appendix B.2), the multivariate analysis performed on macrobenthic assemblages displayed a significant effect of years (PERMANOVA: Pseudo- $F = 2.3214$; $p < 0.05$).

Indeed, the Polychaetes/Amphipods dominated fine sand community appeared more dispersed in the MDS than 28 years before (supplementary material appendix B.2). Similar patterns were found, but to a lesser extent, for the Amphipods and *Scolecipis spp.* in littoral medium-fine sand community. While the dominant species in each community were the same, densities, biomasses and the distribution of communities were highly modified.

The Polychaetes/Bivalves dominated muddy-sand community (in yellow) showed higher densities in 2010 (Mann–Whitney–Wilcoxon test, $p < 0.05$; Table 1) and its biomass increased by a factor of 7 between 1982 and 2010, due to high densities of both *P. ulvae* and *C. arenarium* (80% and 14% of the total abundance, respectively). Densities and biomasses were significantly higher in this muddy-sand community than in the two other sandy communities identified in 2010 (Kruskal–Wallis test, $p < 0.05$). The amphipod *Bathyporeia pilosa* (42%), the polychaete *Pygospio elegans* (23%) and the isopods *Eurydice spp.* (10%) dominated the Amphipods and *Scolecipis spp.* in littoral medium-fine sand community (in blue). The Polychaetes/Amphipods dominated fine sand shores community (in green) was dominated by the polychaetes *S. squamata* and *N. cirrosa* (29% of the total abundance), the crustaceans *Eurydice spp.* (15%) and *Bathyporeia pelagica* (6%).

A major spatial reorganisation of benthic communities occurred between 1982 and 2010 (Fig. 2): the muddy-sand community dominated by Polychaetes and Bivalves lost 56% of its surface (2.08 km² in 2010 versus 4.72 km² in 1982) whereas coverages of other communities increased (65% for the strandline, 55% for the Amphipods and *Scolecipis spp.* in littoral medium-fine sand community and 7% for the Polychaetes/Amphipods dominated fine sand shores community; Table 1). The muddy-sand community disappeared, firstly from the western part of the studied area, replaced by the Polychaetes/Amphipods dominated fine sand shores community, and secondly from the highest tidal levels replaced by the strandline and the Amphipods and *Scolecipis spp.* in littoral medium-fine sand community.

3.3. Long-term changes in shorebird abundances

Year-to-year changes in the first principal component (PC1; 41% of the total variability) of the PCA applied on shorebird abundances showed low values (mostly negative) of the component from 1980 to the mid-90s, followed by a rapid increase in the trend and relatively high values (mostly positive) from 1996 until 2012 (Fig. 3a). Examination of the first eigenvector indicated that Sanderling (*C. alba*), Oystercatcher (*H. ostralegus*) and, to a lesser extent, Red knot (*Calidris canutus islandica*) were positively correlated to the PC1 (Fig. 3b), suggesting an increase in their abundances. In contrast, Grey plover (*P. squatarola*) and Dunlin (*C. alpina*) were negatively correlated to this component (Fig. 3b), indicating a decline in their abundances over the last 30 years. The second principal component (PC2; 27% of the total variability) appeared more affected by episodic events and no major trend was detected (supplementary material appendix C.1). Long-term changes in the PC2 showed low values of the component from 1980 to the mid-90s, followed by an alternation between positive and negative values. Examination of the second eigenvector indicated that Red knot and Dunlin predominantly contributed to changes, revealing a significant reduction in their abundances in 1998–1999 and 2003–2004 (supplementary material appendix C.2).

Looking at each species trend for the period 1980–2012, Red knot, Sanderling and Oystercatcher abundances significantly

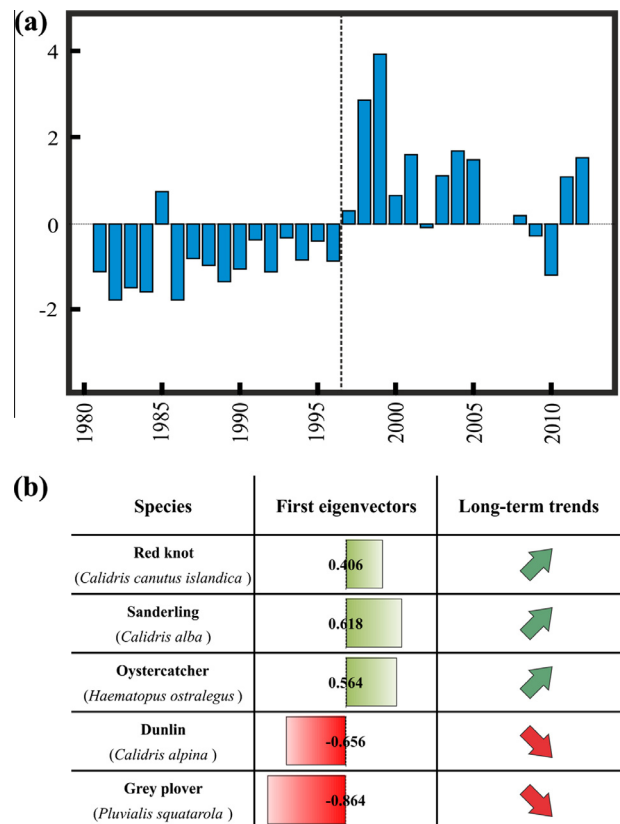


Fig. 3. Long-term changes in coastal shorebird abundances in the “Hemmes de Marck” beach (1980–2012). (a) First principal component (PC1) calculated from a standardised Principal Component Analysis (PCA) performed on coastal shorebird abundances (41% of the total variability). The vertical dashed line separates periods before and after 1997. (b) First normalised eigenvectors. The width of the histogram represents the value of the eigenvector (positively in green and negatively in red). Arrows indicate the trend of each species in relation to the PC1. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

increased (Spearman rank correlation ρ of 0.35 ($p < 0.05$), 0.56 ($p < 0.01$) and 0.42 ($p < 0.05$), respectively; Fig. 4a–c), while Grey plover significantly decreased ($\rho = -0.50$, $p < 0.005$; Fig. 4d). No significant trend was noted for Dunlin (Fig. 4e) and the total shorebird abundances (Fig. 4f). Looking at each species trend before and after 1997 (i.e. change detected by examination of the first principal component; Fig. 3a), Sanderling was the only species with a significant increasing trend ($\rho = 0.41$, $p < 0.05$) between 1980 and 1996 (Fig. 4b). No significant trend was observed for the 1997–2012 period.

3.4. Associations between shorebirds and macrobenthic communities

In 1982 and 2010, feeding shorebirds were located in the high and mid shore in the centre of the study area (Fig. 2). They were also found in the high shore of the western part of the beach in 1982 (Fig. 2a).

In 1982, 56% of the area used by shorebirds was located in the muddy-sand community dominated by Polychaetes and Bivalves, 31% in the Amphipods and *Scolecipis spp.* in littoral medium-fine sand community, 11% in the fine sand community dominated by Polychaetes and Amphipods and only 2% in the strandline.

In 2010, concurrent with changes in macrobenthic communities (i.e. in densities, biomasses and spatial distribution), our results revealed changes in shorebird feeding zones (Fig. 2b): 48% of the feeding area was located in the muddy-sand community

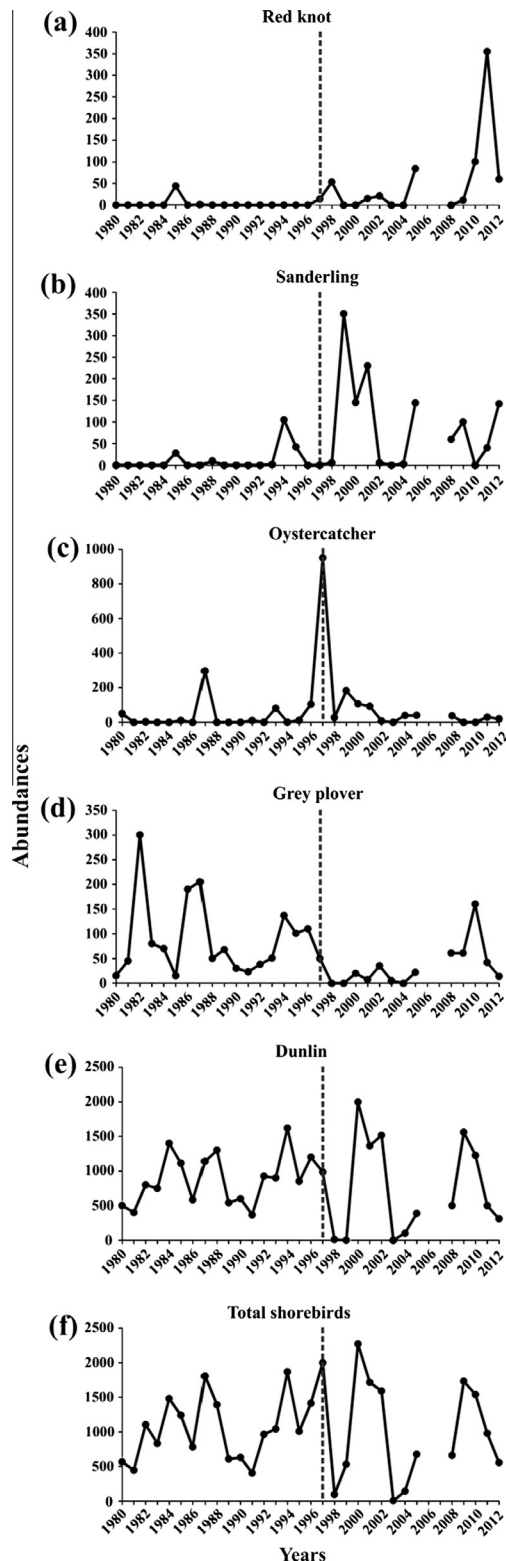


Fig. 4. Shorebird abundances in the “Hemmes de Marck” beach from 1980 to 2012 for: (a) Red knot, (b) Sanderling, (c) Oystercatcher, (d) Grey plover, (e) Dunlin and (f) the sum of all shorebird species. The vertical dashed line separates periods before and after 1997.

dominated by Polychaetes and Bivalves, 51% in the Amphipods and *Scolecipis spp.* in littoral medium-fine sand community and 1% in the strandline. No bird was observed feeding or foraging in the fine sand community dominated by Polychaetes and Amphipods.

4. Discussion

In a preliminary study of the potential impact of the Calais harbour extension, Richard et al. (1980) speculated on a spatial modification of sediment characteristics with a huge reduction in muddy sediments. This predicted reduction occurred rapidly (Luczak and Dewarumez, pers. obs.). However, this anthropogenic forcing does not appear to influence all the regions of the French coast of the Southern Bight of the North Sea. For instance, the Gravelines beach, located 10 km east from the Hemmes de Marck and characterised by the same four macrobenthic communities as those determined in our study site (Rolet et al., 2014), was not consistently impacted over the period 1978–2013 (Dewarumez, 1978–2013). This statement raised the following questions: Did the harbour extension influence the distribution of macrobenthic communities in the Hemmes de Marck beach? Did this anthropogenic perturbation propagate through the food web to influence top-predators such as wintering shorebirds?

The first hypothesis was supported by analyses that the harbour extension led to a drastic reduction in the muddy-sand community and a spatial reorganisation of macrobenthic communities. However, the second hypothesis was partially supported. No direct causal relation between food availability and changes in shorebird abundances was detected. Ecological processes that influence shorebird populations appear more complex than expected.

4.1. Changes in the spatial distribution of intertidal macrobenthic communities

Substantial changes in the spatial distribution of macrobenthic communities were detected in the “Hemmes de Marck” beach between 1982 and 2010. In 1982, before the Calais harbour extension and the seawall construction (in 1984), a muddy-sand community dominated by Polychaetes and Bivalves, occupied the major part of the intertidal area, whereas between 1982 and 2010, the Amphipods and *Scolecipis spp.* in littoral medium-fine sand community nearly doubled its surface. Hequette and Aernouts (2010) recently suggested an influence of the Calais harbour wall on both the shoreline dynamic and the sedimentary environment in the beach east of Calais. While mud constituted 12% of the sediment in this area in 1982, it only represented 0.03% in 2010. These changes in sediment grain size induced a spatial reorganisation and a turn-over in macrobenthic fauna: species living in muddy-sand sediment disappeared from the eastern and western parts of the area (i.e. *C. arenarium* and *P. elegans*) and were replaced by sand affinity species (i.e. *S. squamata* and *N. cirrosa*) or opportunistic species such as Oligochaeta and Nematoda. This result is in accordance with Ahn and Choi (1998) who observed an increase in coarse sediments and a shift in species dominance in an intertidal sandflat on the west coast of Korea after a seawall construction. At the same time, the surface of the littoral medium-fine sand community dominated by Amphipods and *Scolecipis spp.* increased by 56% in surface area and its faunal composition appeared more heterogeneous in 2010 than in 1982. This pattern is the consequence of an ecosystem reorganisation which is characteristic of a complex adaptive system (Levin, 1999; Frontier et al., 2008). Our study suggests that the seawall construction caused major changes in hydrological conditions and sedimentary composition that directly impacted the spatial distribution of macrobenthic communities in the “Hemmes de Marck” beach. Such alteration, by propagation through the food web, should be expected to influence higher trophic levels (e.g. fishes, shorebirds; Van de Kam et al., 2004).

4.2. Long-term changes in shorebird abundances and interactions with macrobenthic communities

While a patent influence of the seawall construction was observed on macrobenthic species, leading to a spatial reorganisation of these communities, no major change in overall shorebird abundances was detected. Total shorebird abundances remained stable (approximately 1000 shorebirds; mean 1045 ± 504), but with higher fluctuations post-1997. During the period 1980–2012, the trends in wintering shorebird abundances matched with those observed at larger scales at the species level (Delany et al., 2009; Wetlands International, 2014).

Since the last decade, the study site has hosted increasingly important Knot numbers. Even if no fluctuation with any clear trend was measured on long-term at the global flying population (Wetlands International, 2014), recent increases in Red knot were also observed in the U.K and the Netherlands over the ten seasons prior to 2006–2007 (Thaxter et al., 2010; Hornman et al., 2011; Balmer et al., 2013). *Macoma balthica*, *Cerastoderma edule* and *P. ulvae* are the mollusc species that dominate the diet of the Knot across Western Europe (Quaintenne et al., 2010). *P. ulvae* appeared particularly abundant in the muddy-sand community (A2.24) and might therefore represent a safe and predictable stock for this molluscivore shorebird (Quaintenne et al., 2013).

Trends observed for Dunlin, Grey plover and Sanderling in the study site were congruent with the pattern observed at the global flyway populations (Wetlands International, 2014). We stress that the rise of Sanderling is locally related to the spatial extension of the “Amphipods and *Scolecopsis* spp. in littoral-medium fine sand community” (+55% between 1982 and 2010). This benthic community hosted a higher number of shorebirds in 2010 (+32%) and provided an important food resource for this shorebird species: e.g. *Bathyporeia* spp. and *S. squamata* (Smit and Wolf, 1981; Vanermen et al., 2009). This pattern is the synergistic result of a cross-scale interaction (Frontier et al., 2008): a local evolution of macrobenthic communities that turns out to be a huge food resource area in the context of an overall increase in the Sanderling flyway population. A closer examination of time series of Grey plover revealed an evolution similar to that observed in the U.K: wintering number increased from the 1980s to the mid-90s and has since declined. At a larger spatial scale, it remains unclear whether these changes reflect a large-scale redistribution in response to climate change (Maclean et al., 2008) or a population decline (Delany et al., 2009).

While a long-term decline in Oystercatcher occurred at the flyway population at large scale (−1.6% p.a. 1983–2007; Wetlands International, 2014), a significant increase in this species occurred during the overall period in the “Hemmes de Marck” beach. This feature may be related to fluctuations amongst regions (Austin et al., 2000). As part of a refuge zone in Northern France (Marzec and Luczak, 2005), the “Hemmes de Marck” beach holds a substantial number of wintering Eurasian Oystercatcher during severe winter conditions (Camphuysen et al., 1996) as observed in 1996/1997 (Marzec and Luczak, 2005). Biogeographic movements in response to cold weather appear an important climate-related driving force behind interannual changes at this site scale (Maclean et al., 2008) with a longer-time consistent change that could be explained by a buffer effect at a regional scale (Gill et al., 2001; Marzec and Luczak, 2005; Maclean et al., 2008; Dolman, 2012). In this context, mussel cultivation close to the “Hemmes de Marck” beach might be an attractive factor for this species (Goss-Custard, 1996; Caldwell et al., 2003; Roycroft et al., 2004).

In our study, we did not detect an immediate response of shorebirds to modifications in macrobenthic communities. The distribution and availability of food resources did not appear to be the

main driver of shorebird populations during the period 1980–2012 in our study site, i.e. at a local spatial scale. However, our results revealed a major modification in shorebird abundances circa 1996–1997, a change already observed at larger spatial scale for Grey plover, Oystercatcher and Knot. A concomitant abrupt change in the mid-90s has already been observed in both terrestrial and marine realms: e.g. short-distance migratory raptors at the European scale (Jaffré et al., 2013), trophic network in the North-east Atlantic from zooplankton to Balearic Shearwater (*Puffinus mauretanicus*; Luczak et al., 2011), or a pronounced abrupt change in the North Sea ecosystem from sea to land with respect to larvae and adults swimming crabs and one of their main predator, lesser black-backed Gull (*Larus fuscus graelsii*; Luczak et al., 2012, 2013; Schwemmer et al., 2013).

These patterns of synchronous pulsed short-period modification exhibit a close parallelism with large scale climate-induced temperature events (Reid and Beaugrand, 2012; Goberville et al., 2014). Even if not noticed by the authors, this sudden change appeared in the Community Temperature Index (CTI) calculated on shorebird assemblages wintering in France (Godet et al., 2011; see their Fig. 1a), suggesting not a gradual, but an abrupt shift northwards in wintering areas (Maclean et al., 2008).

A major question remains however unanswered: why the cascading effect of anthropogenic perturbation did not impact wintering shorebirds? Food usually appears to be the main factor driving the distribution of shorebirds, and a general relationship between the density of birds in an intertidal area and the amount of food available for a given species exists (Prater, 1981). In the Mont-Saint-Michel bay, of prime importance for wintering shorebirds in France, Eybert et al. (2003) showed that the decrease in four shorebird species (Oystercatcher, Dunlin, Red knot and Bar-tailed godwit *Limosa lapponica*), was related to both a reduction in their preferred preys and an increase in human disturbances (mussel and oyster farming). In the bay of Seine, the reduction by 20% of the mudflat area induced by the “Le Havre” harbour extension could have influenced the mortality and body condition of some shorebird species including Dunlins and Oystercatchers (Durell et al., 2005). Here, the temporal stability in wintering bird number before/after disturbance, combined with a slight modification in the spatial occupation by foraging shorebirds, suggested that (i) before perturbation, the carrying capacity of the site was far from being reached, and (ii) the lower food resource threshold has not been attained. In consequence, shorebird abundances in the “Hemmes de Marck” beach did not appear affected by the Calais harbour extension.

4.3. Implications for management and conservation

Our results revealed that changes in high trophic level species at a local scale are not necessarily a consequence of bottom-up effects propagating through a food web. Despite drastic changes in macrobenthic communities, shorebird abundances in the “Hemmes de Marck” beach appear more related to large-scale species trends (Maclean et al., 2008; Godet et al., 2011). These results highlight the need to assess the extent to which wintering shorebird assemblages could be impacted by the conjunction of local, regional and global influences.

If future constructions are planned on coastal environments, some caution would be required to alleviate potential consequences on intertidal areas and its benthic fauna. As we showed, some direct consequences might be anticipated (e.g. changes in macrobenthic communities). However, post-development consequences at the food web level (e.g. on top-predators) appear harder or even impossible to predict accurately because of the multiple non-linear interactions at entangled smaller/larger spatio-temporal scales (Levin, 1998, 2003; Frontier et al., 2008).

Acknowledgments

This work was carried out in the framework of the MACROFONE programme funded by the region Nord – Pas-de-Calais and FRB. The authors are grateful to the Groupe Ornithologique et Naturaliste du Nord – Pas-de-Calais (GON) for providing shorebirds data and to J.M. Dewarumez, C. Maillard, J. Prygiel, J. Orange, D. Menu, V. Serreau, T. Luczak and M. Jaffré for their help during benthic sampling. We are also grateful to the handling editor Vincent Devictor and to the two anonymous referees for their helpful comments and suggestions, which improved this paper.

Appendix A. Supplementary material

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2015.02.016>.

References

- Ahn, I.Y., Choi, J.W., 1998. Macrobenthic communities impacted by anthropogenic activities in an intertidal sand flat on the west coast (Yellow Sea) of Korea. *Mar. Pollut. Bull.* 36, 808–817. [http://dx.doi.org/10.1016/S0025-326X\(98\)00061-7](http://dx.doi.org/10.1016/S0025-326X(98)00061-7).
- Anderson, M.J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral. Ecol.* 26. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x>.
- Austin, G.E., Peachell, I., Reyhnsch, M.M., 2000. Regional indexing of waders in Britain. *Bird Study* 47, 352–371. <http://dx.doi.org/10.1080/00063650009461195>.
- Balmer, D.E., Gillings, E., Caffrey, B., Swann, B., Downie, I., Fuller, B., 2013. *Birds Atlas 2007–11: The Breeding and Wintering Birds of Britain and Ireland*. BTO books, Thetford.
- Beaugrand, G., Luczak, C., Edwards, M., 2009. Rapid biogeographical plankton shifts in the North Atlantic Ocean. *Glob. Change Biol.* 15, 1790–1803. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01848.x>.
- Bertasi, F., Colangelo, M.A., Abbiati, M., Ceccherelli, V.U., 2007. Effects of an artificial protection structure on the sandy shore macrofaunal community: the special case of Lido di Dante (Northern Adriatic Sea). *Hydrobiologia* 586, 277–290. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-007-0701-y>.
- Borcard, D., Gillet, F., Legendre, P., 2011. *Numerical Ecology with R*. Springer, New York.
- Bouvier, A., 1977. Programme ACPM. Analyse des composantes principales avec données manquantes. CNRA. Laboratoire de biométrie. Document 77, 17.
- Burger, J., Niles, L., Clark, K.E., 1997. Importance of beach, mudflat and marsh habitats to migrant shorebirds on Delaware Bay. *Biol. Conserv.* 79, 283–292. [http://dx.doi.org/10.1016/S0006-3207\(96\)00077-8](http://dx.doi.org/10.1016/S0006-3207(96)00077-8).
- Burton, N.H.K., 2012. Avian habitat use on the non-estuarine intertidal coast. In: Fuller, R.J. (Ed.), *Birds and Habitat: Relationships in Changing Landscapes*. Cambridge Press University, Cambridge, pp. 334–351.
- Caldow, R.W.G., Beadman, H.A., McGrorty, S., Kaiser, M.J., Goss-Custard, J.D., Mould, K., Wilson, A., 2003. Effects of intertidal mussel cultivation on bird assemblages. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 259, 173–183. <http://dx.doi.org/10.3354/meps259173>.
- Camphuysen, C.J., Ens, B.J., Heg, D., Hulscher, J.B., Meer, J.v.d., Smit, C.J., 1996. Oystercatcher *Haematopus ostralegus* winter mortality in The Netherlands: the effect of severe weather and food supply. *Ardea* 84, 469–492.
- Clarke, K.R., Green, R.H., 1988. Statistical design and analysis for a 'biological effects' study. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 46, 213–226.
- Clarke, K.R., Warwick, R.M., 2001. *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*, second ed. PRIMER-E, Plymouth.
- Clarke, K.R., Gorley, R.N., 2006. *PRIMER v6: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth.
- Connor, D.W., Allen, J.H., Golding, N., Howell, K.L., Lieberknecht, L.M., Northen, K.O., Reker, J.B., 2004. Marine Habitat Classification for Britain and Ireland. Version 04.05. JNCC, Peterborough.
- Davies, C.E., Moss, D., Hill, M.O., 2004. EUNIS Habitat Classification Revised 2004.
- Defeo, O., McLachlan, A., Schoeman, D.S., Schlacher, T.A., Dugan, J., Jones, A., Lastra, M., Scapini, F., 2009. Threats to sandy beach ecosystems: a review. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 81, 1–12. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2008.09.022>.
- Delany, S., Scott, D., Dodman, T., Stroud, D.A., 2009. An atlas of Waders Populations in Africa and Western Eurasia. Wageningen, Wetlands International.
- Dewarumez, J.M., 1978–2013. Chapitre VII: le domaine benthique intertidal. In surveillance écologique et halieutique – site de Gravelines. (35 annual reports). IFREMER, Station Marine de Wimereux et Institut Pasteur de Lille.
- Dolman, P., 2012. Mechanisms and processes underlying landscape structure effects on bird populations. In: Fuller, R.J. (Ed.), *Birds and Habitat: Relationships in Changing Landscapes*. Cambridge Press University, Cambridge, pp. 93–124.
- Dugan, J.E., Hubbard, D.M., McCrary, M.D., Pierson, M.O., 2003. The response of macrofauna communities and shorebirds to macrophyte wrack subsidies on exposed sandy beaches of southern California. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 58, 25–40. [http://dx.doi.org/10.1016/S0272-7714\(03\)00045-3](http://dx.doi.org/10.1016/S0272-7714(03)00045-3).
- Durell, S.E.A., Stillman, R.A., Triplet, P., Aulert, C., Ono, D., Bouchet, A., Duhamel, S., Mayot, S., Goss-Custard, J.D., 2005. Modelling the efficacy of proposed mitigation areas for shorebirds: a case study on the Seine estuary, France. *Biol. Conserv.* 123, 67–77. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2004.10.009>.
- Eybert, M.-C., Geslin, T., Questiau, S., Feunteun, E., 2003. Shorebird community variations indicative of a general perturbation in the Mont-Saint-Michel bay (France). *Comptes Rendus Biologies* 326 (Supplement 1), 140–147.
- Frontier, S., Pichod-Viale, D., Leprêtre, A., Davoult, D., Luczak, C., 2008. *Ecosystèmes: Structure, Fonctionnement, Evolution*. Dunod, Paris.
- Gill, J.A., Norris, K., Potts, P.M., Gunnarsson, T.G., Atkinson, P.W., Sutherland, W.J., 2001. The buffer effect and large-scale population regulation in migratory birds. *Nature* 412, 436–438. <http://dx.doi.org/10.1038/35086568>.
- Goberville, E., Beaugrand, G., Edwards, M., 2014. Synchronous response of marine plankton ecosystems to climate in the Northeast Atlantic and the North Sea. *J. Marine Syst.* 129, 189–202. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2013.05.008>.
- Godet, L., Fournier, J., Toupoint, N., Olivier, F., 2009. Mapping and monitoring intertidal benthic habitats: a review of techniques and a proposal for a new visual methodology for the European coasts. *Prog. Phys. Geogr.* 33, 378–402. <http://dx.doi.org/10.1177/0309133309342650>.
- Godet, L., Jaffré, M., Devictor, V., 2011. Waders in winter: long-term changes of migratory bird assemblages facing climate change. *Biol. Lett.* 7, 714–717. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2011.0152>.
- Goss-Custard, J.D., Verboven, N., 1993. Disturbance and feeding shorebirds on the Exe estuary. *Wader Study Group Bull.* 68, 59–66.
- Goss-Custard, J.D., 1996. *The Oystercatcher: From Individuals to populations*. Oxford University Press, Oxford.
- Grosjean, P., Ibanez, F., 2002. PASTECS. R package for Analysis of Space-Time Ecological Series. User's manual.
- Harris, L., Nel, R., Smale, M., Schoeman, D., 2011. Swashed away? Storm impacts on sandy beach macrofaunal communities. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 94, 210–221. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2011.06.013>.
- Hequette, A., Aernouts, D., 2010. The influence of nearshore sand bank dynamics on shoreline evolution in a macrotidal coastal environment, Calais, northern France. *Cont. Shelf Res.* 30, 1349–1361. <http://dx.doi.org/10.1016/j.csr.2010.04.017>.
- Hornman, M., Hustings, F., Koffijberg, K., Van Winden, E., Sovon, G.Z., Soldaat, L., 2011. Watervogels in Nederland in 2008/2009, SOVON-monitoring rapport 2011/03, Waterdienst-rapport BM 10.24.Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- Hubbard, D.M., Dugan, J.E., 2003. Shorebird use of an exposed sandy beach in southern California. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 58, 41–54. [http://dx.doi.org/10.1016/S0272-7714\(03\)00048-9](http://dx.doi.org/10.1016/S0272-7714(03)00048-9).
- ICES, 1986. Fifth report on the benthos ecology working group. ICES, Ostende, 12–15 may, CM, L. 33p.
- Intergovernmental Panel on Climate Change, I.P.C.C., 2007. *Climate change 2007: The Physical Science Basis*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jaffré, M., Beaugrand, G., Goberville, E., Jiguet, F., Kjellén, N., Troost, G., Dubois, P.J., Leprêtre, A., Luczak, C., 2013. Phenological Shifts in Raptor Migration and Climate. *PLoS One* 8, e79112. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0079112>.
- Jolliffe, I., 2005. *Principal Component Analysis*. Wiley Online Library.
- Larsonneur, C., 1977. *La cartographie des dépôts meubles sur le plateau continental français*. *J. de Res. Oceanogr.* 2, 33–39.
- Legendre, P., Legendre, L., 2012. *Numerical Ecology*. Third English Edition, Amsterdam.
- Levin, S.A., 1998. Ecosystem and the biosphere as complex adaptive systems. *Ecosystems* 1, 431–436. <http://dx.doi.org/10.1007/s100219900037>.
- Levin, S.A., 1999. *Fragile Dominion*. Perseus Publishing, Cambridge.
- Levin, S.A., 2003. Complex adaptive systems: exploring the known, the unknown and the unknowable. *Bull. Am. Math. Soc.* 40, 3–19. <http://dx.doi.org/10.1090/S0273-0979-02-00965-5>.
- Lewis, L.J., Davenport, J., Kelly, T.C., 2003. A study of the impact of a pipeline construction on estuarine benthic invertebrate communities: Part 2, Recolonization by benthic invertebrates after 1 year and response of estuarine birds. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 57, 201–208. [http://dx.doi.org/10.1016/S0272-7714\(02\)00345-1](http://dx.doi.org/10.1016/S0272-7714(02)00345-1).
- Lord, A., Waas, J.R., Innes, J., 1997. Effects of human activity on the behaviour of northern New Zealand dotterel *Charadrius obscurus aquilonius* chicks. *Biol. Conserv.* 82, 15–20. [http://dx.doi.org/10.1016/S0006-3207\(97\)00013-x](http://dx.doi.org/10.1016/S0006-3207(97)00013-x).
- Lord, A., Waas, J.R., Innes, J., Whittingham, M.J., 2001. Effects of human approaches to nests of northern New Zealand dotterels. *Biol. Conserv.* 98, 233–240. [http://dx.doi.org/10.1016/S0006-3207\(00\)00158-0](http://dx.doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00158-0).
- Luczak, C., Beaugrand, G., Jaffré, M., Lenoir, S., 2011. Climate change impact on Balearic shearwater through a trophic cascade. *Biol. Lett.* 7, 702–705. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2011.0225>.
- Luczak, C., Beaugrand, G., Lindley, J.A., Dewarumez, J.M., Dubois, P.J., Kirby, R.R., 2012. North Sea ecosystem change from swimming crabs to seagulls. *Biol. Lett.* 8, 821–824. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2012.0474>.
- Luczak, C., Beaugrand, G., Lindley, J.A., Dewarumez, J.M., Dubois, P.J., Kirby, R.R., 2013. Population dynamics in lesser black-backed gulls in the Netherlands support a North Sea regime shift. *Biol. Lett.* 9, 20130127. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2013.0127>.
- Maclean, I.M.D., Austin, G.E., Rehfsch, M.M., Blew, J., Crowe, O., Delany, S., Devos, K., Deceunink, B., Gunther, K., Laursen, K., Van Roomen, M., Wahl, J., 2008. Climate change causes rapid changes in the distribution and site abundance of birds in winter. *Glob. Change Biol.* 14, 2489–2500. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01666.x>.

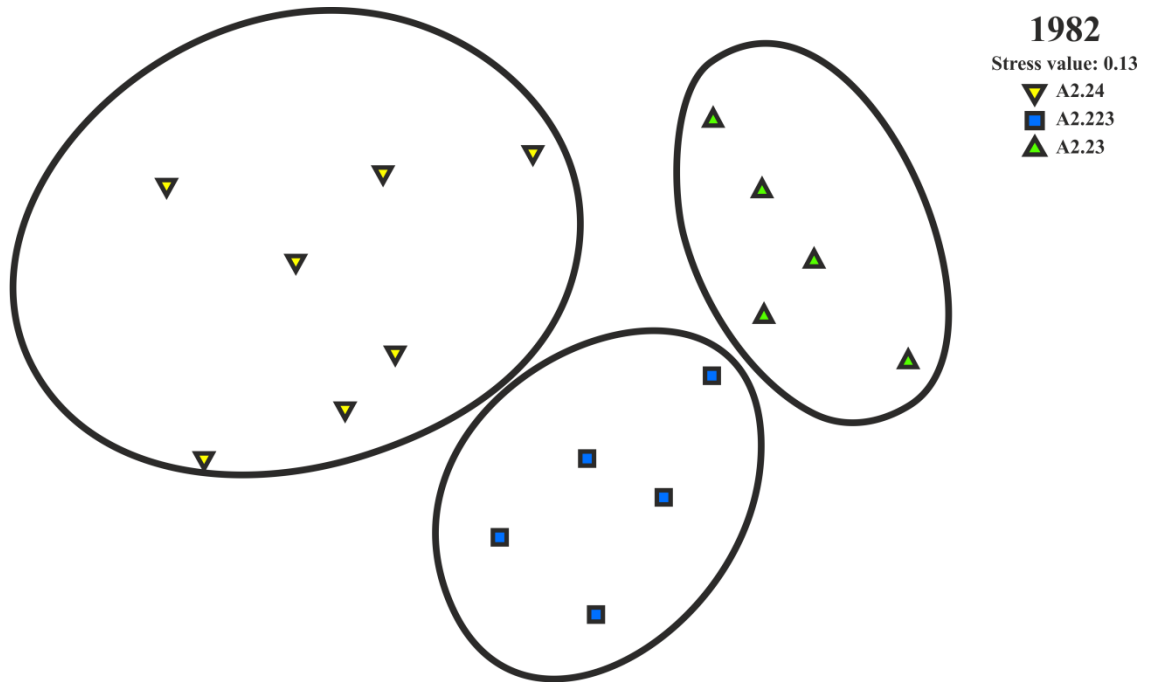
- Marzec, L., Luczak, C., 2005. Statut des limicoles hivernant sur le littoral Nord – Pas-de-Calais (1988–2003). *Aves* 42, 57–67.
- McLachlan, A., Brown, A.C., 2006. *The Ecology of Sandy Shores*. Academic Press, Burlington, Massachusetts.
- McLusky, D.S., Elliott, M., 2004. *The Estuarine Ecosystem. Ecology, Threats and Management*. Oxford University Press, Oxford.
- Parmesan, C., 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37, 637–669. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100>.
- Poos, M.S., Jackson, D.A., 2012. Addressing the removal of rare species in multivariate bioassessments: the impact of methodological choices. *Ecol. Indic.* 18, 82–90. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.10.008>.
- Prater, A.J., 1981. *Estuary Birds of Britain and Ireland*. T&AD Poyser, Calton.
- Quaintenne, G., Van Gils, J.A., Bocher, P., Dekinga, A., Piersma, T., 2010. Diet selection in a molluscivore shorebird across Western Europe: does it show short- or long-term intake rate-maximization? *J. Anim. Ecol.* 79, 53–62. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01608.x>.
- Quaintenne, G., Bocher, P., Ponsero, A., Caillot, E., Feunteun, E., 2013. Contrasting benthos communities and prey selection by Red Knot *Calidris canutus* in three nearby bays of the Channel coast. *Ardea* 101, 81–87. <http://dx.doi.org/10.5253/078.101.0203>.
- Raffaelli, D., Hawkins, S., 1999. *Intertidal Ecology*. Kluwer Academic, Dordrecht/Boston/London.
- Reid, P.C., Beaugrand, G., 2012. Global synchrony of an accelerating rise in sea surface temperature. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 92, 1435–1450. <http://dx.doi.org/10.1017/S0025315412000549>.
- Richard, A., Souplet, A., Dewarumez, J.M., Chamley, H., Colbeaux, J.P., 1980. Etude préalable à l'extension portuaire de Calais (bionomie – sédimentologie). Université des Sciences et Technologies de Lille, contract 1980–015 report, 35p.
- Reichmuth, B., Anthony, E.J., 2007. Tidal influence on the intertidal bar morphology of two contrasting macrotidal beaches. *Geomorphology* 90, 101–114. <http://dx.doi.org/10.1016/j.geomorph.2007.01.015>.
- Rolet, C., Spilmont, N., Dewarumez, J.M., Luczak, C., 2014. Map of the benthic communities of the sandy shores of the Eastern English Channel and the Southern Bight of the North Sea (France). Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences UMR CNRS LOG 8187 report, Wimereux. 30p + two maps.
- Roycroft, D., Kelly, T.C., Lewis, L.J., 2004. Birds, seals and the suspension culture of mussels in Bantry Bay, a non-seaduck area in Southwest Ireland. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 61, 703–712. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2004.07.012>.
- Schlacher, T.A., Thompson, L., 2007. Exposure of fauna to off-road vehicle (ORV) traffic on sandy beaches. *Coast. Manage.* 35, 567–583. <http://dx.doi.org/10.1080/08920750701593402>.
- Schlacher, T.A., Schoeman, D.S., Dugan, J., Lastra, M., Jones, A., Scapini, F., McLachlan, A., 2008. Sandy beach ecosystems: key features, sampling issues, management challenges and climate change impacts. *Mar. Ecol.* 29, 70–90. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1439-0485.2007.00204.x>.
- Schlacher, T.A., Thompson, L., 2012. Beach recreation impacts benthic invertebrates on ocean-exposed sandy shores. *Biol. Conserv.* 147, 123–132. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2011.12.022>.
- Schwemmer, H., Schwemmer, P., Ehrich, S., Garthe, S., 2013. Lesser black-backed gulls (*Larus fuscus*) consuming swimming crabs: an important link in the food web of the southern North Sea. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 119, 71–78. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2012.12.021>.
- SHOM, 1968. Les courants de marée dans la mer de la Manche et sur les côtes françaises de l'Atlantique. No. 550, p. 176, Paris.
- Smit, C.J., Wolf, W.J., 1981. *Birds of the Wadden Sea*. Balkema, Rotterdam.
- Spilmont, N., Denis, L., Denis, L.F., Caloin, F., Courcot, L., Créach, A., Desroy, N., Gevaert, F., Hacquebart, P., Hubas, C., Janquin, M.A., Lemoine, Y., Luczak, C., Migné, A., Rauch, M., Davoult, D., 2009. Impact of the *Phaeocystis globosa* spring bloom on the intertidal benthic compartment in the eastern English Channel: a synthesis. *Mar. Pollut. Bull.* 58, 55–63. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2008.09.007>.
- Spruzen, F.L., Richardson, A.M.M., Woehler, E.J., 2008. Influence of environmental and prey variables on low tide shorebird habitat use within the Robbins Passage wetlands, Northwest Tasmania. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 78, 122–134. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2007.11.012>.
- Thaxter, C.B., Sansom, A., Thewlis, R.M., Calbrade, N.A., Ross-Smith, V.H., Bailey, S., Mellan, H.J., Austin, G.E., 2010. Wetland Bird Survey Alerts 2006/2007: Changes in numbers of wintering waterbirds in the Constituent Countries of the United Kingdom, Special Protection Areas (SPAs) and Sites of Special Scientific Interest (SSSIs). BTO Research Report 556. BTO, Thetford.
- Thomas, K., Kvitek, R.G., Bretz, C., 2003. Effects of human activity on the foraging behavior of sanderlings *Calidris alba*. *Biol. Conserv.* 109, 67–71. [http://dx.doi.org/10.1016/s0006-3207\(02\)00137-4](http://dx.doi.org/10.1016/s0006-3207(02)00137-4).
- Vanermen, N., Stienen, E.W.M., Meulenaer, B.D., Ginderdeuren, K.V., Degraer, S., 2009. Low dietary importance of polychaetes in opportunistic feeding Sanderlings *Calidris alba* on Belgian beaches. *Ardea* 97, 81–87. <http://dx.doi.org/10.5253/078.097.0110>.
- Van de Kam, J., Ens, B.J., Piersma, T., Zwarts, L., 2004. *Shorebirds. An illustrated behavioural ecology* KNNV Publishers, Utrecht.
- Wetlands International, 2014. Waterbird Population Estimates (access 25.03.14) <<http://wpe.wetlands.org>>.
- Zar, H.J., 2014. *Biostatistical Analysis*, fifth ed., Edinburgh.

Appendix A. Percentage (%) of shorebird species encountered in the “Hemmes de Marck” beach over the period 1980-2012. Shorebirds retained for the PCA analysis (with a presence > 2%) are in bold (see “Materials and Methods”).

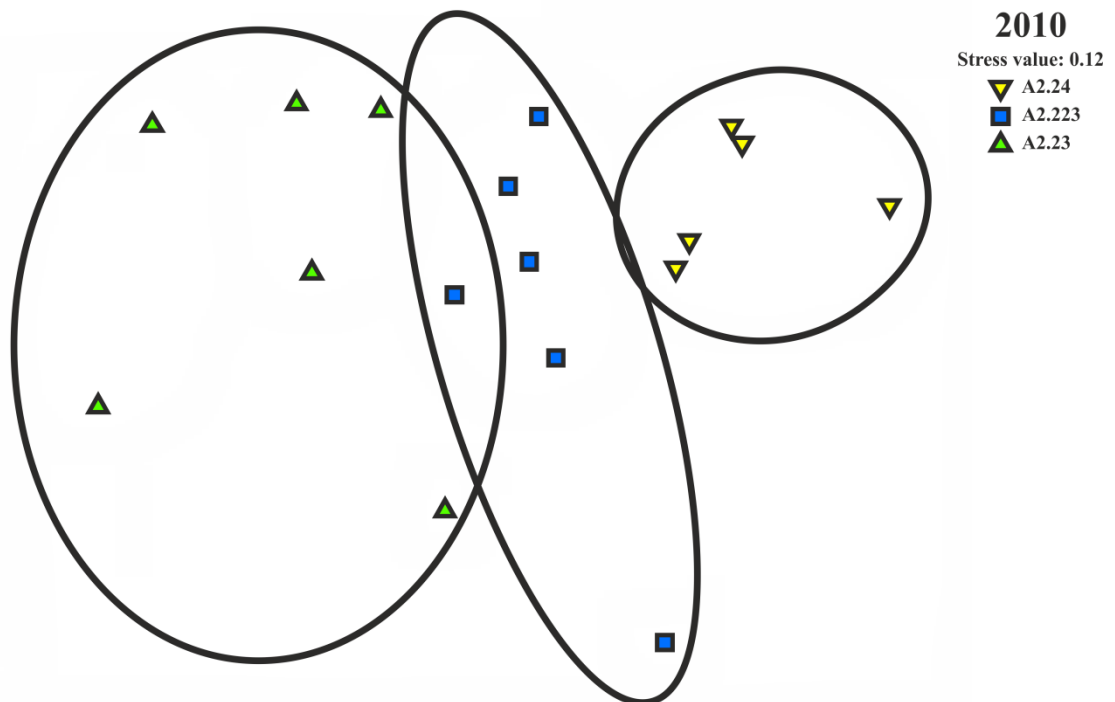
Species	% of abundance for the period 1980-2012
Bar-tailed godwit (<i>Limosa lapponica</i>)	0.17
Black-tailed godwit (<i>Limosa limosa</i>)	0.01
Common redshank (<i>Tringa totanus</i>)	0.06
Common ringed plover (<i>Charadrius hiaticula</i>)	0.18
Dunlin (<i>Calidris alpina</i>)	79.33
Eurasian curlew (<i>Numenius arquata</i>)	0.67
Grey plover (<i>Pluvialis squatarola</i>)	6.25
Kentish plover (<i>Charadrius alexandrinus</i>)	0.01
Oystercatcher (<i>Haematopus ostralegus</i>)	6.55
Red knot (<i>Calidris canutus islandica</i>)	2.36
Sanderling (<i>Calidris alba</i>)	4.41

Appendix B. Multidimensional scaling ordination (MDS) performed on the basis of Bray-Curtis similarity matrix calculated from the 4th root transformed species abundance data of 17 stations performed on the macrobenthic communities for both periods: (1) in 1982 before the extension of Calais harbour and (2) in 2010, 28 years later. According to the EUNIS habitat classification, codes correspond to: A2.24 “Polychaetes/Bivalves dominated muddy sand shores”, A2.223 “Amphipods and *Scolelepis* spp. in littoral medium fine sand” and A2.23 “Polychaetes/Amphipods dominated fine sand shores”. Bubbles correspond to the EUNIS communities identified by the DFO method (Godet et al., 2009).

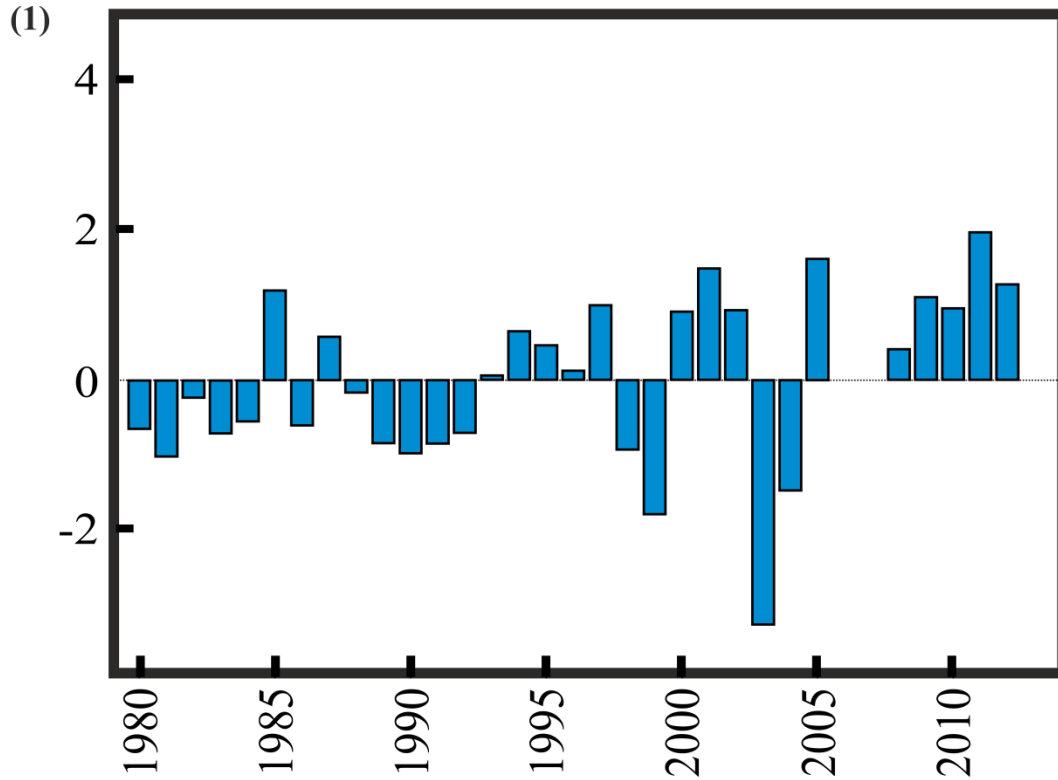
(1)



(2)



Appendix C. Long-term changes in coastal shorebird abundances in the “Hemmes de Marck” beach (1982 to 2012). (1) Second principal component (PC2) calculated from a standardised Principal Component Analysis (PCA) performed on coastal shorebird abundances (27% of the total variability). (2) Second normalised eigenvectors. The width of the histogram represents the value of the eigenvector (positively in green).



(2)

Species	Second eigenvectors
Red knot <i>(Calidris canutus islandica)</i>	0.645
Sanderling <i>(Calidris alba)</i>	0.493
Oystercatcher <i>(Haematopus ostralegus)</i>	0.323
Dunlin <i>(Calidris alpina)</i>	0.668
Grey plover <i>(Pluvialis squatarola)</i>	0.359

VI – Publication 2 : Shorebirds and their food supplies: A human mediated relationship at local scale

Shorebirds and their food supplies: A human mediated relationship at local scale

Céline Rolet, Juliette Fouquet, Nicolas Spilmont & Christophe Luczak

Journal of Applied Ecology, en préparation

Introduction

Every year, millions of shorebirds undertake long-distance migratory movements between high latitude breeding grounds and temperate or tropical wintering areas (Delany et al., 2009). During these periods, shorebird species mainly depend on tidal flats which represent a significant component of their feeding and stopover grounds (McLusky & Elliott, 2004; Van de Kam et al., 2004). In coastal wetlands and estuaries, their spatial distribution, abundance and diversity are influenced by the food resources, which show high variability in composition and availability across the latitudinal gradient of breeding, stopover and wintering grounds (Piersma et al., 1993). Most of shorebirds that forage on intertidal flats are carnivorous and can select from a wide range of prey mainly represented by macrobenthic invertebrates (Moreira, 1997; Newton, 1998; Van de Kam et al., 2004; McLusky & Elliott, 2004). Several studies have demonstrated a positive correlation between shorebird abundance and invertebrate prey densities, especially when patterns are examined across large spatial scales (e.g. entire large estuaries or encompassing regions; Goss-Custard et al., 1977; Van Gils et al., 2006) but when relationships are conducted on finer spatial scales (e.g. across sampling stations spaced 10-100 meters), correlations obtained appear positively weak or are not significant (Colwell & Landrum, 1993; Santos et al., 2009). Conversely, negative correlations are ecologically implausible because a shorebird may ignore, but will not be deterred, by a patch of resources (Folmer et al., 2010).

While the temporal and spatial distribution of the macrobenthic invertebrates predominantly determine the distribution of shorebirds on their feeding areas (Goss-Custard, 1970; Bryant, 1979; Piersma et al., 1993; VanDusen et al., 2012), other factors, such as interference competition (Triplet et al., 1999; Goss-Custard et al., 2006; Van den Hout et al., 2014) and the presence of conspecifics (Folmer et al., 2010) can also play a crucial role. Indeed, this last factor at a given location may signal safety and the availability of resources, inducing followers to select contiguous patches and causing shorebirds to cluster. Nevertheless, this pattern of spatial organisation (i.e. flocking pattern) is not true for interference-sensitive species (Folmer et al., 2010). Furthermore, because intertidal food patches are not all available at the same time, shorebirds should follow itineraries along the best patches available at a given time; so intertidal surfaces really accessible to feed are also an important

component to integrate in studies concerning the spatial distribution of shorebirds in the shore and those of their food resources (Godet et al., 2008; De Smet et al., 2013). A major component of the spatial distribution of shorebirds is the existence of nearby roosting sites (Burton et al., 1996; Van Gils et al., 2006; Dias et al., 2006). Van Gils et al. (2006) showed “ideal” (i.e. foraging shorebirds are omniscient with respect to the quality of each patch of food in their environment) and “non-free” (i.e. travels between sites incurred time and energy costs) foraging shorebirds trade off energy intake rates against travel costs: sites near a roost were skipped in case they offered low food resources and sites offering huge food resources were only used frequently if roosting occurred close by.

Many studies have also shown that the increasing levels of human disturbances in coastal areas are subject to inevitable pressures exerting on shorebird populations (Gill et al., 2001b; Burton et al., 2002a, 2002b; Stillman & Goss-Custard, 2002; Schlacher et al., 2013; Martin et al., 2014). Human activities such as walking, swimming, fishing, hunting, beach camping, the presence of dogs and the use of off road vehicles on sandy shores could directly influence shorebird species (Goss-Custard & Verboven, 1993) by disturbing their foraging behaviour (e.g. less time to feed; Thomas et al., 2003), their roosting behaviour (Peters & Otis, 2007), their breeding success as well as their nesting behaviour (Lord et al., 1997, 2001). Shorebirds put to flight disturbed by people may spend significant amounts of energy flying away (Nudds & Bryant, 2000) and those that had been foraging when disturbed also lose feeding time while moving to alternative feeding habitats, places where interference competition may be intensified because of the increased density of foraging shorebirds (West et al., 2002; Goss-Custard et al., 2006). Thereby, human disturbances may be viewed as a factor which decreases habitat quality and potentially reduces carrying capacities of those habitats (West et al., 2002; Goss-Custard et al., 2003). Hence, when estuarine areas are located at strategic geographical position on flyways, the increasing of both urbanisation and level of recreational activities could pose a threat to stopover shorebird populations. Based on this observation, one of the main conservation priorities for estuaries along the East Atlantic flyway (north-west Europe) is to protect and maintain habitat quality for internationally numbers of shorebirds which use these sites as feeding and roosting grounds (Durell et al., 2006).

Although many studies demonstrated the consistency between shorebird abundance and prey abundance, other also suggested an effect of disturbance on habitat use. It is clearly important to establish whether avoidance of human presence results in use of the feeding areas over the course of a season or whether it is simply a short-term change in spatial distribution that will be reversed at a later period (Gill et al., 1996). Thereby, we investigated relationships between the spatial distribution and abundance of non-breeding shorebirds with their food resources (i.e. macrobenthic invertebrates) in a stopover and wintering small estuary located on the East Atlantic flyway (Canche estuary, Northern France). We examined the potential link between prey and predator at a fine spatial scale and at three seasonal periods: (i) wintering period, (ii) pre-nuptial staging period and (iii) post-nuptial staging period. For each of these three periods, we also examined the relationships between shorebird and human occupancies at the same spatial scale. Our objectives were to determine the extent to which prey abundances and human activities affected the spatial distribution of non-breeding shorebirds in a small tidal flat at a seasonal scale.

Materials and Methods

Study site

Our study was conducted in the Canche estuary (800 ha) located in Northern France along the Eastern coast of the English Channel and at a central position on the East Atlantic flyway (Fig. 1). The Canche estuary is 12 km in length, 1 km maximum in width and is characterised by three main macrobenthic communities: a muddy-sand community dominated by Polychaetes and Bivalves located on the upstream part, a “Amphipods and *Scolecopsis spp.* in littoral-medium fine sand” community located in the centre of the estuary and a “Polychaete/Amphipod-dominated fine sand” community located at the mouth of the estuary (Rolet et al., 2014a; Rolet et al., 2015b). The estuary is characterised by semi-diurnal tide with an average tidal range of about 1 m at neap tides and 6 m at spring tides and can be considered as a macro/hyper-tidal estuary according to the McLusky & Elliott (2004)’s classification.

This site is designed as Special Protection Area (SPA) under the European Bird Directive (79/409/EEC) for the conservation of wild birds, as Site of Community Interest (SCI) under the European Habitat Directive (92/43/EEC) for the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora and is integrated in the Marine Protected Area “Parc Naturel Marin des Estuaires Picards et de la mer d’Opale”. A National Natural Reserve (505 ha) is also present and located in the northern part of the estuary. At the scale of Northern France, from the Somme estuary to the Belgium border, the Canche estuary is the most important site for wintering shorebirds with 2172 ± 1982 individuals and 13 species recorded over the 1988-2013 period (Rolet et al., 2014b). This site is also recognised of international importance for the Sanderling *Calidris alba* (> 1% of the East Atlantic Flyway population; Delany et al., 2009) and of national importance for the Eurasian Curlew *Numenius arquata*. Nevertheless, the Canche estuary is surrounded by three cities: Camiers, Etaples and Le Touquet-Paris-Plage which cause significant anthropogenic disturbances especially during spring and summer periods with the presence of a great number of tourists.

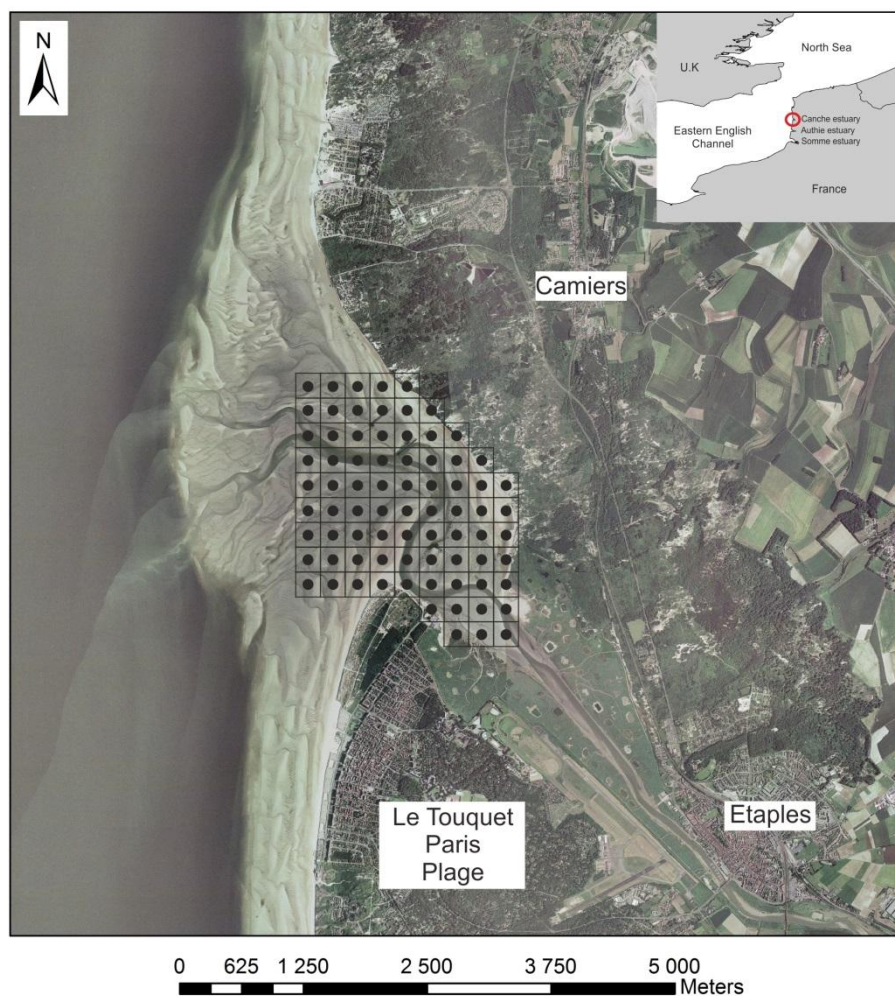


Figure 1. Location of the Canche estuary. The square grid represents the study area and the 78 sampling stations.

Sampling design

The study site, that covered an area of 487.5 ha, was divided into a regular grid of 78 counting and sampling squares of 250m x 250m (Fig. 1) corresponding to a mesh size proved to be the minimum size to position spatial location of observed shorebirds with the least possible error (based on a previous pilot study).

Foraging shorebirds and human presence counts

22 surveys were conducted during weekdays between 1999 and 2000: 9 visits during the wintering period (from December 1999 to March 2000), 5 during the pre-nuptial staging period (from April to May 2000) and 8 during the post-nuptial staging period (from June to October 2000). During each survey, all the foraging birds were counted, identified and located on each square of the grid between

2h before until 2h after low tide. Birds were observed through a telescope 20x (Optolyth TBS 65) by two observers from a vantage point 50-1000 m from the birds to ensure visibility of the entire site as well as a minimal bird disturbance and care was taken to avoid double-counting. At the same time, human presence potentially disruptive for shorebirds were also located and counted but direct responses of shorebirds to disturbances (i.e. vigilance, escape-run, escape-flight) were not recorded. For each period (i.e. wintering, pre-nuptial and post-nuptial periods), the number of foraging birds and humans identified during each visit for each square of the grid were summed to represent the total counts over each period.

Macrobenthos data

Benthic macrofauna was sampling 3 times during the year 2000, each period corresponding to a peak of shorebird abundances in the area (Spilmont et al., 2009; their figure 11): the wintering period (February), the pre-nuptial staging period (May) and the post-nuptial staging period (September). For each survey, three macrobenthos samples were collected: one in the centroid and two at random of the centroid in each square (i.e. 234 sampling stations) with a corer (1/40 m² to a depth of 0.30 m) and washed directly in the field through a 1 mm mesh sieve. After sieving, all samples were immediately fixed and preserved in a 10% formaldehyde-seawater solution. In the laboratory, the sieved samples were sorted and all macrobenthic organisms were counted and identified to the species level, whenever possible. Biomasses were determined as ash free dry weight (g of AFDW. m⁻² after 6h drying at 520°C; ICES 1986) for each station (i.e. sum of the three macrobenthos samples).

Data analyses

As Colwell & Landrum (1993) note that the prey density is not sufficient to define the distribution of shorebirds as the average size of prey at high densities is smaller and therefore prey are less profitable than at lower densities, we used macrobenthic biomass data per m² which appear to be a better descriptor of the relationship predator/prey than macrobenthic density data in our study (Goss-Custard et al., 1977; Kaletja & Hockey, 1993; Piersma et al., 1993).

To test a potential link between birds and their food supplies, shorebird abundances were plotted against the macrobenthos biomasses and a Spearman rank correlation ($p < 0.05$) was calculated (Zar 2014) for each period.

For the three periods and for each square, both the macrobenthos biomasses and the frequency of occupancy by foraging shorebirds (%) were mapped using aerial photograph (© Ortho Littorale 2000) coupled with a Geographic Information System (ArcGIS.10®; ESRI 2011). The frequency of occupancy by both foraging shorebirds (%) and human presence (%) were also mapped for each square for each of the three periods.

To compare potential interactions in space occurring between shorebirds and the presence of humans, we used the spatial segregation coefficient SC_{spatial} proposed by Conratt (1998) as modified by Chessel (2006) to include the case with only one individual. This index is based on the number of shorebirds (x) and the number of humans (y) in each square grid (i). Chessel (2006) demonstrated that the formula for the spatial segregation coefficient SC_{spatial} as formulated by Conratt (1998) was closed to a Chi-squared test on a ($2 \times n$) contingency table:

$$\frac{Khi2}{N} = 1 - \frac{N}{X \cdot Y} \cdot \sum_{i=1}^r \frac{x_i \cdot y_i}{n_i}$$

Where x_i is the number of shorebirds in the i th grid square; y_i is the number of humans in the i th grid square; n_i is the total number of shorebirds and humans in the i th grid square ($n_i = x_i + y_i$); r is the number of grid squares with at least one shorebird or human; X is the total number of shorebirds sampled; Y is the total number of humans sampled and $N=X+Y$. Contrary to the Conratt's coefficient, $Khi2/N$ takes values between 0 and 1. Significance was tested by permutation (9999; Legendre & Legendre, 2012). All statistical analyses were performed using R® (R Core Team 2013).

Results

Relationships between foraging shorebirds and their food resources

We conducted 22 surveys, yielding the observation of a total of 1669 individuals of 15 shorebird species in the Canche estuary. Over the study period, the four main species of foraging shorebirds encountered were the Curlew (*Numenius arquata*; 713 individuals), the Sanderling (*Calidris alba*; 250 individuals), the Ringed Plover (*Charadrius hiaticula*; 217 individuals) and the Dunlin (*Calidris alpina*; 170 individuals), representing 80.9% of the total recorded individuals (Table 1). During the wintering period, 212 individuals were counted in the study site (Table 1) with a mean of 2.72 ± 8.59 individuals by square (Table 2) and their number was three and four times higher during both the pre-nuptial and post-nuptial periods (592 with a mean of 7.59 ± 18.69 individuals by square and 865 individuals with a mean of 11.09 ± 25.28 respectively). However, dominant species were different depending on the studied period. Curlew was the dominant species foraging in the Canche estuary during both wintering (84%) and post-nuptial staging periods (45%) whereas Sanderling dominated during the pre-nuptial staging period (35%).

Table 1. Total counts and frequency of each shorebird species (%) over the studied year and for each period (i.e. wintering, pre-nuptial and post-nuptial periods).

Shorebird species	Over the year		Wintering		Pre-nuptial staging		Post-nuptial staging	
	Counts	%	Counts	%	Counts	%	Counts	%
Curlew (<i>Numenius arquata</i>)	713	42.7	178	84.0	147	24.8	388	44.9
Sanderling (<i>Calidris alba</i>)	250	15.0	-	-	207	34.0	43	5.0
Ringed Plover (<i>Charadrius hiaticula</i>)	217	13.0	-	-	2	0.3	215	24.9
Dunlin (<i>Calidris alpina</i>)	170	10.2	-	-	9	1.5	161	18.6
Grey Plover (<i>Pluvialis squatarola</i>)	80	4.8	-	-	80	13.5	-	-
Oystercatcher (<i>Haematopus ostralegus</i>)	55	3.3	10	4.7	12	2.0	33	3.8
Bar-tailed Godwit (<i>Limosa lapponica</i>)	52	3.1	-	-	27	4.6	25	2.9
Red Knot (<i>Calidris canutus islandica</i>)	52	3.1	-	-	52	8.8	-	-
Common Redshank (<i>Tringa totanus</i>)	50	3.0	-	-	50	8.4	-	-
Turnstone (<i>Arenaria interpres</i>)	10	0.6	7	3.3	3	0.5	-	-
Curlew Sandpiper (<i>Calidris ferruginea</i>)	7	0.4	7	3.3	-	-	-	-
Avocet (<i>Recurvirostra avosetta</i>)	5	0.3	5	2.4	-	-	-	-
Black-tailed Godwit (<i>Limosa limosa</i>)	4	0.2	4	1.9	-	-	-	-
Common Greenshank (<i>Tringa nebularia</i>)	3	0.2	-	-	3	0.5	-	-
Green Sandpiper (<i>Tringa ochropus</i>)	1	0.1	1	0.5	-	-	-	-
Total shorebird abundances	1669		212		592		865	

Concerning the food resources, the mean macrobenthic biomass was 7.54 ± 19.04 g AFDW.m⁻² (Table 2) and was dominated by Molluscs (71.5%), with an important stock of cockle *Cerastoderma edule* (47.9%) and Baltic tellin *Macoma balthica* (20.7%) during the wintering period. In contrast, biomasses appeared less important during the pre-nuptial staging period (a mean of 4.10 ± 8.66 g AFDW.m⁻²; Table 2) with Molluscs (50.1%) and Polychaetes (42.6%) dominated the total biomass. During the post-nuptial staging period, biomasses reached their maximum values with a mean of 48.48 ± 205.01 g AFDW.m⁻² (Table 2). The total biomass was composed by Molluscs (73.4%), Polychaetes (25.7%) and Crustaceans (0.9%).

Table 2. Mean macrobenthic biomasses (g.m⁻²), mean shorebird abundances and mean human abundances with their standard deviations (\pm SD) calculated for the 78 sampling squares and for each studied period.

	Wintering	Pre-nuptial staging	Post-nuptial staging
Macrobenthic biomasses (g.m⁻²)	7.54 ± 19.04	4.10 ± 8.66	48.48 ± 205.01
Shorebird abundances	2.72 ± 8.39	7.59 ± 18.69	11.09 ± 25.28
Human abundances	0.95 ± 1.59	2.64 ± 7.59	4.54 ± 7.97

Whatever the studied period, no relation was found between foraging shorebirds and their food resources at the estuary scale (Spearman rank correlation; $p > 0.05$ for each period; Fig. 2). Moreover, the results of correlations appeared congruent with the spatial distribution of both the highest macrobenthic biomasses and the shorebird occupancy: areas rich in food resources appeared under and/or no exploited at low tide ± 2 h (Fig. 3). Indeed, although the highest biomasses were always located on the upstream part of the estuary whatever the studied period (Fig. 3); the foraging shorebirds were not present in these areas with potential huge food resources. They were mainly located along the Canche River and in the eastern part of the estuary during the wintering period. They feed in the western part of the estuary during the pre-nuptial staging period whereas they were mainly encountered in both the western and eastern parts during the post-nuptial staging period (Fig. 3).

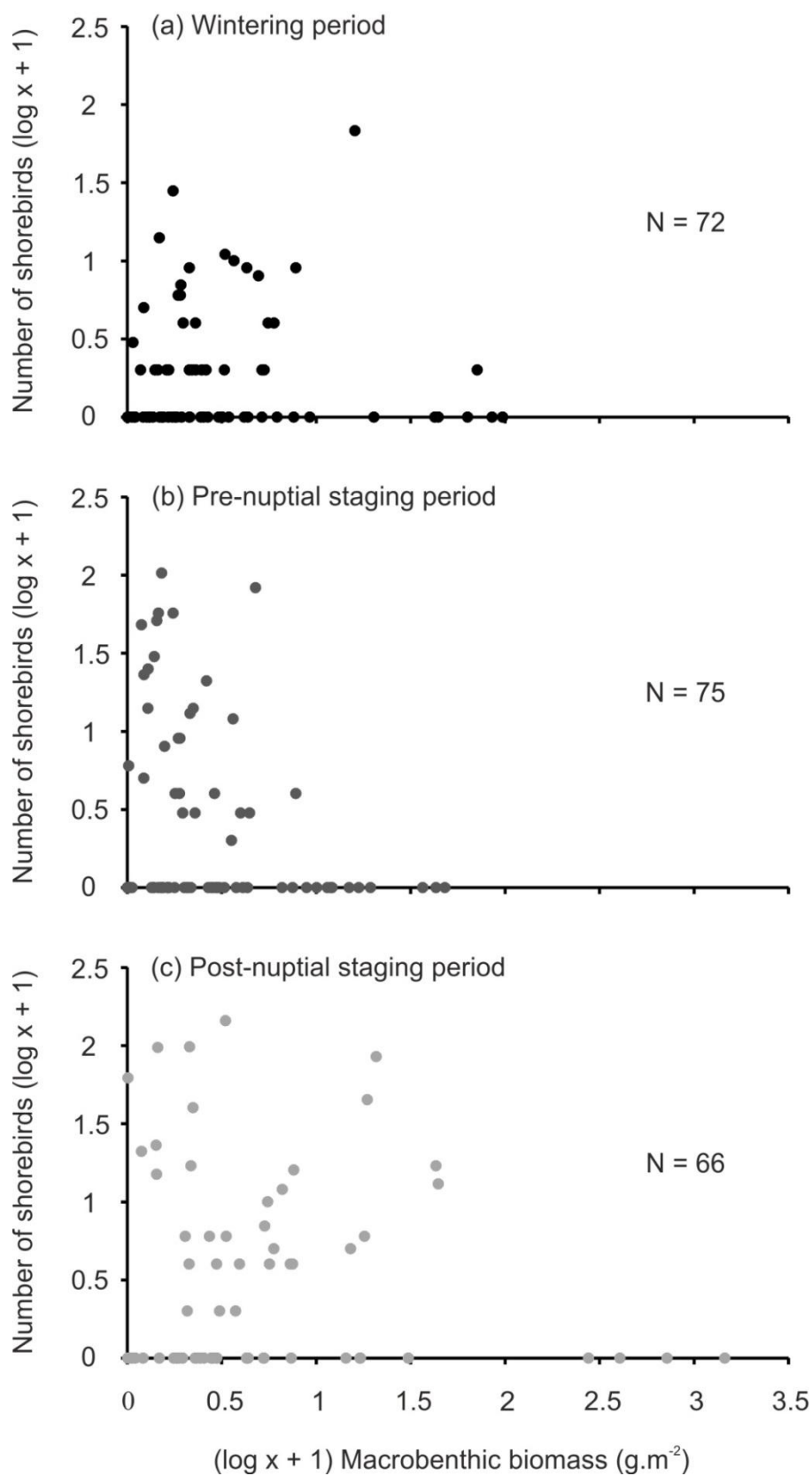


Figure 2. Relationship between macrobenthic biomass (g.m⁻²) and the number of shorebirds during: (a) the wintering, (b) the pre-nuptial and (c) the post-nuptial staging periods.

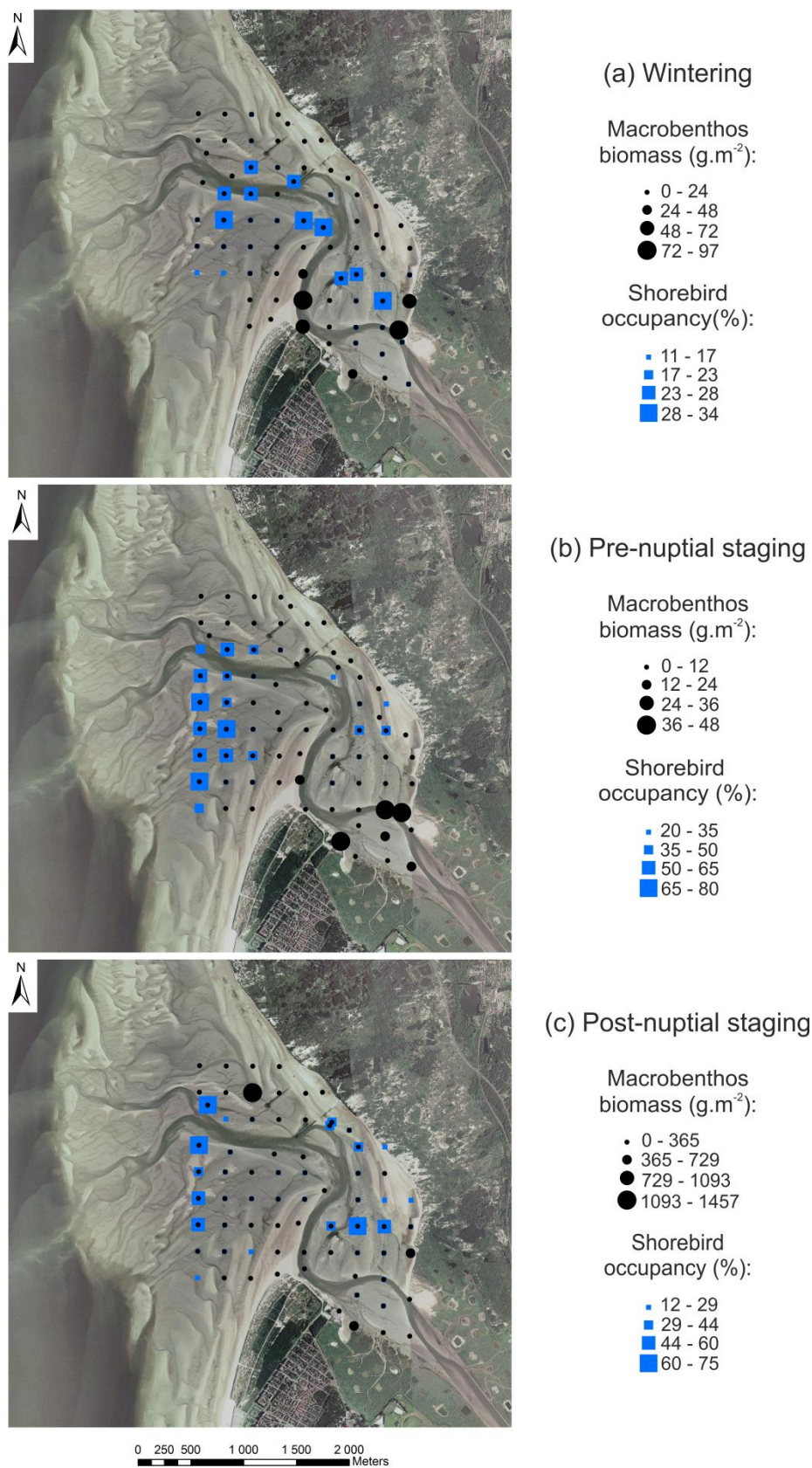


Figure 3. Maps representing the macrobenthos biomass (g.m^{-2}) and the frequency of shorebird occupancy (%) in the 78 sampling squares of the study area during: (a) the wintering, (b) the pre-nuptial and (c) the post-nuptial staging periods.

Interactions between foraging shorebirds and humans

A total of 634 human presences were identified in the study area over the studied period. Human presences were lower during the wintering period with 74 records and a mean of 0.95 ± 1.59 human presence by square (Table 2) whereas they increased during the pre-nuptial period (i.e. spring; 206 records; a mean of 2.64 ± 7.59 human presences by square; Table 2) to reach their maximum values (354 records; a mean of 4.54 ± 7.97 human presences by square; Table 2) in summer during the post-nuptial period. Whatever the period, they were mainly recorded in the southern part (near “Le Touquet” town) and in the northern part of the estuary (Fig. 4) because these areas are easily accessible at low tide.

Human presence seemed to be the major factor explaining the spatial distribution of shorebirds in the Canche estuary on the basis of the maps (Fig. 4) as no or only few birds were present simultaneously to human presence on the same square areas. The spatial segregation was tested and confirmed this hypothesis for the three studied periods ($p < 0.0001$; Fig. 5): there is a spatial segregation between human presence and foraging shorebirds in the estuary whatever the season.

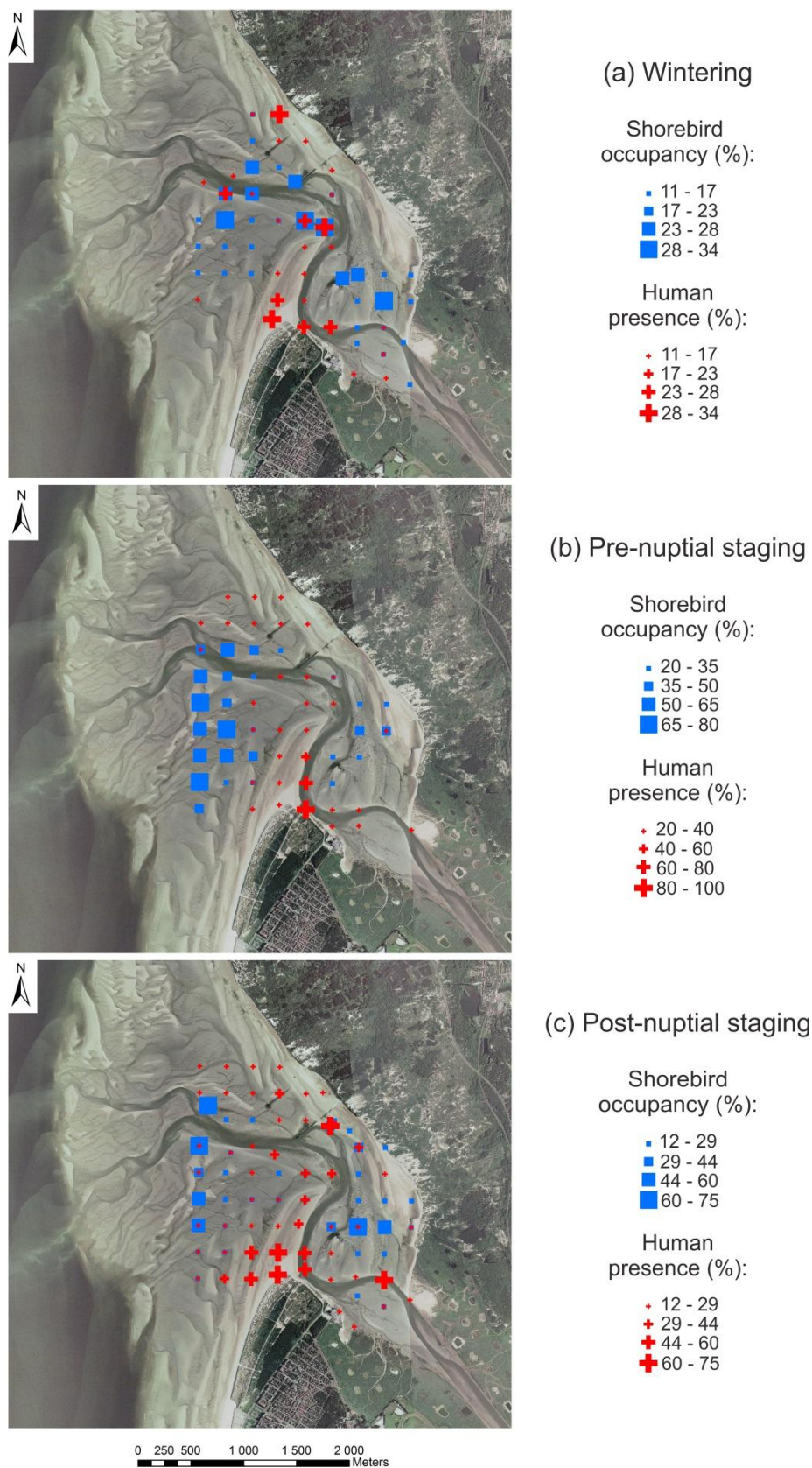


Figure 4. Maps representing the frequency of shorebird occupancy (%) and the frequency of human presence (%) in the 78 sampling squares of the study area during: (a) the wintering, (b) the pre-nuptial and (c) the post-nuptial staging periods.

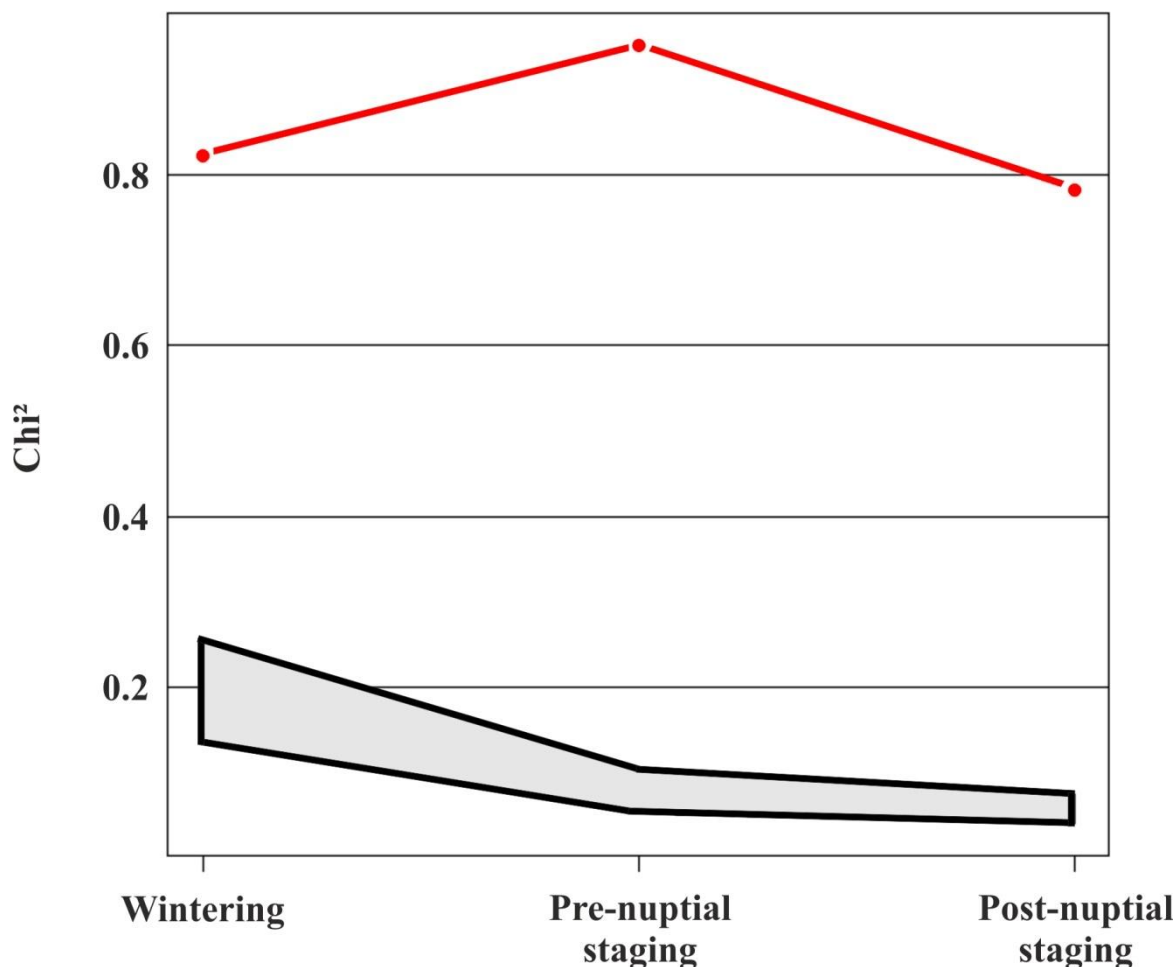


Figure 5. Results of the segregation test for each season (red dots) with the 95% permutation interval (grey polygon).

Discussion

Temporal and spatial interactions between food resources, foraging shorebirds and humans

In this study, we found important biomasses of macrobenthic invertebrates, similar as those observed in other French estuaries located on the East Atlantic flyway (Sueur et al., 2003; Le Mao et al., 2006; Ponsero & Le Mao, 2011). Whatever the period, Polychaetes and Molluscs dominated in biomasses and provided an important food resource as the preferred prey for the main shorebird species which use northwestern Europe estuaries during their wintering and migration (Van de Kam et al., 2004). Because of huge food resources in the Canche estuary in late summer (i.e. during the post-nuptial staging period) as a result of changes in body condition, the arrival of new generations (i.e. settlement of massive number of juvenile benthic animals) and the growth of macrofauna populations (Zwarts & Wanink, 1993), foraging shorebirds seemed more attracted. Indeed, foraging shorebird

abundances were four times more important than those observed during the wintering period. This result was congruent with the observations made on tidal flats of the East Atlantic flyway where the shorebird abundances from April to May and from June to September are twice as high as in winter because shorebirds that winter in Africa use the tidal flats of northwestern Europe during their spring and autumn migrations (Van de Kam et al., 2004).

Many studies showed a strong relation between the foraging shorebird distribution on tidal flats and the benthic invertebrate distribution (Piersma et al., 1993; VanDusen et al., 2012; Rolet et al., 2014b). Although the Canche estuary was qualified as a “hot spot area” for wintering shorebirds at a regional scale because of huge food resources with a mean of $20.04 \pm 24.69 \text{ g.m}^{-2}$ and the presence of the large number of wintering shorebirds every year (a mean of 2172 ± 1982 over the 1988-2013 period; Rolet et al., 2014b), our results highlighted that the relation between the spatial distribution of foraging shorebirds and their prey is not necessary true at a more finer scale. Indeed, areas of the estuary with the highest biomasses of macrofauna, located mainly in the muddy-sand community dominated by Polychaetes and Bivalves (Rolet et al. 2014a; Rolet et al. 2015b) in the upstream part of the estuary, appeared under or unexploited by foraging shorebirds at low tide $\pm 2\text{h}$ for the three studied periods. This result may be explained by the high variability in the spatial distribution of food resources (i.e. patches) which occurred in this small estuary coupled with the limited perception of food resources by foraging shorebirds because most of their prey (mainly Molluscs and Polychaetes) are hidden in the sediments. Nevertheless, despite their limited perception of food resources, foraging shorebirds should be able to distinguish the poor and rich food areas at a scale of 100 meters (Colwell & Landrum, 1993; Cummings et al., 1997; Van de Kam et al., 2004). Based on this observation and at the scale of our study area (grid of 250 x 250 meters), the shorebirds were supposed to detect and forage in the patches with important food resources. Other factors that influence spatial distribution of shorebirds are human disturbances and interference competition. However, the presence of conspecifics at a given location also signals safety and the availability of resources. This might induce followers to select contiguous patches and causes shorebirds to cluster. In their study, Folmer et al. (2010) showed that interference-insensitive species such as Red knot (*Calidris canutus*) and Dunlins

(*Calidris alpina*) are more clustered than predicted by the spatial distribution of their food resources, suggesting that these species follow each other when selecting foraging patches. In contrast, Curlew (*Numenius arquata*) and Grey plover (*Pluvialis squatarola*), known to be sensitive to interference, form sparse flocks. Although interference was not taken into account in our study, the dominance of an interference-sensitive species (i.e. the Curlew) in the Canche estuary and so in our analyses might also be an explanation of the avoidance of patches with huge food resources. Nevertheless, our results seemed to suggest that human frequentation play a crucial role in the spatial distribution of foraging shorebirds at low tide +/- 2h in the Canche estuary.

The counting of human presences showed that they occurred at the three studied periods and appeared more important during summer; i.e. the holiday period corresponding to the arrival of a large number of tourists as observed in many intertidal areas (Defeo et al., 2009). The human presences were mainly located in the southern part next to “Le Touquet” town but also to the main area of food resources (Fig. 1 and 4), and in the northern part of the estuary next to the two roosting sites (Luczak & Caillet, 2002). These two parts of the estuary are highly popular due to an easy access by foot and their location adjacent to roads, parking and footpaths (Tratalos et al., 2013). Looking at the spatial distribution of both foraging shorebirds and humans, it appeared a significant segregation: there are no simultaneous observations between shorebirds and humans in a same area of the study site whatever the period (Fig. 4 and 5).

Numerous studies highlighted the impact of human activities on the behaviour of shorebirds (Lord et al., 1997; Blumstein et al., 2005; Sheehan et al., 2012; Martin et al., 2014) and demonstrated that birds avoided areas where people were present (Burger 1981; Tuite et al., 1984; Klein et al., 1995; Gill, 1996). Because they perceive humans as predators (Yasué, 2006), shorebirds avoid areas of high risk, either completely or by using them for limited periods. Under chronic disturbances (even at low intensity), shorebirds may be forced to stay despite the disturbance if no adjacent alternative suitable sites are available, regardless whether or not this will affect survival (Gill et al., 2001b). On the opposite, they will choose to move to nearby alternative habitats that afford greater foraging

opportunities it presents (Colwell, 2010). Such alternative sites with huge food resources are available in the surrounding area, and shorebirds foraging in the Canche estuary have the option to move to adjacent tidal flats such as the Authie and Somme estuaries located at only 20 and 30 kilometres south respectively (Sueur et al., 2003; Rolet et al., 2014b). We showed that human presence was the major factor explaining spatial distribution of foraging shorebirds throughout the year at the estuary scale. Although the small estuaries located on the East Atlantic flyway are known to reach high densities of shorebirds because of the proximity between feeding and roosting grounds (Van de Kam et al., 2004); our study emphasised that the shorebird spatial distribution at a finer spatial scale was mainly driven by the presence of humans more than the abundance of their food resources.

Management implications

Our results showed that relationships between the spatial distribution of foraging shorebirds and their food resources are not necessarily obvious at a finer spatial scale. Santos et al. (2009) stressed that the limited ability of shorebirds to perceive small-scale concentrations of prey will deteriorate the correlations between fine scale distribution of birds and that of their invertebrate prey. Conversely, large-scale relationships will be comparatively less affected and in fact the empirical evidence supports this idea (Spruzen et al., 2008). However, despite the finer scale used in our study which may alter these correlations, we highlighted that human presences were the main factor affecting the spatial distribution of foraging shorebirds at low tide ± 2 h whatever the studied period and we directly observed in the field that one person was enough for shorebirds to avoid the concerned area. As human disturbances is a factor which decreases habitat quality and potentially reduces carrying capacities of tidal areas (West et al., 2002; Goss-Custard et al., 2003) and as spatial scale of analysis is important in the interpretation of factors associated with shorebird spatial distribution (Colwell & Landrum, 1993), we recommended to study the habitat quality in a whole; taking into account the human presences potentially disruptive for shorebirds, the food resources and the roosting sites at different spatio-temporal scales before implementing management plans.

Chapitre V

Discussion générale



Crédits photographiques : © Alexandre Fellous. Huîtres pies *Haematopus ostralegus*. © Adrien Cartier. Coucher de soleil - plage du Touquet.

95% du littoral de la région Nord – Pas-de-Calais est caractérisé par des estrans sableux. Ces estrans sont représentés par deux principaux estuaires de type « picard » (Canche et Authie) et par des plages « dissipatives » avec un système de barres/bâches (« ridges and runnels »). Ces zones intertidales, interfaces entre les domaines marin et terrestre, présentent plusieurs caractéristiques uniques. Elles subissent des changements fréquents et importants en fonction des conditions environnementales, sont intimement liées à travers le stockage, le transport et l'échange de sédiments mais aussi via un échange de nutriments, de matière organique et d'animaux, et les communautés biologiques qui y vivent ou s'y déplacent sont d'origine marines et/ou terrestres. Ces estrans sableux sont également soumis à différentes pressions anthropiques telles que les aménagements portuaires ou de protections contre l'érosion et la submersion marine ou encore les activités récréatives et touristiques. A l'échelle du littoral Nord – Pas-de-Calais, quelles sont les communautés macrobenthiques vivant dans ces zones intertidales ? Quelles sont leurs relations avec les limicoles dans un cadre spatial ? De potentiels forçages anthropiques affectent-ils ces deux compartiments (i.e. benthique et avifaune) ? Ce travail de thèse a permis de caractériser la diversité, l'abondance, la biomasse et la distribution spatiale des communautés macrobenthiques des sédiments meubles intertidaux et d'étudier les relations (i.e. approche fonctionnelle) entre ces communautés et leurs prédateurs, à savoir les limicoles. Des sites de grande importance écologique ont pu être mis en évidence et doivent être ciblés en priorité pour la mise en place de mesures de gestion et de conservation à l'échelle régionale.

A partir des années 1950, les biologistes marins se sont focalisés sur la description de la macrofaune benthique et ont tenté d'établir les patrons de distribution spatiale des espèces au niveau des zones intertidales sableuses (Dahl, 1952 ; Salvat, 1964). A partir des années 1990, l'étude du couplage biologie/physique a permis de mettre en évidence l'importance des paramètres environnementaux sur la distribution des communautés (McLachlan, 1990). Actuellement, alors que la pression anthropique qui s'exerce sur les zones littorales est de plus en plus intense, une mutualisation des problématiques entre la recherche fondamentale et la recherche appliquée doit être entreprise dans le but d'aboutir à la mise en place de mesures de gestion et de conservation efficaces. Dans ce but, il est impératif de tenir compte de l'écosystème intertidal dans son intégralité (Schlacher et al., 2007 ; Nel et al., 2014). La planification spatiale de la conservation reposant à l'heure actuelle sur l'utilisation d'approches telles que l'étude des assemblages d'espèces et/ou des typologies d'habitats afin de caractériser la biodiversité (Pressey, 2004), une plus grande précision des données à l'échelle des régions et des biomes est nécessaire pour améliorer les mesures de protection et de conservation

(Margules et Pressey, 2000). Au niveau des systèmes intertidaux, les assemblages d'espèces macrobenthiques et/ou la typologie des habitats apparaissent comme des dérivés appropriés pour estimer la biodiversité (Harris et al., 2014a) et une cartographie des communautés macrobenthiques et/ou des habitats représente à la fois une étape indispensable à toute étude fonctionnelle mais également une composante essentielle pour la planification spatiale de la conservation marine. A ce jour, et à notre connaissance, une telle cartographie n'a jamais été réalisée pour les zones intertidales sableuses à une échelle régionale (Shumchenia et King, 2010 ; Harris et al., 2014a), à l'exception des habitats intertidaux fragmentés de l'archipel de Chausey (Godet, 2008 ; Godet et al., 2009a ; Fournier et al., 2014), cette approche requérant un nombre important d'échantillons de macrofaune et de sédiments et par conséquent un investissement humain et financier important (Schlacher et Thompson, 2013a). Dans le cadre de la réalisation d'une cartographie à l'échelle des estrans meubles de la région Nord – Pas-de-Calais, nous avons choisi **(1)** d'utiliser la méthode DFO (Direct Field Observation ; Godet et al., 2009a) basée sur le recueil d'observations de terrain directes des critères biotiques et abiotiques, et **(2)** de coupler cette méthode aux assemblages macrofauniques identifiés par l'application d'analyses multivariées sur les données échantillonnées. Cette méthode a permis de caractériser et de cartographier les communautés macrobenthiques à l'échelle des estrans meubles de la région Nord – Pas-de-Calais : sept communautés macrobenthiques ont été ainsi mises en évidence et une correspondance avec le nombre de divisions biologiques/communautés macrobenthiques rencontrées depuis le haut vers le bas de la zone intertidale des plages et estuaires a été établie (**chapitre II**).

Sur la majorité des plages du littoral régional et au niveau des zones intertidales portuaires (i.e. Boulogne-sur-Mer et Dunkerque), **trois zones biologiques/communautés macrobenthiques ont été identifiées** depuis les hauts niveaux jusqu'aux bas niveaux des zones intertidales. Ces résultats sont en accord avec les communautés définies par Dahl (1952), McLachlan et Jaramillo (1995) et Schlacher et Thompson (2013b). Cette zonation peut être qualifiée « d'universelle » puisqu'elle correspond à la zonation retrouvée dans 62% des études réalisées à travers le monde (Schlacher et Thompson, 2013b). Les communautés identifiées sur les plages dissipatives du littoral Nord – Pas-de-Calais sont

également présentes au niveau des plages sableuses de la Belgique (Degraer, 1999, 2003 ; Van Hoey et al., 2004) et apparaissent donc comme « caractéristiques » des systèmes intertidaux du sud de la mer du Nord. Ce même schéma de zonation a été retrouvé au niveau des deux ports de la région. Cependant, contrairement à la majorité des plages qui sont exposées aux vagues et à la houle et qui sont dominées par des sables moyens à fins, ces zones portuaires sont abritées et dominées par des sédiments sablo-vaseux ; des communautés macrobenthiques différentes, caractérisées par des espèces à affinité sablo-vaseuse (i.e. Mollusques et Polychètes), ont alors été identifiées.

Toutefois, des **disparités dans cette zonation ont été mises en évidence à l'échelle locale**. Sur certaines plages du littoral régional, deux ou quatre zones ont été identifiées à la fois par l'observation sur le terrain mais également par l'approche analytique. Lorsque deux zones sont identifiées, la zone de haut de plage (i.e. de dessiccation) est absente car remplacée par des substrats durs naturels (i.e. cordons de galets au pied des falaises) ou artificiels (i.e. aménagements tels que les perrés et digues). Lorsque quatre zones sont identifiées, une communauté sablo-vaseuse, localisée dans les hauts et moyens niveaux de la zone intertidale, est observée. C'est le cas pour deux plages de la région : les plages des Hemmes de Marck et de Petit-Fort-Philippe/Gravelines. Cette particularité s'explique par des spécificités locales au regard des autres sites étudiés : la configuration de ces deux sites - une plage caractérisée par des pentes faibles aux Hemmes de Marck et une plage abritée par une infrastructure (digue) à Petit-Fort-Philippe/Gravelines - a permis le dépôt et le maintien de sédiments vaseux et par conséquent l'installation d'une communauté macrobenthique composée d'espèces à affinité sablo-vaseuse (i.e. Polychètes et Bivalves). Ces spécificités locales sont le résultat de paramètres physiques locaux, ce qui tend à confirmer l'hypothèse que ces forçages peuvent être à l'origine de la structuration des communautés macrobenthiques rencontrées au niveau des zones intertidales sableuses (Schlacher et al., 2008a ; Schlacher et al., 2015). Au niveau des deux estuaires de la région (Canche et Authie), quatre communautés macrobenthiques ont également été mises en évidence depuis les hauts vers les bas niveaux de la zone intertidale, zonation semblable à celle obtenue par Ysebaert et al. (2003) pour l'estuaire de l'Escaut et en baie de Saint-Brieuc par Ponsoero et Sturbois (2014). Alors que deux communautés ont été détectées dans les bas niveaux des zones intertidales de la Canche et de l'Authie,

Blanchet et al. (2014) n'en n'ont observé qu'une seule au niveau des estuaires de la Somme et de la Seine. Cette différence de structure suggère que les transitions de communautés se font de façon graduelle pour des écotones tels que les écosystèmes intertidaux (Ysebaert et al., 2003 ; Frontier et al., 2008) et non de manière abrupte.

Une méthodologie adaptée, pour ce qui est de la stratégie d'échantillonnage, du choix d'analyses et de l'échelle spatiale considérée, est essentielle pour caractériser au mieux les différentes communautés. En effet, les études de la zonation des communautés macrobenthiques reposent habituellement sur (1) des études menées lors d'une seule campagne de prélèvements (i.e. à un instant *t*) et (2) des analyses multivariées (i.e. cluster et MDS) dont l'interprétation implique parfois une certaine subjectivité (Veiga et al., 2014 ; Dauvin, 2014). Les résultats obtenus conduisent, dans la plupart des cas, à une zonation variable de la macrofaune, ce qui rend difficile la description d'une zonation typique, la mise en évidence d'une zonation s'avérant dépendante de l'échelle spatiale mais également de l'échelle temporelle considérée (Veiga et al., 2014). L'utilisation de données à une échelle régionale et sur une large fenêtre temporelle permet une meilleure appréhension de la zonation des communautés benthiques (Defeo et McLachlan, 2005 ; Schlacher et Thompson, 2013b), les variations temporelles des communautés pouvant ainsi être intégrées dans les analyses (Brown, 1995 ; Gaston et Blackburn, 2000). Dans un contexte macroécologique, et grâce à des données couvrant une période de 15 ans, nos résultats ont montré que l'utilisation conjointe d'analyses multivariées et de la méthode DFO constituait une approche pertinente et concluante pour cartographier les habitats meubles intertidaux dans leur ensemble mais également pour mettre en évidence la zonation des communautés macrobenthiques des plages et estuaires à l'échelle régionale (**Rolet et al. 2015b ; chapitre II**).

Au niveau du système Manche, de nombreux auteurs ont utilisé la classification d'habitats EUNIS (Davies et al., 2004), classification aujourd'hui reconnue pour décrire, cartographier et/ou modéliser les habitats marins subtidaux selon un système de référence commun à l'échelle européenne (Coltman et al., 2008 ; Diesing et al., 2009 ; Coggan et Diesing, 2011 ; Delavenne et al., 2013). Toutefois, et

jusqu'à aujourd'hui, aucune étude ne s'est intéressée à l'applicabilité de cette classification sur la zonation des communautés macrobenthiques intertidales des substrats meubles. Nous avons donc, dans un second temps, étudié la correspondance entre ce schéma de classification et les communautés macrobenthiques observées à l'échelle du nord de la France. Bien que certains auteurs aient rencontré des difficultés à relier cette classification aux communautés ou habitats observés (Galparsoro et al., 2012 ; Schiele et al., 2014), nos résultats ont confirmé que cette **classification d'habitats était applicable aux estrans meubles de la Manche orientale et du sud de la mer du Nord** (i.e. littoral Nord – Pas-de-Calais), conclusion en accord avec les travaux de Godet et al. (2009a) sur les estrans meubles de l'archipel de Chausey (Manche occidentale, France). Les communautés présentes dans les zones intertidales meubles de la région Nord – Pas-de-Calais ont pu être reliées aux niveaux 4 et 5 de la classification EUNIS. Bien que la typologie soit basée sur les habitats de Grande-Bretagne et d'Irlande (Connor et al., 2004), cette applicabilité s'explique par le fait que les espèces caractéristiques de la macrofaune ainsi que les forçages environnementaux (i.e. sédiments, exposition aux vagues...) sont similaires au niveau des estrans du nord de la France et du sud-est de la Grande-Bretagne, ces deux pays possédant une histoire géologique commune, un climat comparable et faisant partie de la même entité biogéographique (Dauvin, 2012 ; Luczak et Spilmont, 2012).

Dans le cadre d'une approche régionale, la méthodologie utilisée pour identifier et décrire la zonation des communautés macrobenthiques des plages et estuaires du littoral Nord – Pas-de-Calais nous a permis de : (1) retrouver la zonation « universelle » des trois divisions biologiques (i.e. majorité des plages du littoral), (2) mettre en évidence des disparités locales (i.e. sites), (3) relier la zonation des communautés macrobenthiques intertidales de substrats meubles à la classification d'habitats EUNIS et (4) cartographier les communautés macrobenthiques (Rolet et al., 2015b ; chapitre II). Caractériser la richesse, l'abondance, les biomasses et la distribution spatiale des communautés benthiques permet d'appréhender leurs fonctionnalités biologiques au sein d'un écosystème, notamment en matière de réseau trophique. La macrofaune benthique représente un maillon clé du réseau trophique des écosystèmes intertidaux meubles, notamment pour les limicoles (Van de Kam et al., 2004). Ce travail de description constitue donc un préliminaire indispensable pour

étudier, dans un cadre spatial, les relations entre proies (macrofaune) et prédateurs (limicoles), mais également pour mettre en évidence les secteurs à haute valeur écologique pour les limicoles hivernants.

L'étude de la distribution spatiale globale et spécifique des limicoles hivernants au niveau des zones intertidales du littoral Nord – Pas-de-Calais nous a permis de **(1)** mettre en évidence la typologie d'occupation de l'espace en fonction de l'abondance des ressources et des préférences alimentaires et **(2)** caractériser les secteurs à enjeux de conservation (**Rolet et al., 2014b ; chapitre III**). Contrairement à la majorité des travaux, où les relations trophiques limicoles/macrofaune sont étudiées à l'échelle d'un estuaire (Van de Kam et al., 2004), ces relations ont été appréhendées à une échelle régionale englobant **deux estuaires, des plages et des zones portuaires**. Depuis la raréfaction des zones humides et plus particulièrement des zones de vasières en milieu littoral, les plages, notamment celles composées de « patchs sablo-vaseux », apparaissent à l'heure actuelle de grande importance pour l'accueil et l'alimentation des limicoles (Hubbard et Dugan, 2003 ; McLusky et Elliott, 2004 ; Spruzen et al., 2008). **Il est donc crucial de ne pas restreindre les études des relations limicoles/macrofaune aux seuls estuaires, mais de les étendre aux plages.**

A l'échelle du littoral de la région Nord – Pas-de-Calais, **l'abondance et la diversité spécifique des limicoles présents sur les zones intertidales sont étroitement liées à la répartition et à l'abondance de leurs ressources alimentaires**. En effet, 71% de la typologie de répartition des oiseaux en hivernage est expliquée par la répartition et l'abondance de la macrofaune mais également par la répartition de leurs proies préférentielles, chaque espèce de limicole occupant des secteurs définis par ses préférences trophiques. Ce résultat, conforme à de nombreuses études (Prater, 1981 ; Piersma et al., 1993 ; McLusky et Elliott, 2004 ; Ponsoero et al., 2012), nous a ainsi permis d'identifier les secteurs les plus attractifs en termes d'accueil et d'alimentation pour les limicoles hivernants. Six sites majeurs, présentant des fonctionnalités différentes, ont été mis en évidence : les estuaires de Canche et d'Authie, les plages adjacentes à ces estuaires, la plage des Hemmes de Marck et celles allant de Dunkerque à la frontière belge et enfin, l'Avant-Port-Ouest de Dunkerque. Des sites « **hot-**

spot », accueillant des effectifs importants de limicoles chaque année, ont ainsi été identifiés (les deux estuaires, les plages adjacentes, la plage des Hemmes de Marck). Des sites « **refuges** », présentant des pics d'abondance exceptionnelle certaines années - plus particulièrement en cas de vague de froid (exemple de l'hiver 1996/1997 sur le littoral Dunkerquois et à l'Avant-Port-Ouest de Dunkerque ; Marzec et Luczak, 2005) - et des « **sites secondaires** », où les effectifs de limicoles sont relativement faibles et constants chaque année, ont également été mis en évidence (Figure 4 dans **Rolet et al., 2014b ; chapitre III**).

Une des particularités des sites estuariens et de la plage des Hemmes de Marck, zones qualifiées de « hot-spot », repose sur **(1)** l'existence de ressources alimentaires importantes et **(2)** la présence de trois communautés macrobenthiques différentes procurant aux limicoles une plus grande diversité de proies potentielles avec notamment **(3)** la présence de la communauté des sables envasés à Polychètes et Bivalves connue pour être attractive pour de nombreuses espèces de limicoles (Rolet et al., 2015a). En effet, malgré une diversité faible (i.e. 6.3 ± 2.7 espèces ; Rolet et al., 2014a ; Rolet et al., 2015b), cette communauté sablo-vaseuse, caractéristique des hauts et moyens niveaux des zones estuariennes, des plages modérément exposées et des zones portuaires (sous la forme de deux faciès : communauté des sables envasés à *Cerastoderma edule* et Polychètes et communauté des sables littoraux à *Lanice conchilega*), supporte des abondances et biomasses très importantes de macrofaune benthique (Day et al., 2013 ; Rolet et al., 2015b). Ces communautés, dont les abondances sont très importantes et très fluctuantes dans le temps, où la diversité est faible et où l'environnement est riche en matière organique, sont généralement constituées d'espèces à stratégie *r* (Frontier et al., 2008). Ces espèces, à fort taux de reproduction, procurent d'importantes ressources alimentaires pour les limicoles hivernants et les communautés qu'elles forment, peuvent être définies comme des « **communautés-clés** » (« keystone communities » ; Mouquet et al., 2013) des écosystèmes intertidaux régionaux. Cependant, cette communauté sablo-vaseuse est restreinte aux deux estuaires et n'est présente que sous forme de « patchs » sur deux plages de la région. Or ces « patchs » sont considérés comme « des structures spatiales procurant des ressources ou encore des biens et services cruciaux pour d'autres espèces » et comme « des habitats-clés pour le maintien de la biodiversité » (Davidar et al., 2001 ;

Tews et al., 2004). En se replaçant dans le contexte des relations limicoles/macrofaune, nous pouvons penser qu'une réduction des ressources et de la distribution spatiale de cette communauté sablo-vaseuse, voire sa totale disparition, diminuera la qualité du site pour l'accueil et l'alimentation des limicoles. Deux possibilités s'offriront alors à ces limicoles : (1) rester sur place et s'adapter à de nouvelles proies ou (2) quitter le site. Dans le premier cas, un élargissement de la niche trophique peut se produire en réponse à une diminution de la diversité spécifique de la ressource, le prédateur reconstituant ainsi la diversité de son régime alimentaire (Frontier et al., 2008). Dans le second cas, si le régime alimentaire est spécialisé, il quittera le site pour trouver de nouvelles zones d'alimentation répondant à ses préférences trophiques et pourra même suivre ses proies si celles-ci se déplacent (i.e. changement de distribution spatiale des proies, Luczak et al., 2011).

La qualité d'un site pour les limicoles peut être estimée à partir de sa **capacité d'accueil**, qui correspond au nombre théorique maximal d'oiseaux qu'une zone peut accueillir à une période donnée de l'année en matière de ressources alimentaires (Goss-Custard et al., 2002 ; Goss-Custard, 2012). Cette notion de capacité d'accueil a été abordée sur la base de comparaison entre la biomasse benthique disponible (biomasse des proies potentielles) et l'estimation des besoins énergétiques des limicoles présents (Degré, 2006 ; Ponsero et Le Mao, 2011). Malgré d'importantes ressources alimentaires disponibles au niveau des deux estuaires (20,04 g/m² et 24,72 g/m² en baie de Canche et d'Authie respectivement) - du même ordre de grandeur que celles observées dans les estuaires du nord-ouest de l'Europe tels qu'en mer des Wadden (19,6 g/m² ; Beukema, 1979), dans l'estuaire du Forth (16,9 g/m² ; McLusky, 1989) ou encore en baie de Somme (28,97 g/m² ; Sueur et al., 2003), du Mont-Saint-Michel (12,3 g/m² ; Arbarch Leloup et al., 2007) ou de Saint-Brieuc (11,95 g/m² ; Ponsero et Le Mao, 2011) -, les consommations de macrofaune benthique par les limicoles sur notre site d'étude sont nettement inférieures aux biomasses disponibles. **La capacité d'accueil des estuaires, des plages et de l'Avant-Port-Ouest de Dunkerque du littoral Nord – Pas-de-Calais est ainsi loin d'être atteinte en période d'hivernage (Rolet et al., en préparation ; chapitre III)**. Toutefois, une comparaison des estimations de consommation sur les plages à d'autres études n'a pas été possible, cette approche étant, à notre connaissance, limitée aux zones estuariennes. Malgré nos observations, la

capacité d'accueil d'un site - et donc sa qualité - ne dépendent pas seulement de la quantité des ressources alimentaires présentes. Une dégradation de l'environnement alimentaire comme la perte de zones d'alimentation sous l'effet de perturbations anthropiques indirectes (modification des habitats benthiques ; Eybert et al., 2003 ; Durell et al., 2005) ou directes, en réponse aux dérangements (Gill et al., 2001b ; Burton et al., 2002a, 2002b ; Goss-Custard et al., 2006), est également un facteur à prendre en compte pour estimer la qualité d'un site (West et al., 2002 ; Goss-Custard et al., 2003). Considérer les perturbations anthropiques à l'échelle du littoral Nord – Pas-de-Calais apparaît primordial afin de déterminer si la sous-utilisation par les limicoles hivernants de ces zones intertidales, disposant pourtant d'importantes ressources alimentaires et situées entre de grandes zones de stationnement et d'hivernage (i.e. baie de Somme, baie de Seine, baie du Mont-Saint-Michel au sud et estuaire de l'Escaut et mer des Wadden au nord), est imputable à une influence humaine.

Afin de répondre à cette problématique, nous nous sommes intéressés à deux sites « hot-spot » pour l'accueil et l'alimentation des limicoles hivernants : la plage des Hemmes de Marck, soumise à une influence anthropique indirecte *via* les aménagements réalisés au port de Calais, et la baie de Canche, soumise à des perturbations anthropiques directes *via* les dérangements occasionnés par les activités récréatives.

Dans un premier temps, nous avons montré qu'une modification des communautés benthiques (i.e. richesse spécifique, densités, biomasses et distribution spatiale) suite à l'extension du port de Calais et à la construction de la digue Est, avec notamment une diminution drastique de la surface de la communauté des sables envasés à Polychètes et Bivalves (-56%), n'avait pas eu de répercussions significatives sur les limicoles hivernants (**Rolet et al., 2015a ; chapitre IV**). En effet, les abondances totales des limicoles sur ce site sont restées relativement stables au cours de la période 1980-2012 et les fluctuations d'abondance au niveau spécifique correspondent aux tendances observées à plus grande échelle (i.e. voie de migration Est-Atlantique ; Maclean et al., 2008 ; Delany et al., 2009 ; Wetlands International, 2014). La stabilité des effectifs de limicoles, couplée à une légère modification spatiale de leur aire d'occupation sur le site, suggère que : **(1)** avant perturbation, la capacité d'accueil

du site était loin d'être atteinte et (2) le seuil critique/limite de ressources alimentaires n'a pas été atteint.

Dans un deuxième temps, nous avons mis en évidence que la distribution spatiale des limicoles en alimentation dans la baie de Canche, n'était pas liée à la répartition et à l'abondance des ressources alimentaires, comme observé à l'échelle régionale (**Rolet et al., 2014b ; chapitre III**), mais aux dérangements occasionnés au sein de la baie. Les limicoles évitent alors toute zone de la baie où une activité humaine est recensée (**Rolet et al., en préparation ; chapitre IV**). Bien que de nombreuses études aient montré une relation forte entre la répartition spatiale des limicoles et celle de leurs proies (Piersma et al., 1993 ; VanDusen et al., 2012), la robustesse de cette relation dépend de l'échelle spatiale considérée (Colwell et Landrum, 1993 ; Spruzen et al., 2008 ; Rolet et al., 2014b ; Rolet et al., en préparation). Les études menées au niveau de grands estuaires ou entre plusieurs estuaires, à des échelles spatiales allant jusqu'à 50 km, montrent une corrélation positive forte entre la distribution spatiale des limicoles et celle de leurs proies (Goss-Custard et al., 1977 ; Rolet et al., 2014b notre étude à l'échelle régionale). A l'inverse, des études réalisées à plus petite échelle (i.e. un seul site ou quelques sites proches les uns des autres ; < 1 km), montrent généralement des corrélations très faibles, voire nulles, entre la distribution des limicoles et celle de leurs proies (Spruzen et al., 2008 ; **Rolet et al., en préparation ; chapitre IV**).

Ainsi, il apparaît souvent difficile de mettre en évidence les **facteurs déterminant la distribution spatiale des limicoles ou les facteurs provoquant des changements ou des fluctuations d'effectifs** sur un site donné. En effet, ces facteurs peuvent s'avérer multiples et s'exercer à différentes échelles spatiales :

- A une échelle locale : exemple de perturbations anthropiques sur le site comme la présence humaine en baie de Canche qui conditionne la répartition spatiale des limicoles (Rolet et al., en préparation ; chapitre IV).
- A une échelle régionale : exemple de la répartition spatiale des limicoles au niveau des zones intertidales du littoral Nord – Pas-de-Calais qui est corrélée à la répartition des ressources

alimentaires et où les sites disposant des ressources les plus abondantes sont les plus fréquentés par les limicoles (Rolet et al., 2014b ; chapitre III).

- A une échelle globale : exemple des fluctuations d'effectifs observées sur le site des Hemmes de Marck qui suivent les tendances observées à l'échelle de la voie de migration Est-Atlantique et qui ne sont induites par une perturbation anthropique indirecte *via* un effet de cascade trophique (Rolet et al., 2015a ; chapitre IV).

La mise en perspective de nos résultats montre que, comme tout écosystème, les écosystèmes intertidaux sont fondamentalement et fonctionnellement structurés dans l'espace et dans le temps (Frontier et al., 2008 ; Luczak, 2012). En effet, un écosystème est constitué d'un ensemble d'éléments fonctionnellement interconnectés, c'est-à-dire que le comportement, le fonctionnement et la dynamique de chaque élément dépend des autres *via* des interactions majoritairement non-linéaires présentant des délais de réponse divers. Ainsi, il existe une organisation hiérarchique entre les différents éléments de l'écosystème et l'étude de tout niveau d'organisation identifié doit impérativement prendre en compte au minimum trois niveaux hiérarchiques : le niveau ciblé (i.e. régional dans notre étude), le niveau inférieur (i.e. local) et le niveau supérieur (i.e. global) du fait de l'interaction des éléments entre différentes échelles spatio-temporelles et de l'existence de transferts d'échelle, c'est-à-dire l'action d'un phénomène à petite échelle spatio-temporelle sur un phénomène à plus grande échelle, et inversement (Frontier et al., 1992). **Prendre en considération les différentes échelles s'avère donc essentiel pour caractériser et comprendre les interactions entre les différents éléments de l'écosystème** (i.e. les communautés macrobenthiques et les limicoles dans notre cas d'étude ; Luczak, 2012).

L'étude des relations entre les communautés macrobenthiques des sédiments meubles intertidaux et les limicoles hivernants nous a permis de mettre en évidence **des secteurs à enjeux de conservation majeurs** à l'échelle régionale. Comme démontré par Godet (2008), aucun habitat intertidal de substrat meuble de l'archipel de Chausey n'est particulièrement rare et vulnérable. Seuls les herbiers de zostères *Zostera marina* bénéficient d'une protection au titre de l'inscription de

l'espèce à la Convention de Berne et d'actions de protection régionales. Cependant, l'exemple des banquettes à *Lanice conchilega* a montré qu'un habitat largement répandu en Europe, ne bénéficiant pourtant d'aucune mesure conservatoire, pouvait tout de même nécessiter des besoins locaux de conservation (Godet, 2008). En effet, cet habitat est soumis à une anthropisation (i.e. concessions vénériques), qui altère significativement les populations de *Lanice conchilega*, avec des répercussions sur l'ensemble de la macrofaune benthique associée et des conséquences pour les prédateurs limicoles (i.e. Huître pie *Haematopus ostralegus* ; Godet et al., 2009b). Ces conclusions sont le fruit d'une évaluation basée sur un inventaire des espèces *via* des observations directes de terrain couplées à des prélèvements de macrofaune benthique, d'une cartographie détaillée de chacun des habitats sur le plan écologique et d'une analyse méthodique des mécanismes. Une approche comparable a été utilisée dans le cadre de ce travail de thèse. Les communautés macrobenthiques identifiées à l'échelle des estrans meubles de la région Nord – Pas-de-Calais n'apparaissent ni rares ni vulnérables car largement répandues dans les zones intertidales du nord de l'Europe. Toutefois, nos résultats ont permis de mettre en évidence la présence de **6 sites majeurs d'interactions entre communautés macrobenthiques et limicoles, sites pour la grande majorité caractérisés par la présence d'une communauté clé « la communauté des sables envasés à Polychètes et Bivalves »**. Ces sites **présentent donc des enjeux de conservation majeurs pour l'avifaune** (Rolet et al., 2014b). Pour comprendre les mécanismes régissant les interactions macrofaune/limicoles, il a été nécessaire d'aborder cette problématique à différentes échelles spatiales et l'observation des phénomènes locaux s'avère être une étape fondamentale pour évaluer les besoins de conservation et sélectionner, de manière appropriée, les sites à préserver/protéger. Dans le **chapitre I**, les mesures de gestion et de protection des habitats et de leur biodiversité mises en place à l'échelle de la zone littorale du Nord – Pas-de-Calais ont été décrites (sites Natura 2000, réserves naturelles nationales, sites acquis par le Conservatoire du littoral, ZNIEFF et parc naturel marin des Estuaires Picards et de la mer d'Opale). Les résultats issus de ce travail de thèse ont permis de montrer que **les zones intertidales ne sont que très peu protégées en comparaison des milieux dunaires et des falaises**, lacune imputable au manque de connaissance de ces zones à l'échelle régionale. Or, ces zones abritent un grand nombre

d'espèces d'invertébrés macrobenthiques (108 espèces identifiées au cours de cette thèse ; liste loin d'être exhaustive) et s'avèrent être cruciales pour l'accueil, l'alimentation et la reproduction des limicoles. Actuellement, parmi les 6 principaux sites identifiés, seuls deux sont protégés par des zones de protection spéciale (ZPS ; 79/409/CEE) relatives à la Directive Oiseaux : l'estuaire de la Canche et le Banc des Flandres (large et littoral de Dunkerque à la frontière belge). L'estuaire de Canche, les plages adjacentes aux deux estuaires et l'estuaire de l'Authie sont reconnus comme des sites d'intérêt communautaire (SIC ; 92/43/CE) sous la dénomination « baie de Canche et couloir des 3 estuaires ». Cependant, contrairement à l'estuaire de la Canche, l'estuaire de l'Authie et les plages adjacentes, dont nous avons pourtant montré l'importance pour l'accueil et l'alimentation des limicoles, ne sont pas inclus dans la zone de protection spéciale (Figure I-36 chapitre I). Ce résultat souligne, une fois de plus, l'importance d'envisager l'écosystème intertidal dans son intégralité (i.e. les différents compartiments biologiques) afin de ne pas omettre de considérer certaines zones de grande importance écologiques lors de l'élaboration et du découpage des zones de protection et de conservation (Nel et al., 2015). La zone intertidale des Hemmes de Marck, ne bénéficie quant à elle d'aucune mesure réglementaire de protection. Bien que l'impact anthropique observé sur les communautés macrobenthiques n'ait - pour le moment - aucune répercussion sur les limicoles (Rolet et al., 2015a), la construction de nouvelles infrastructures dans le cadre du projet « Calais Port 2015 » pourrait engendrer des changements bio-sédimentaires et altérer, de manière plus marquée, la communauté des sables envasés à Polychètes et Bivalves conduisant à une réduction de sa distribution spatiale, voire sa disparition. Créé fin 2012, le Parc naturel Marin des Estuaires Picards et de la mer d'Opale, qui comprend la zone littorale et côtière d'Ambleteuse à l'estuaire de l'Authie au sein de la région Nord – Pas-de-Calais, n'a, à l'heure actuelle, pas encore établi son plan de gestion ; il est donc encore impossible de juger de l'efficacité des plans de gestion et de conservation qui seront mis en place.

Les différentes études réalisées dans le cadre de ce travail de thèse contribuent à améliorer les connaissances actuelles de la structure et du fonctionnement des estrans meubles intertidaux du littoral Nord – Pas-de-Calais et proposent des arguments concrets et détaillés pour définir et/ou améliorer les plans de gestions et les mesures conservatoires à appliquer sur ces milieux sensibles. La méthodologie

employée se veut transposable, et donc applicable, à d'autres secteurs intertidaux localisés sur la voie de migration Est-Atlantique, de l'arctique sibérien à l'Afrique tropicale, afin de coordonner des actions communes pour préserver et améliorer la qualité de ces habitats dans le but d'assurer un maintien et une pérennité des populations de limicoles qui utilisent ces zones intertidales pour s'alimenter et se reposer.

Perspectives

La méthodologie que nous avons employé pour identifier et caractériser les communautés macrobenthiques à l'échelle régionale est une approche efficace (**Rolet et al., 2015b; chapitre II**). Cependant, bien que les paramètres physiques de l'environnement, et notamment les conditions environnementales locales, puissent influencer la composition, la richesse spécifique ou encore l'abondance des invertébrés benthiques peuplant les zones intertidales (McLachlan et al., 1993 ; Defeo et McLachlan, 2005 ; Schlacher et Thompson, 2013b), ils n'ont pas été considérés dans nos analyses. Une des perspectives de ce travail de thèse sera donc d'établir le lien entre les propriétés physiques de l'habitat (caractéristiques sédimentaires, pente de la plage, marée, exposition aux vagues...) et les espèces macrobenthiques afin d'explorer les mécanismes environnementaux contrôlant la structure des communautés macrobenthiques des zones intertidales de la région Nord – Pas-de-Calais. Cette approche, menée en collaboration avec le Pr. Arnaud Héquette et Adrien Crapoulet (Equipe 4 « Dynamique côtière actuelle et récente » de l'UMR CNRS 8187 LOG), est déjà en cours et permettra, dans un premier temps, de caractériser la morphodynamique des plages à l'échelle régionale (**chapitre I**).

Dans un deuxième temps, nos résultats ont révélé que la macrofaune benthique disponible consommée par les limicoles était faible en période d'hivernage (i.e. janvier) et nettement inférieure à d'autres secteurs intertidaux européens (**Rolet et al., en préparation ; chapitre III**). Toutefois, la méthodologie employée pour estimer ces consommations (i.e. considération de la surface brute des estrans et de toute la biomasse macrobenthique disponible) ne correspond pas à une réalité écologique, certains facteurs pouvant influencer sur l'utilisation des zones intertidales et la collecte des proies par les limicoles (Goss-Custard, 2012). Ces derniers ne pouvant s'alimenter qu'à marée basse, toute la zone intertidale ne leur est pas accessible et la surface réellement accessible dépend du cycle tidal (Zwarts et al., 2012 ; Van de Kam et al., 2004. Godet et al., 2008). Estimer des consommations sur une surface brute de l'estran s'avère donc biaisé et une pondération de ces consommations par la « surface moyennement exploitable », permettant ainsi de tenir compte de la fréquence d'exondation de la zone

intertidale en fonction des différents coefficients de marée, apparaît une méthode plus adaptée pour approcher de la réalité écologique (Godet et al., 2008 ; Ponsero et al., 2012). De plus, la consommation des proies par les limicoles dépend de leur densité, de leur taille, de leur apport énergétique, de leur digestibilité, de leur activité de surface et de leur profondeur d'enfouissement (Zwarts et al., 1992). La profondeur d'enfouissement et la taille des proies sont donc deux paramètres importants à prendre en compte, les proies n'étant pas toutes accessibles aux limicoles et l'accessibilité à la ressource étant conditionnée par la longueur du bec (Zwarts et Wanink, 1993). Afin de considérer ce point, nous préconisons, pour les études futures, l'utilisation conjointe des surfaces réellement accessibles aux limicoles (i.e. fonction de la marée) et d'un nouvel outil de prélèvement de la macrofaune benthique, le « **carottier multi-couches** », qui permet d'évaluer la fraction des proies accessibles aux différentes espèces de limicoles en fonction de la longueur de leur bec (**Luczak et al., 2013 ; Annexe 2**). Cette méthodologie, en évitant une approximation des consommations pouvant entraîner des estimations biaisées, permettra une meilleure appréhension de la réalité écologique et confortera ainsi les solutions préconisées pour une meilleure gestion des sites d'hivernage.

Au cours de cette thèse, il a également été montré que les limicoles ne répondaient pas nécessairement à une perturbation anthropique indirecte (**Rolet et al., 2015a ; chapitre IV**) et que les fluctuations d'abondance à l'échelle locale coïncidaient fortement aux tendances observées à l'échelle globale (i.e. à l'échelle de la voie de migration Est-Atlantique). Cependant, l'influence climatique pouvant s'exercer sur les fluctuations d'abondance des limicoles aux échelles régionale et locale n'a pas été directement étudiée et quantifiée. Dans un contexte actuel de changement global, une réorganisation des écosystèmes, marquée par un déplacement des aires d'hivernage des limicoles (i.e. une remontée de 115 km en direction du nord-est ; Maclean et al., 2008), a déjà été observée. A l'échelle nationale, Godet et collaborateurs (2011) ont mis en évidence un impact du changement climatique sur la communauté de limicoles hivernants *via* l'utilisation d'un indice qui reflète, pour un assemblage d'espèces donné, l'équilibre entre les espèces à affinité « chaude » et les espèces à affinité « froide » ; le « Community Temperature Index » (CTI ; Devictor et al., 2008). Cet indice permet de détecter un éventuel changement de la composition de la communauté à partir de son affinité

thermique. Pour le calculer, un STI (« Species Temperature Index »), correspondant à la température moyenne qu'une espèce rencontre dans son aire globale de distribution, est alloué à chaque espèce de la communauté considérée : un STI faible correspond à des espèces septentrionales (affinité froide), un STI élevé à des espèces méridionales (affinité chaude). L'indice CTI est ensuite calculé à partir de la moyenne des STI de la communauté, pondérée par les abondances de chaque espèce (Devictor et al., 2008 ; Godet et al., 2011). Par cette approche, une augmentation nette de la moyenne des CTI sur l'ensemble des grands sites d'hivernage français a été observée, le ratio entre espèces à affinité chaude et espèces à affinité froide ayant eu tendance à augmenter entre 1977 et 2009, suggérant que les communautés de limicoles « suivent » le réchauffement climatique (Godet et al., 2011). *Cette réorganisation de la composition des communautés de limicoles, observées aux échelles globale et nationale, est-elle également perceptible aux échelles régionale (i.e. Nord – Pas-de-Calais) et locale (i.e. sites) ? Appliquer cette approche apparaît pertinent pour répondre à cette problématique et permettrait de caractériser l'influence du signal climatique sur notre domaine d'étude.*

Enfin, alors que l'anthropisation des écosystèmes littoraux et côtiers n'a jamais été aussi intense, il apparaît aujourd'hui indispensable de disposer d'outils pratiques et simples d'utilisation afin d'évaluer, de façon précise et rapide, les écosystèmes afin d'apporter des éléments permettant de témoigner de leur « état » et de mettre en place des mesures conservatoires efficaces et adaptées. Au cours des 20 dernières années, de nombreux indicateurs ont été développés pour répondre notamment à la mise en œuvre de directives européennes telles que la Directive Cadre Eau (DCE, 2000/60/CE) et la Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin (DCSMM, 2008/56/CE ; Spilmont, 2013 ; Rombouts et al., 2013). Dans ce contexte, du fait de leur sédentarité et de leur longévité (Dauvin, 1993), les organismes benthiques sont considérés comme de bons intégrateurs des changements environnementaux dans le milieu marin et ont été - et sont encore - largement utilisés en tant qu'indicateurs (Dauvin et al., 2012). Ces indicateurs benthiques, basés sur la composition d'espèces au sein d'un écosystème, sont bien souvent spécifiques à un habitat ou à une aire géographique et sont fortement variables en fonction des échelles de temps considérées (i.e. échelle saisonnière ou pluri-annuelle ; Spilmont, 2013). Les écosystèmes étant fondamentalement et fonctionnellement structurés

dans l'espace et dans le temps, ils sont par définition des systèmes complexes. Définir un « état de référence » d'un tel système complexe apparaît donc comme un des défis majeurs à relever par la communauté scientifique (Frontier et al., 2008 ; Luczak, 2012). Une approche pour estimer cet « état de référence » en écologie consiste à évaluer la résilience écologique *sensu* Holling (1973), c'est-à-dire *la capacité que possède un système écologique d'absorber les perturbations et de se réorganiser tout en effectuant des changements de telle manière à ce qu'il puisse conserver les mêmes fonctions, la même structure, la même identité et les mêmes boucles de rétroaction*. Un nouvel outil, en cours de développement par le Dr. Christophe Luczak, permettra d'évaluer la résilience d'un système et donc d'identifier sa réponse à des forçages d'origine naturelle ou anthropique. Une perspective à court terme consistera donc à valider la fonctionnalité et la pertinence de cet outil en utilisant les données « historiques » de macrofaune benthique intertidale disponibles pour certains secteurs du littoral Nord – Pas-de-Calais, **(1)** en créant un « état de référence observé » et **(2)** en projetant, dans l'espace de cet « état de référence », les données collectées dans le cadre de ce travail de thèse (i.e. 2012 pour la majorité des sites). Cette approche permettra d'estimer la « position » de ces observations par rapport à « l'état de référence historique » et d'évaluer ainsi une potentielle réorganisation du compartiment benthique.

Références bibliographiques

-A-

- Aernouts, D., Hequette, A., 2006. L'évolution du rivage et des petits fonds en baie de Wissant pendant le XXe siècle (Pas-de-Calais, France). *Géomorphologie : relief, processus, environnement* **1**, 49-64.
- Aerts, K., Vanagt, T., Degraer, S., Guartatanga, S., Wittoeck, J., Fockedey, N., Cornejo-Rodriguez, M.P., Calderón, J., Vincx, M., 2004. Macrofaunal community structure and zonation of an Ecuadorian sandy beach (bay of Valdivia). *Belgian Journal of Zoology* **134**, 17-24.
- Agence des Aires Marines Protégées, 2011. Richesses des estuaires picards et de la mer d'Opale. Agence des Aires Marines Protégées, Boulogne-sur-Mer, 109 p.
- Ahn, I.Y., Choi, J.W., 1998. Macrobenthic communities impacted by anthropogenic activities in an intertidal sand flat on the west coast (Yellow Sea) of Korea. *Marine Pollution Bulletin* **36**, 808-817.
- Allee, R. J., Dethier, M., Brown, D., Deegan, L., Ford, R. G., Hourigan, T. F., Maragos, J., Schoch, C., Sealey, K., Twilley, R., Weinstein, M. P. & Yoklavich, M., 2000. Marine and Estuarine Ecosystem and Habitat Classification. National Oceanic and Atmospheric Administration, Silver Spring MD, 43 p.
- Anderson, M.J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* **26**, 32-46.
- Anthony, E.J., Vanhee, S., Ruz, M.-H., 2006. Short-term beach–dune sand budgets on the North Sea coast of France: Sand supply from shoreface to dunes, and the role of wind and fetch. *Geomorphology* **81**, 316-329.
- Anthony, E.J., Héquette, A., 2007. The grain-size characterisation of coastal sand from the Somme estuary to Belgium: Sediment sorting processes and mixing in a tide- and storm-dominated setting. *Sedimentary Geology* **202**, 369-382.
- Arbach Leloup, F., Desroy, N., Le Mao, P., Pauly, D., Le Pape, O., 2007. Interactions between a natural food web, shellfish farming and exotic species: The case of the Bay of Mont Saint Michel (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **76**, 111-120.
- ARCH, 2014. Guide d'interprétation des habitats naturels: Habitats littoraux et halophiles, pp. 41-67. ARCH.
- Ardhuin, F., Accensi, M., 2011. Etats de mer et agitation sur le fond / SRM MMN. Ifremer, Brest, 5 p.
- Augris, C., Clabaut, P., Vicaire, O., 1990. Le domaine marin du Nord – Pas-de-Calais : Nature, morphologie et mobilité des fonds. Ifremer, Région Nord - Pas-de-Calais, 85 p.
- Austin, G.E., Peachell, I., Reyhfish, M.M., 2000. Regional indexing of waders in Britain. *Bird Study* **47**, 352-371.

-B-

- Bachelet, G., Desprez, M., Davoult, D., Dewarumez, J.M., 1997a. Substrats meubles intertidaux - Atlantique, Manche et mer du Nord. In Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et mer du Nord: Synthèse, menaces et perspectives. ed. JC. Dauvin. Museum Nationale d'Histoire Naturelle, Paris, pp 57-64.

- Bachelet, G., Castel, J., Desprez, M., Marchand, J., 1997b. Biocénose des milieux estuariens. *In* Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et mer du Nord: Synthèse, menaces et perspectives. ed. J.C. Dauvin. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, pp 130-140.
- Bally, R., 1983. Intertidal zonation on sandy beaches of the west coast of South Africa. *Cahiers de Biologie Marine* **24**, 85-103.
- Balmer, D.E, Gillings, E., Caffrey, B., Swann, B., Downie, I., Fuller, B., 2013. Birds Atlas 2007-11: the breeding and wintering birds of Britain and Ireland. BTO books, Thetford.
- Banks, S.A., Skilleter, G.A., Possingham, H.P., 2005. Intertidal habitat conservation: identifying conservation targets in the absence of detailed biological information. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **15**, 271-288.
- Banks, S.A., Skilleter, G.A., 2007. The importance of incorporating fine-scale habitat data into the design of an intertidal marine reserve system. *Biological Conservation* **138**, 13-29.
- Battiau-Queney, Y., Billet, J.F., Chaverot, S., Lanoy-Ratel, P., 2003. Recent shoreline mobility and geomorphologic evolution of macrotidal sandy beaches in the north of France. *Marine Geology* **194**, 31-45.
- Beaugrand, G., Luczak, C., Edwards, M., 2009. Rapid biogeographical plankton shifts in the North Atlantic Ocean. *Global Change Biology* **15**, 1790-1803.
- Bergamino, L., Lercari, D., Defeo, O., 2011. Food web structure of sandy beaches: Temporal and spatial variation using stable isotope analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **91**, 536-543.
- Bertasi, F., Colangelo, M.A., Abbiati, M., Ceccherelli, V.U., 2007. Effects of an artificial protection structure on the sandy shore macrofaunal community: the special case of Lido di Dante (Northern Adriatic Sea). *Hydrobiologia* **586**, 277-290.
- Beukema, J.J., 1979. Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* **13**, 203-223.
- Blanchet, H., Gouillieux, B., Alizier, S., Amouroux, J.-M., Bachelet, G., Barillé, A.-L., Dauvin, J.-C., Montaudouin, X.d., Derolez, V., Desroy, N., Grall, J., Grémare, A., Hacquebart, P., Jourde, J., Labrune, C., Lavesque, N., Meirland, A., Nebout, T., Olivier, F., Pelapat, C., Ruellet, T., Sauriau, P.-G., Thorin, S., 2014. Multiscale patterns in the diversity and organization of benthic intertidal fauna among French Atlantic estuaries. *Journal of Sea Research* **90**, 95-110.
- Blumstein, D.T., Fernandez-Juricic, E., Zollner, P.A., Garity, S.C., 2005. Inter-specific variation in avian responses to human disturbance. *Journal of Applied Ecology* **42**, 943-953.
- Bocher, P., Quaintenne, G., Delaporte, P., Goulevant, C., Deceunink, B., Caillot, E., 2012. Distribution, phenology and long term trend of Red knots *Calidris canutus* wintering or staging in France. *Wader Study Group Bulletin* **119**, 17-25.
- Bonnefille, R., Lepetit, J.P., Graffe, M., Leroy, J., 1971. Nouvel Avant-Port de Dunkerque. Mesures en nature. Direction des E et R, 35 p.
- Borcard, D., Gillet, F., Legendre, P., 2011. Numerical Ecology with R. Springer, New York.
- Bousquet, B., 1990. Définition et identification du littoral contemporain. *Revue Juridique de l'Environnement* **4**, 451-468.
- Bouvier, A., 1977. Programme ACPM. Analyse des composantes principales avec données manquantes. CNRA. Laboratoire de biométrie. Document 77, 17.

- Brazeiro, A., Defeo, O., 1996. Macroinfauna zonation in microtidal sandy beaches: is it possible to identify patterns in such variable environments? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **42**, 523-536.
- Brazeiro, A., 1999. Community patterns in sandy beaches of Chile: richness, composition, distribution and abundance of species. *Revista Chilena de Historia Natural* **72**, 93-105.
- Brown, J.H., 1995. Macroecology. University of Chicago Press, Chicago, 284 p.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., West, G.B., Savage, V.M., 2003. The next step in macroecology: From general empirical patterns to universal ecological laws. *In* Macroecology: Concepts and Consequences. eds T.M. Blackburn, K.J. Gaston. Blackwell Science, Oxford.
- Brown, A., McLachlan, A., 2002. Sandy shore ecosystems and the threats facing them: some predictions for the year 2025. *Environmental Conservation* **29**, 62-77.
- Bryant, D.M., 1979. Effects of prey density and site character on estuary usage by overwintering waders (Charadrii). *Estuarine and Coastal Marine Science* **9**, 369-384.
- Burger, J., 1981. The effect of human activity on birds at a coastal bay. *Biological Conservation* **21**, 231-241.
- Burger, J., Niles, L., Clark, K.E., 1997. Importance of beach, mudflat and marsh habitats to migrant shorebirds on Delaware Bay. *Biological Conservation* **79**, 283-292.
- Burton, N.H.K., Evans, P.R., Robinson, M.A., 1996. Effects on shorebird numbers of disturbance, the loss of a roost site and its replacement by an artificial island at Hartlepool, Cleveland. *Biological Conservation* **77**, 193-201.
- Burton, N.H., Armitage, M.J., Musgrove, A.J., Rehfisch, M.M., 2002a. Impacts of man-made landscape features on numbers of estuarine waterbirds at low tide. *Environmental Management* **30**, 0857-0864.
- Burton, N.H., Rehfisch, M.M., Clark, N.A., 2002b. Impacts of disturbance from construction work on the densities and feeding behavior of waterbirds using the intertidal mudflats of Cardiff Bay, UK. *Environmental Management* **30**, 0865-0871.
- Burton, N.H., 2012. Avian habitat use on the non-estuarine intertidal coast. *In* Birds and habitat: relationships in Changing Landscapes. ed. R.J. Fuller. Cambridge Press University, Cambridge, pp 334-351.

-C-

- Cabioch, L., Glaçon, R., 1975. Distribution des peuplements benthiques en Manche orientale, de la baie de Somme au Pas-de-Calais. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences de Paris*, série D **280**, 491-494.
- Cabioch, L., Glaçon, R., 1977. Distribution des peuplements benthiques en Manche orientale, du Cap d'Antifer à la baie de Somme. *Compte rendu de l'Académie des Sciences de Paris*, série D **280**, 209-212.
- Caldow, R.W.G., Beadman, H.A., S. McGrorty, M.J.K., Goss-Custard, J.D., Mould, K., Wilson, A., 2003. Effects of intertidal mussel cultivation on bird assemblages. *Marine Ecology Progress Series* **259**, 173-183.

- Camphuysen, C.J., Ens, B.J., Heg, D., Hulscher, J.B., Meer, J.v.d., Smit, C.J., 1996. Oystercatcher *Haematopus ostralegus* winter mortality in The Netherlands: the effect of severe weather and food supply. *Ardea* **84**, 469-492.
- Cartier, A., 2011. Evaluation des flux sédimentaires sur le littoral du Nord - Pas-de-Calais: Vers une meilleure compréhension de la morphodynamique des plages macrotidales. Thèse de l'Université du Littoral Côte d'Opale, Dunkerque, 376 p.
- Castel, J., Dauvin, J.C., Glémarec, M., 1997. Les conditions générales en Atlantique, Manche et mer du Nord. *In* Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et mer du Nord: Synthèse, menaces et perspectives. ed. J.C. Dauvin. Museum Nationale d'Histoire Naturelle, Paris, pp 6-16.
- Castric-Fey, A., Girard-Descatoire, A., Gentil, F., Davoult, D., Dewarumez, J.M., 1997. Macrobenthos des substrats durs intertidaux et subtidaux. *In* Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et mer du Nord : Synthèse, menaces et perspectives. ed. J.C. Dauvin. Museum Nationale d'Histoire Naturelle, Paris, pp 83-95.
- Chaverot, S., 2006. Impact des variations récentes des conditions météo-marines sur les littoraux meubles du Nord - Pas-de-Calais. Thèse de l'Université du Littoral Côte d'Opale, Dunkerque, 266 p.
- Chessel, D., 2006. Ségrégation sexuelle et statistiques *ad hoc*. M2 Ecologie, Evolution, Biométrie UE Description Statistique des Structures Biologiques, notes de cours. Université de Lyon 1, Lyon. 16 p. <http://pbil.univ-lyon1.fr/R/pdf/cssb5.pdf>.
- Clabaut, P., Chamley, H. et Marteel, H., 2000. Evolution récente des dunes littorales à l'est de Dunkerque (Nord de la France). *Géomorphologie: Relief, Processus, Environnement* **2**, 125-136.
- Clarke, K.R., Green, R.H., 1988. Statistical design and analysis for a 'biological effects' study. *Marine Ecology Progress Series* **46**, 213-226.
- Clarke, K.R., Warwick R.M., 2001. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 2nd edition. PRIMER-E, Plymouth.
- Clarke, K.R., Gorley, R.N., 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth.
- Clique, P.M., Lepetit, J.P., 1986. Catalogue sédimentologique des côtes françaises, côtes de la mer du Nord et de la Manche. Edition Eyrolles, Laboratoire National d'Hydraulique, 133 p.
- CMR and DEP, 2002. North West Shelf Joint Environmental Management Study. Interim Report. CSIRO Marine Research and WA Department of Environmental Protection. June 2002.
- Coggan, R., Diesing, M., 2011. The seabed habitats of the central English Channel: A generation on from Holme and Cabioch, how do their interpretations match-up to modern mapping techniques? *Continental Shelf Research* **31**, S132-S150.
- Cole, M., Lindeque, P., Halsband, C., Galloway, T.S., 2011. Microplastics as contaminants in the marine environment: A review. *Marine Pollution Bulletin* **62**, 2588-2597.
- Colwell, M.A., Landrum, S.L.H., 1993. Nonrandom shorebird distribution and fine-scale variation in prey abundance. *The Condor* **95**, 94-103.
- Colwell, M.A., 2010. Shorebird ecology, conservation and management. University of California Press, London, 328 p.
- Coltman, N., Golding, N., Verling, E., 2008. Developing a broad-scale predictive EUNIS habitat map for the MESH study area, 16 p.

- Connor, D.W., Allen, J.H., Golding, N., Howell, K.L., Lieberknecht, L.M., Northen, K.O., Reker, J.B., 2004. Marine Habitat Classification for Britain and Ireland. Version 04.05, JNCC, Peterborough, 93 p.
- Conradt, L., 1998. Measuring the degree of sexual segregation in group-living animals. *Journal of Animal Ecology* **67**, 217-226.
- Corlay, J.-P., 1995. Géographie sociale, géographie du littoral. *Norois* **165**, 247-265.
- Cramp, S., Simmons, K.E.L., 1983. The birds of the Western Palearctic, vol. III, Waders to Gulls. Oxford University Press, Oxford.
- Cuisinet, H., Moguedet, P., 1983. Echantillonnage en milieu benthique littoral et sublittoral: étude des associations et de la diversité. Université des Sciences et Techniques de Lille - Laboratoire d'Ecologie numérique, Wimereux, 94 p.
- Cummings, V.J., Schneider, D.C., Wilkinson, M.R., 1997. Multiscale experimental analysis of aggregative responses of mobile predators to infaunal prey. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **216**, 211-227.

-D-

- Dahl, E., 1952. Some aspects of the ecology and zonation of the fauna on sandy beaches. *Oikos* **4**, 1-27.
- Daurès, F., Vignot, C., Jacob, C., Desbois, Y., Le Grand, C., Léonardi, S., Guyader, O., Macher, C., Demanèche, S., Leblond, E., Berthou, P., 2011. Pêche professionnelle/ SRM MMN. Ifremer, Brest, 23 p.
- Dauvin, J.C., 1979. Recherches quantitatives sur le peuplement des sables fins de la Pierre Noire, Baie de Morlaix, et sur sa perturbation par les hydrocarbures de l'"AMOCO-CADIZ". Université Pierre et Marie Curie (Paris 6), Diplôme de Docteur de 3^e cycle, 251 p.
- Dauvin, J.C., 1993. Le benthos: témoin des variations de l'environnement. *Océanis* **19**, 25-53.
- Dauvin, J.C., 1997. Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et mer du Nord: Synthèse, menaces et perspectives. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 376 p.
- Dauvin, J.C., 2002. Gestion intégrée des zones côtières: outils et perspectives pour la préservation du patrimoine naturel. *Patrimoines Naturels* **57**, 346 p.
- Dauvin, J.C., Lozachmeur, O., 2006. Mer côtière à forte pression anthropique propice au développement d'une Gestion Intégrée: exemple du bassin oriental de la Manche (Atlantique nord-est). *Vertigo* **7**, 1-14.
- Dauvin, J.C., 2009. Place stratégique du patrimoine naturel dans le processus de la Gestion Intégrée des Zones Côtières sur la façade atlantique. *Vertigo*, Hors-Série **5**, <http://vertigo.revues.org/8212>.
- Dauvin, J.C., 2012. Are the eastern and western basins of the English Channel two separate ecosystems? *Marine Pollution Bulletin* **64**, 463-471.
- Dauvin, J.C., Alizier, S., Rolet, C., Bakalem, A., Bellan, G., Gesteira, J.L.G., Grimes, S., de-la-Ossa-Carretero, J.A., Del-Pilar-Ruso, Y., 2012. Response of different benthic indices to diverse human pressures. *Ecological Indicators* **12**, 143-153.

- Dauvin, J.-C., 2014. History of benthic research in the English Channel: From general patterns of communities to habitat mosaic description. *Journal of Sea Research*. <http://dx.doi.org/10.1016/j.seares.2014.11.005>.
- Davidar, P., Yoganand, K., Ganesh, T., 2001. Distribution of the forest birds in the Andaman islands: importance of key habitats. *Journal of Biogeography* **28**, 663-671.
- Davies, C.E., Moss, D., Hill, M.O., 2004. EUNIS classification revised 2004, In Report to the European Topic Centre on Nature Protection and Biodiversity. European Environmental Agency, Copenhagen, 307 p.
- Davout, D., 1983. Etude du benthos intertidal entre Calais et l'Aa. Mémoire de DEA, USTL/ Station Marine de Wimereux, 36 p.
- Davout, D., Dewarumez, J.M., Prygiel, J., Richard, A., 1988. Carte des peuplements benthiques de la partie française de la Mer du Nord. Carte et notice explicative. IFREMER - Station Marine de Wimereux, 30 p.
- Day, J.-W., Crump, B.-C., Kemp, M.-W., Yanez-Arancibia, A., 2013. Estuarine Ecology. Second edition. Wiley-Blackwell, Hoboken, New Jersey, 550 p.
- De Martonne, E., 1909. Traité de Géographie physique. Colin, Paris, 910 p.
- De Smet, B., Godet, L., Fournier, J., Desroy, N., Jaffré, M., Vincx, M., Rabaut, M., 2013. Feeding grounds for waders in the Bay of the Mont Saint-Michel (France): the *Lanice conchilega* reef serves as an oasis in the tidal flats. *Marine Biology* **160**, 751-761.
- Deceunink, B., Maheo, R., 2000. Synthèse des dénombrements et analyse des tendances de limicoles hivernant en France 1978-1999. LPO - Wetlands International.
- Deboudt, P., Dauvin, J.C., Meur-Férec, C., Morel, V., Desroy, N., Dewarumez, J.M., Dubaille, E., Ghézali, M., 2005. 10 ans de démarche GIZC en Côte d'Opale: Bilan et enjeux. 17.
- Defeo, O., Jaramillo, E., Lyonnet, A., 1992. Community structure and intertidal zonation of the macroinfauna on the Atlantic coast of Uruguay. *Journal of Coastal Research* **8**, 830-839.
- Defeo, O., Rueda, M., 2002. Spatial structure, sampling design and abundance estimates in sandy beach macroinfauna: some warnings and new perspectives. *Marine Biology* **140**, 1215-1225.
- Defeo, O., McLachlan, A., 2005. Patterns, processes and regulatory mechanisms in sandy beach macrofauna: a multi-scale analysis. *Marine Ecology Progress Series* **295**, 1-20.
- Defeo, O., McLachlan, A., Schoeman, D.S., Schlacher, T.A., Dugan, J., Jones, A., Lastra, M., Scapini, F., 2009. Threats to sandy beach ecosystems: A review. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **81**, 1-12.
- Degraer, S., Mouton, I., Neve, L., Vincx, M., 1999. Community structure and intertidal zonation of the macrobenthos on a macrotidal, ultra-dissipative sandy beach: Summer-winter comparison. *Estuaries* **22**, 742-752.
- Degraer, S., Volckaert, A., Vincx, M., 2003. Macrobenthic zonation patterns along a morphodynamical continuum of macrotidal, low tide bar/rip and ultra-dissipative sandy beaches. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **56**, 459-468.
- Degré, D., 2006. Réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon: Dynamique et structure spatiale de la macrofaune et des limicoles hivernants. Thèse de l'Université de La Rochelle, La Rochelle, 457 p.

- Delany, S., Scott, D., Dodman, T., Stroud, D.A., 2009. An atlas of Waders Populations in Africa and Western Eurasia. Wetlands International, Wageningen, 521 p.
- Delavenne, J., Marchal, P., Vaz, S., 2013. Defining a pelagic typology of the eastern English Channel. *Continental Shelf Research* **52**, 87-96.
- Del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., 1996. Handbook of the birds of the world. Vol. 3 Hoatzin to Auks, Lynx, Barcelona, 752 p.
- Desroy, N., Warembourg, C., Dewarumez, J.M., Dauvin, J.C., 2003. Macrobenthic resources of the shallow soft-bottom sediments in the eastern English Channel and southern North Sea. *ICES Journal of Marine Science* **60**, 120-131.
- Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., Jiguet, F., 2008. Birds are tracking climate warming, but not fast enough. *Proceedings of the Royal Society B* **275**, 2743-2748.
- Devos, K., 2008. Numbers and population trends of waders along the Belgian North Sea coast. In *The European Non-Estuarine Coastal Waterbird Survey*. eds N.H.K. Burton, M.M. Rehfish, D.A. Stroud, C.J. Spray, International Wader Study Group, Thetford, pp 5-11.
- Dewarumez, J.M., 1978 - 2013. Chapitre VII: le domaine benthique intertidal. In *Surveillance écologique et halieutique – site de Gravelines*. (35 annual reports). IFREMER, Station Marine de Wimereux et Institut Pasteur de Lille.
- Dewarumez, J.M., Deboudt, P., Desroy, N., Meur-Férec, C., 2002. Patrimoine, particularités et richesse patrimoniale de la Côte d'Opale. In *Gestion intégrée des zones côtières: outils et perspectives pour la préservation du patrimoine naturel*. ed. J.C. Dauvin. Patrimoines Naturels, Paris, pp 215-223.
- Dias, M.P., Granadeiro, J.P., Lecoq, M., Santos, C.D., Palmeirim, J.M., 2006. Distance to high-tide roosts constrains the use of foraging areas by dunlins: Implications for the management of estuarine wetlands. *Biological Conservation* **131**, 446-452.
- Dierschke, V., Kube, J., Probst, S., Brenning, U., 1999. Feeding ecology of dunlins *Calidris alpina* staging in the southern Baltic Sea, 1. Habitat use and food selection. *Journal of Sea Research* **42**, 49-64.
- Diesing, M., Coggan, R., Vanstaen, K., 2009. Widespread rocky reef occurrence in the central English Channel and the implications for predictive habitat mapping. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **83**, 647-658.
- Directive Cadre sur l'Eau, 2004. Caractéristiques des activités halieutiques et aquacoles, version 3, Novembre 2004. <http://www.nord-pas-de-calais.developpement-durable.gouv.fr/>
- Dobroniak, C., 2000. Géomorphologie, hydrodynamique et écologie d'un estuaire tempéré macrotidal : l'Authie, Manche orientale. Thèse de l'Université du Littoral Côte d'Opale, Dunkerque, 399 p.
- Dolman, P., 2012. Mechanisms and processes underlying landscape structure effects on bird populations. In *Birds and habitat: relationships in changing landscapes*. ed. R.J. Fuller, Cambridge Press University, Cambridge, pp 93-124.
- Dugan, J.E., Hubbard, D.M., McCrary, M.D., Pierson, M.O., 2003. The response of macrofauna communities and shorebirds to macrophyte wrack subsidies on exposed sandy beaches of southern California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **58**, 25-40.
- Dumont, P., Quatrelièvre, C., 2009. Suivi des oiseaux nicheurs des falaises du Cap Blanc-Nez (62, AO – W05, 03) en 2008. *Le Héron* **42** (1), 1-14.

- Durell, S.E.A., Stillman, R.A., Triplet, P., Aulert, C., Ono, D., Bouchet, A., Duhamel, S., Mayot, S., Goss-Custard, J.D., 2005. Modelling the efficacy of proposed mitigation areas for shorebirds: a case study on the Seine estuary, France. *Biological Conservation* **123**, 67-77.
- Durell, S.E.A.L.V.d., Stillman, R.A., Caldow, R.W.G., McGrorty, S., West, A.D., Humphreys, J., 2006. Modelling the effect of environmental change on shorebirds: A case study on Poole Harbour, UK. *Biological Conservation* **131**, 459-473.
- Duriez, O., Triplet, P., 2014. Changement d'habitat et dynamique de l'Huîtrier pie *Haematopus ostralegus*. *Ornithos* **21**, 265-274.

-E-

- ESRI, 2011. ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Evans, D., 2012. The EUNIS habitats classification – past, present & future. In Galparsoro, I. (2012) Using EUNIS Habitat Classification for Benthic Mapping in European Seas. *Revista de Investigación Marina, AZTI-Tecnalia*, 19 (2): 28-29.
- Eybert, M.-C., Geslin, T., Questiau, S., Feunteun, E., 2003. Shorebird community variations indicative of a general perturbation in the Mont-Saint-Michel bay (France). *Comptes Rendus Biologies* **326**, Supplement 1, 140-147.

-F-

- Fernandes, R.S.R., Soares-Gomes, A., 2006. Community structure of macrobenthos in two tropical sandy beaches with different morphodynamic features, Rio de Janeiro, Brazil. *Marine Ecology* **27**, 160-169.
- Flamant, N., Benhini, C., Sueur, F., Triplet, P., 2005. Effets des dérangements sur les oiseaux d'eau en période estivale dans la Réserve Naturelle de la Baie de Somme. *Aves* **42**, 23-32.
- Folmer, E.O., Olf, H., Piersma, T., 2010. How well do food distributions predict spatial distributions of shorebirds with different degrees of self-organization? *Journal of Animal Ecology* **79**, 747-756.
- Fournier, J., Autret, E., Cordier, C., Desroy, N., Ehrhold, A., Godet, L., Janson, A.L., Le Mao, P., Olivier, F., Toupoint, N., 2014. Archipel des Chausey. Carte des habitats benthiques, typologie EUNIS. IFREMER, CNRS, MNHN, Dinard.
- Foveau, A., 2009. Habitats et communautés benthiques du bassin oriental de la Manche: Etat des lieux au début du XXIème siècle. Thèse de Doctorat, Université des Sciences et Technologies de Lille 1, 308 p.
- Frontier, S., Le Fèvre, J., Pichod-Viale, D., 1992. Hiérarchies, dépendances d'échelles et transferts d'échelles en océanographie. In *Hiérarchies et échelles en écologie*. P. Auger, J. Baudry, F. Fournier éditeurs. Comité français du SCOPE et Naturalia publications, Paris, pp. 187-223.
- Frontier, S., Pichod-Viale, D., Leprêtre, A., Davoult, D., Luczak, C., 2008. *Ecosystèmes; Structure, Fonctionnement, Evolution*. Dunod, Paris, 558 p.
- Fuller, R.J., 1982. *Bird Habitats in Britain*. T & AD Poyser, London, 352 p.
- Fuller, R.A., 2003. Factors influencing foraging decisions in ruddy turnstones *Arenaria interpres*. Durham University, Durham, 184 p.

-G-

- Galparsoro, I., Connor, D.W., Borja, Á., Aish, A., Amorim, P., Bajjouk, T., Chambers, C., Coggan, R., Dirberg, G., Ellwood, H., Evans, D., Goodin, K.L., Grehan, A., Haldin, J., Howell, K., Jenkins, C., Michez, N., Mo, G., Buhl-Mortensen, P., Pearce, B., Populus, J., Salomidi, M., Sánchez, F., Serrano, A., Shumchenia, E., Tempera, F., Vasquez, M., 2012. Using EUNIS habitat classification for benthic mapping in European seas: Present concerns and future needs. *Marine Pollution Bulletin* **60**, 2187-2196.
- Garlan, T., Marchès, E., 2011. Nature des fonds / SRM MMN. SHOM, Brest, 6 p.
- Gaston, K.J., Blackburn, T.M., 2000. Pattern and process in macroecology, Blackwell Science, Oxford, 392 p.
- Géhu, J-M., 1975. Essai systématique et chronologique sur les principales associations végétales du littoral atlantique français. *An. Real Acad. Farm* **41**, 207-227.
- Géhu, J-M., 1978. Les phytocénoses endémiques des côtes françaises occidentales. *Bulletin de la Société Botanique Française* **125**, 199-208.
- Géroutet, P., 2008. Limicoles, gangas et pigeons d'Europe. Delachaux et Nieslé, Paris, 607 p.
- Gheskiere, T., Hoste, E., Vanaverbeke, J., Vincx, M., Degraer, S., 2004. Horizontal zonation patterns and feeding structure of marine nematode assemblages on a macrotidal, ultra-dissipative sandy beach (De Panne, Belgium). *Journal of Sea Research* **52**, 211-226.
- Gill, J.A., 1996. Habitat choice in wintering pink-footed geese: quantifying the constraints determining winter site use. *Journal of Applied Ecology* **33**, 884-892.
- Gill, J.A., Sutherland, W.J., Watkinson, A.R., 1996. A method to quantify the effects of human disturbance on animal populations. *Journal of Applied Ecology* **33**, 786-792.
- Gill, J.A., Norris, K., Potts, P.M., Gunnarsson, T.G., Atkinson, P.W., Sutherland, W.J., 2001a. The buffer effect and large-scale population regulation in migratory birds. *Nature* **412**, 436-438.
- Gill, J.A., Norris, K., Sutherland, W.J., 2001b. The effects of disturbance on habitat use by black-tailed godwits *Limosa limosa*. *Journal of Applied Ecology* **38**, 846-856.
- Giménez, L., Yannicelli, B., 1997. Variability of zonation patterns in temperate microtidal Uruguayan beaches with different morphodynamic types. *Marine Ecology Progress Series* **160**, 197-207.
- Goberville, E., Beaugrand, G., Edwards, M., 2014. Synchronous response of marine plankton ecosystems to climate in the Northeast Atlantic and the North Sea. *Journal of Marine Systems* **129**, 189-202.
- Godet, L., 2008. L'évaluation des besoins de conservation d'un patrimoine naturel littoral marin: L'exemple des estrans meubles de l'archipel de Chausey. Thèse du Muséum national d'Histoire Naturelle, 473 p.
- Godet, L., Fournier, J., Le Mao, P., Trigui, J., Debout, G., 2008. Départ précoce des familles de Tadornes de Belon *Tadorna tadorna* des Iles Chausey: nouvelles données explicatives. *Alauda* **76**, 101-112.
- Godet, L., Fournier, J., Toupoint, N., Olivier, F., 2009a. Mapping and monitoring intertidal benthic habitats: a review of techniques and a proposal for a new visual methodology for the European coasts. *Progress in Physical Geography* **33**, 378-402.

- Godet, L., Toupoint, N., Fournier, J., Mao, P.L., Retière, C., Olivier, F., 2009b. Clam farmers and Oystercatchers: Effects of the degradation of *Lanice conchilega* beds by shellfish farming on the spatial distribution of shorebirds. *Marine Pollution Bulletin* **58**, 589-595.
- Godet, L., Jaffré, M., Devictor, V., 2011. Waders in winter: long-term changes of migratory bird assemblages facing climate change. *Biology Letters* **7**, 714-717.
- Godet, L., Luczak, C., 2012. Changements climatiques et limicoles côtiers en hiver. In Manuel d'étude et de gestion des oiseaux et de leurs habitats en zones côtières. Forum des Marais Atlantiques, pp 687-704.
- Goss-Custard, J., 1970. The responses of redshank (*Tringa totanus* (L.)) to spatial variations in the density of their prey. *The Journal of Animal Ecology*, 91-113.
- Goss-Custard, J., Jones, R., Newbery, P., 1977. The ecology of the Wash. I. Distribution and diet of wading birds (Charadrii). *Journal of Applied Ecology*, 681-700.
- Goss-Custard, J.D., Verboven, N., 1993. Disturbance and feeding shorebirds on the Exe estuary. *Wader Study Group Bulletin* **68**, 59-66.
- Goss-Custard, J.D., 1996. The Oystercatcher: From individuals to populations. Oxford University Press, Oxford, 442 p.
- Goss-Custard, J.D., Stillman, R.A., West, A.D., Caldow, R.W.G., McGrorty, S., 2002. Carrying capacity in overwintering migratory birds. *Biological Conservation* **105**, 27-41.
- Goss-Custard, J.D., Stillman, R.A., Caldow, R.W.G., West, A.D., Guillemain, M., 2003. Carrying capacity in overwintering birds: when are spatial models needed? *Journal of Applied Ecology* **40**, 176-187.
- Goss-Custard, J.D., Triplet, P., Sueur, F., West, A.D., 2006. Critical thresholds of disturbance by people and raptors in foraging wading birds. *Biological Conservation* **127**, 88-97.
- Goss-Custard, J.D., 2012. Définir et utiliser la capacité d'accueil des oiseaux migrateurs en dehors de la période de reproduction. In Manuel d'étude et de gestion des oiseaux et de leurs habitats en zones côtières. Triplet, P Editeur. Forum des Marais Atlantiques et Aesturia, pp 545-560.
- Granadeiro, J., Santos, C.D., Dias, M.P., Palmeirim, J.M., 2007. Environmental factors drive habitat partitioning in birds feeding in intertidal flats: implications for conservation. *Hydrobiologia* **587**, 291-302.
- Grégoire, A., 1976. Etude de la macrofaune intertidale de la région de Gravelines (Nord). Université des Sciences et Techniques de Lille - Institut de biologie maritime et régionale de Wimereux, 111 p.
- Grosjean, P., Ibanez, F., 2002. PASTECS. R package for Analysis of Space-Time Ecological Series. User's manual.
- Guingand, A., 2011. Navigation de plaisance et sports nautiques / SRM MMN. Ifremer, Brest, 11 p.

-H-

- Hachet, A., 2014. Macrofaune benthique sur substrat intertidal rocheux : variabilité spatiale de la diversité et de l'abondance. Rapport de stage de Master 1, Université de Lille 1 - Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences, Wimereux, 28 p.

- Hacquabart, P., 2003. Evolution à long terme des peuplements macrozoobenthiques de l'estuaire de la Canche (1973-2000). Rapport de DEA Université du Littoral Côte d'Opale, Wimereux. 30 p.
- Halpern, B.S., Walbridge, S., Selkoe, K.A., Kappel, C.V., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J.F., Casey, K.S., Ebert, C., Fox, H.E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H.S., Madin, E.M.P., Perry, M.T., Selig, E.R., Spalding, M., Steneck, R., Watson, R., 2008. A Global Map of Human Impact on Marine Ecosystems. *Science* **319**, 948-952.
- Harris, L., Nel, R., Smale, M., Schoeman, D., 2011. Swashed away? Storm impacts on sandy beach macrofaunal communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **94**, 210-221.
- Harris, L., Nel, R., Holness, S., Sink, K., Schoeman, D., 2014a. Setting conservation targets for sandy beach ecosystems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **150**, Part A, 45-57.
- Harris, L., Campbell, E.E., Nel, R., Schoeman, D., 2014b. Rich diversity, strong endemism, but poor protection: addressing the neglect of sandy beach ecosystems in coastal conservation planning. *Diversity and Distributions* **20**, 1120-1135.
- Haynes, D., Quinn, G., 1995. Temporal and spatial variability in community structure of a sandy intertidal beach, Cape Paterson, Victoria, Australia. *Marine and Freshwater Research* **46**, 931-942.
- Héquette, A., Ruz, M.-H., Maspataud, A., Sipka, V., 2009. Effects of nearshore sand bank and associated channel on beach hydrodynamics: implications for beach and shoreline evolution. *Journal of Coastal Research* **56**, 59-63.
- Héquette, A., Aernouts, D., 2010. The influence of nearshore sand bank dynamics on shoreline evolution in a macrotidal coastal environment, Calais, northern France. *Continental Shelf Research* **30**, 1349-1361.
- Héquette, A., 2010. Les risques naturels littoraux dans le Nord - Pas-de-Calais, France. *Vertigo*, Hors-Série **8**.
- Hornman, M., Hustings, F., Koffijberg, K., Van Winden, E., Sovon, G.Z., Soldaat, L., 2011. Watervogels in Nederland in 2008/2009, SOVON-monitoring rapport 2011/03, Waterdienst-rapport BM 10.24. Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- Hubbard, D.M., Dugan, J.E., 2003. Shorebird use of an exposed sandy beach in southern California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **58**, 41-54.
- Huijbers, C.M., Schlacher, T.A., Schoeman, D.S., Olds, A.D., Weston, M.A., Connolly, R.M., 2015. Limited functional redundancy in vertebrate scavenger guilds fails to compensate for the loss of raptors from urbanized sandy beaches. *Diversity and Distributions* **21**, 55-63.

-I-

- ICES, 1986. Fifth report on the benthos ecology working group. ICES, Ostende, 12-15 may, CM, L. 33 p.
- INPN, 2014. <http://inpn.mnhn.fr/accueil/index>.
- Intergovernmental Panel on Climate Change, I.P.C.C., 2007. Climate change 2007: The Physical Science Basis. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ivar do Sul, J.A., Costa, M.F., 2014. The present and future of microplastic pollution in the marine environment. *Environmental Pollution* **185**, 352-364.

-J-

- Jaffré, M., Beaugrand, G., Goberville, E., Jiguet, F., Kjellén, N., Troost, G., Dubois, P.J., Leprêtre, A., Luczak, C., 2013. Phenological Shifts in Raptor Migration and Climate. *PLoS One* **8**, e79112.
- Janssen, L., Mulder, S., 2005. Zonation of macrofauna across sandy beaches and surf zones along the Dutch coast. *Oceanologia* **47**, 265-282.
- Jaramillo, E., Gonzalez, M., 1991. Community structure and zonation of the macroinfauna along a dissipative reflective range of beach category in southern Chile. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* **26**, 193-212.
- Jaramillo, E., McLachlan, A., 1993. Community and population responses of the macroinfauna to physical factors over a range of exposed sandy beaches in south-central Chile. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **37**, 615-624.
- Jaramillo, E., McLachlan, A., Coetzee, P., 1993. Intertidal zonation patterns of macroinfauna over a range of exposed sandy beaches in south-central Chile. *Marine Ecology Progress Series* **101**, 105-118.
- Jolliffe, I., 2005. Principal component analysis. Wiley Online Library.

-K-

- Kalejta, B., Hockey, P., 1994. Distribution of shorebirds at the Berg River estuary, South Africa, in relation to foraging mode, food supply and environmental features. *Ibis* **136**, 233-239.
- Kersten, M., Piersma, T., 1987. High levels of energy expenditure in shorebirds: metabolic adaptations to an energetically expensive way of life. *Ardea* **75**, 175-187.
- Klein, M.L., Humphrey, S.R., Percival, H.F., 1995. Effects of ecotourism on distribution of waterbirds in a wildlife refuge. *Conservation Biology* **9**, 1454-1465.
- Knox, G.A., 2001. The Ecology of Seashores. Marine Science Series, London, 557 p.
- Kraan, C., Piersma, T., Dekinga, A., Koolhaas, A., van der Meer, J., 2007. Dredging for edible cockles (*Cerastoderma edule*) on intertidal flats: short-term consequences of fisher patch-choice decisions for target and non-target benthic fauna. *ICES Journal of Marine Science* **64**, 1735-1742.

-L-

- Lanshere, J., 2008. Evaluation de la ressource alimentaire macrozoobenthique disponible pour l'avifaune dans la réserve naturelle du Platier d'Oye. Rapport de stage de Master 1, Université des Sciences et Technologies de Lille - Station Marine de Wimereux, 27 p + annexes.
- Larsonneur, C., 1977. La cartographie des dépôts meubles sur le plateau continental français. *Journal de Recherche Océanographique* **2**, 33-39.
- Lazure, P., Desmare, S., 2011. Courantologie / SRM MMN. Ifremer, Brest. 7 p.
- Le Cam, H., Baraer, F., 2011. Climatologie marine / SRM MMN. Météo France, Rennes 10 p.
- Le Mao, P., Pasco, P.-Y., Provost, S., 2006. Consommation de la macro-faune invertébrée benthique par les oiseaux d'eau en baie du Mont-Saint-Michel. *Alauda* **74**, 23-26.

- Leclercq, J.A., Flohart, G., Camberlain, P., Selosse, N., Dansette, E., Cappe, E., 1999. Liste systématique. *Skua*, 11-61.
- Legendre, P., Legendre, L., 2012. Numerical Ecology, Third English Edition, Amsterdam, 990 p.
- Levin, S.A., 1998. Ecosystem and the biosphere as complex adaptive systems. *Ecosystems* **1**, 431-436.
- Levin, S.A., 1999. Fragile dominion. Perseus publishing, Cambridge, 250 p.
- Levin, S.A., 2003. Complex adaptive systems: exploring the known, the unknown and the unknowable. *Bulletin of the American Mathematical Society* **40**, 3-19.
- Lewis, L.J., Davenport, J., Kelly, T.C., 2003. A study of the impact of a pipeline construction on estuarine benthic invertebrate communities: Part 2. Recolonization by benthic invertebrates after 1 year and response of estuarine birds. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **57**, 201-208.
- Lord, A., Waas, J.R., Innes, J., 1997. Effects of human activity on the behaviour of northern New Zealand dotterel *Charadrius obscurus aquilonius* chicks. *Biological Conservation* **82**, 15-20.
- Lord, A., Waas, J.R., Innes, J., Whittingham, M.J., 2001. Effects of human approaches to nests of northern New Zealand dotterels. *Biological Conservation* **98**, 233-240.
- Luczak, C., Marzec, L., Hacquebart, P., 2001. Evolution spatio-temporelle du macrozoobenthos en Baie de Canche. Relation avec l'avifaune à basse mer. CNRS/GDEAM, 88 p.
- Luczak, C., Caillet, A. 2002. Répartition, évolution et relations spatio-temporelles macrozoobenthos/limicoles en baie de Canche (Pas-de-Calais). Groupement de Défense de l'Environnement de l'Arrondissement de Montreuil-sur-Mer, 146 p.
- Luczak, C., Spilmont, N., Lanshere, J., 2008. Etude relative aux ressources alimentaires de l'avifaune sur le site Natura 2000 FR3110039 - Platier d'Oye - volet benthos. Rapport de contrat USTL/LOG/CNRS/EDEN62/ALFA, 28 p.
- Luczak, C., Spilmont, N., Rolet, C., 2010. Estimation des ressources macrozoobenthiques en zone intertidale sur la zone d'étude élargie - projet Calais 2015. CREOCEAN/USTL/LOG, 36 p.
- Luczak, C., Beaugrand, G., Jaffré, M., Lenoir, S., 2011. Climate change impact on Balearic Shearwater through a trophic cascade. *Biology Letters* **7**, 702-705.
- Luczak, C., Beaugrand, G., Lindley, J.A., Dewarumez, J.M., Dubois, P.J., Kirby, R.R., 2012. North Sea ecosystem change from swimming crabs to seagulls. *Biology Letters* **8**, 821-824.
- Luczak, C., 2012. La complexité : perspectives en écologie, approche systémique. Habilitation à Diriger les Recherches, Université de Lille 1, Wimereux, 105 p.
- Luczak, C., Spilmont, N., 2012. Are the Eastern and Western Basins of the English Channel two separate ecosystems? Get back in line with some cautionary comments. *Marine Pollution Bulletin* **64**, 1318-1319.
- Luczak, C., Beaugrand, G., Lindley, J.A., Dewarumez, J.M., Dubois, P.J., Kirby, R.R., 2013. Population dynamics in lesser black-backed gulls in the Netherlands support a North Sea regime shift. *Biology Letters* **9**, 20130127.

-M-

- Maclean, I.M.D., Austin, G.E., Rehfisch, M.M., Blew, J., Crowe, O., Delany, S., Devos, K., Deceunink, B., Gunther, K., Laursen, K., Van Roomen, M., Wahl, J., 2008. Climate change causes rapid changes in the distribution and site abundance of birds in winter. *Global Change Biology* **14**, 2489-2500.
- Mahéo, R., Le Dréan-Quéneq'hdu, S., Triplet, P., 2007. L'Avocette élégante (*Recurvirostra avosetta*) hivernant en France (littoral Manche - Atlantique), 1977-2005. *Alauda* **75**, 51-62.
- Mahéo, R., Le Dréan-Quéneq'hdu, S., 2013. Limicoles séjournant en France (littoral). Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, 49 p.
- Margules, C.R., Pressey, R.L., 2000. Systematic conservation planning. *Nature* **405**, 243-253.
- Martín, B., Delgado, S., Cruz, A.d.l., Tirado, S., Ferrer, M., 2014. Effects of human presence on the long-term trends of migrant and resident shorebirds: evidence of local population declines. *Animal Conservation*. <http://dx.doi.org/10.1111/acv.12139>.
- Marzec, L., 2001. Macrozoobenthos en baie de Canche: mise en place d'une base de données. Détermination des peuplements à partir d'un échantillonnage systématique. Université des Sciences et Technologies de Lille, 39 p + annexes
- Marzec, L., Luczak, C., 2005. Statut des limicoles hivernant sur le littoral Nord - Pas-de-Calais (1988-2003). *Aves* **42**, 57-67.
- Masselink, G., Short, A.-D., 1993. The effect of tide range on beach morphodynamics and morphology: a conceptual beach model. *Journal of Coastal Research* **9**, 785-800.
- McLachlan, A., 1990. Dissipative beaches and macrofauna communities on exposed intertidal sands. *Journal of Coastal Research* **1**, 57-71.
- McLachlan, A., Jamarillo, E., Donn, T.-E., Wessels, F., 1993. Sandy beach macrofauna communities and their control by the physical environment: a geographical comparison. *Journal of Coastal Research* **15**, 27-38.
- McLachlan, A., Jaramillo, E., 1995. Zonation on sandy beaches. *Oceanography and Marine Biology - An Annual Review*, 305-335.
- McLachlan, A., Dorvlo, A., 2005. Global patterns in sandy beach macrobenthic communities. *Journal of Coastal Research* **21**, 674-687.
- McLachlan, A., Brown, A.C., 2006. *The Ecology of Sandy Shores*. Academic Press, Burlington, Massachusetts, 373 p.
- McLusky, D.S., 1989. *Estuarine ecology*, Glasgow, 215 p.
- McLusky, D.S., Elliott, M., 2004. *The Estuarine Ecosystem. Ecology, Threats and Management*. Oxford University Press, Oxford, 214 p.
- Meirland, A., Ruellet, T., Ferté, B., Talleux, J.-D., 2010. Etude des caractéristiques granulométriques et faunistiques des plages de la plaine maritime picarde: évaluation de l'effet de l'Enduropale. GEMEL Picardie, Saint-Valery-sur-Somme, 159 p.
- Mesnard, A.H., Lozachmeur, O., 2002. Réglementations actuelles applicables au patrimoine naturel du littoral, In Dauvin J.C. (coord.). *In Gestion intégrée des zones côtières: outils et perspectives pour la préservation du patrimoine naturel*. Patrimoines Naturels, Paris, 57, 63-108.

- Meur-Férec, C., 1995. La préservation des espaces naturels littoraux dans le Nord et le Pas-de-Calais: acteurs et politiques d'intervention. *Hommes et Terres du Nord* 1/2, 2-10.
- Moreira, F., 1997. The importance of shorebirds to energy fluxes in a food web of a South European estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **44**, 67-78.
- Mouquet, N., Gravel, D., Massol, F., Calcagno, V., 2013. Extending the concept of keystone species to communities and ecosystems. *Ecology Letters* **16**, 1-8.
- Muller, Y., 1983. Etude des peuplements benthiques de l'Avant-Port-Ouest de Dunkerque. Rapport de DEA, Université des Sciences et Techniques de Lille, Wimereux, 81 p.

-N-

- Nel, R., Campbell, E.E., Harris, L., Hauser, L., Schoeman, D.S., McLachlan, A., du Preez, D.R., Bezuidenhout, K., Schlacher, T.A., 2015. The status of sandy beach science: Past trends, progress, and possible futures. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2014.07.016>.
- Newton, I., 1998. Population limitation in birds. Academic Press, London, 597 p.
- Nordstrom, K.F., 2000. Beaches and Dunes on Developed Coasts. Cambridge University Press, Cambridge, 338 p.
- Nudds, R.L., Bryant, D.M., 2000. The energetic cost of short flights in birds. *Journal of Experimental Biology* **203**, 1561-1572.

-O-

- Observatoire de la Biodiversité, 2011. Milieux marins et littoraux: occupation et artificialisation du sol en fonction de la distance à la mer. Fiche indicateur de biodiversité Régional. <http://www.observatoire-biodiversite-npdc.fr/fichiers/documents/fiches/2011/occupation-et-artificialisation-du-sol-en-fonction-de-la-distance-de-la-mer.pdf>.
- OSPAR, 1992. Convention for the protection of the marine environment of the North-East Atlantic.

-P-

- Parmesan, C., 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **37**, 637-669.
- Peters, K.A., Otis, D.L., 2007. Shorebird roost-site selection at two temporal scales: is human disturbance a factor? *Journal of Applied Ecology* **44**, 196-209.
- Peterson, C.H., Bishop, M.J., 2005. Assessing the environmental impacts of beach nourishment. *Bioscience* **55**, 887-896.
- Philippart, C.J.M., van Aken, H.M., Beukema, J.J., Bos, O.G., Cadee, G.C., Dekker, R., 2003. Climate-related changes in recruitment of the Bivalve *Macoma balthica*. *Limnology and Oceanography* **48**, 2171-2185.
- Pierre, G., 2005. Structure et évolution des falaises gréseuses et argileuses du Cap Gris-Nez (Boulonnais, France). *Géomorphologie: reliefs, processus, environnement*, 3.

- Piersma, T., 1990. Pre-migratory 'fattening' usually involves more than the deposition of fat alone. *Ringing and migration* **11**, 113-115.
- Piersma, T., de Goeij, P., Tulp, I., 1993. An evaluation of intertidal feeding habitats from a shorebird perspective: Towards relevant comparisons between temperate and tropical mudflats. *Netherlands Journal of Sea Research* **31**, 503-512.
- Ponsero, A., Le Mao, P., 2011. Estimation de la consommation de la macrofaune invertébrée benthique par les oiseaux d'eau en Baie de Saint-Brieuc (France). *Revue Ecologie (Terre et Vie)* **66**, 383-397.
- Ponsero, A., Le Mao, P., Hacquebart, P., Jaffré, M., Godet, L., 2012. Quantifier les besoins énergétiques des limicoles. In Manuel d'étude et de gestion des oiseaux et de leurs habitats en zones côtières. Triplet P. Editeur, Forum des Marais Atlantiques et Aesturia, pp 311-320.
- Ponsero, A., Sturbois, A., 2014. Assemblages benthiques et faciès sédimentaires des substrats meubles intertidaux du fond de baie de Saint-Brieuc: Cartographie, analyse et évolution de 1987 à 2011. Réserve Naturelle de Saint-Brieuc, Saint-Brieuc, 196 p.
- Poos, M.S., Jackson, D.A., 2012. Addressing the removal of rare species in multivariate bioassessments: The impact of methodological choices. *Ecological Indicators* **18**, 82-90.
- Prater, A.J., Davies, M., 1978. Wintering Sanderlings in Britain. *Bird Study* **25**, 33-38.
- Prater, A.J., 1981. Estuary Birds of Britain and Ireland. T & AD Poyser, London, 456 p.
- Pressey, R.L., 2004. Conservation planning and biodiversity: assembling the best data for the job. *Conservation Biology* **18**, 1677-1681.
- Prygiel, J., Davoult, D., Dewarumez, J.M., Glaçon, R., Richard, A., 1988. Description et richesse des peuplements benthiques de la partie française de la mer du Nord. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences de Paris, série II* **306**, 5-10.

-Q-

- Quaintenne, G., Van Gils, J.A., Bocher, P., Dekinga, A., Piersma, T., 2010. Diet selection in a molluscivore shorebird across Western Europe: does it show short- or long-term intake rate-maximization? *Journal of Animal Ecology* **79**, 53-62.
- Quaintenne, G., Bocher, P., Ponséro, A., Caillot, E., Feunteun, E., 2013. Contrasting benthos communities and prey selection by Red Knot *Calidris canutus* in three nearby bays of the Channel coast. *Ardea* **101**, 81-87.

-R-

- Raffaelli, D., Hawkins, S., 1999. Intertidal Ecology. Kluwer Academic, Dordrecht/Boston/London, 356 p.
- R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. Foundation for statistical Computing. Available from <http://www.r-project.org/>
- Reid, P.C., Beaugrand, G., 2012. Global synchrony of an accelerating rise in sea surface temperature. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **92**, 1435-1450.

- Région Nord – Pas-de-Calais, 2014. Calais Port 2015. Brochure réalisée par la région Nord – Pas-de-Calais, 8 p.
- Richard, A., Souplet, A., Dewarumez, J.M., Chamley, H. Colbeaux, J.P., 1980. Etude préalable à l'extension portuaire de Calais (bionomie – sédimentologie). Université des Sciences et Technologies de Lille, contrat 1980-015 report, 35 p.
- Reichmüth, B., Anthony, E.J., 2007. Tidal influence on the intertidal bar morphology of two contrasting macrotidal beaches. *Geomorphology* **90**, 101-114.
- Rodil, I.F., Lastra, M., Sánchez-Mata, A.G., 2006. Community structure and intertidal zonation of the macroinfauna in intermediate sandy beaches in temperate latitudes: North coast of Spain. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **67**, 267-279.
- Roff, J.C., Taylor, M.E., 2000. National frameworks for marine conservation - a hierarchical geophysical approach. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **10**, 209-223.
- Rolet, C., 2008. Evaluation de l'impact de la pêche à pied sur les gisements de coques *Cerastoderma edule* en Baie de Somme. Rapport de stage de Master 1, Université des Sciences et Technologies de Lille 1 – GEMEL, 33 p +annexes.
- Rolet, C., Dewarumez, J-M., Menu, D., 2012. Chapitre VII: le domaine benthique intertidal. *In* Surveillance écologique et halieutique – site de Gravelines. IFREMER, Station Marine de Wimereux et Institut Pasteur de Lille, pp 104-128.
- Rolet, C., Spilmont, N., Dewarumez, J.M., Luczak, C., 2014a. Map of the benthic communities of the sandy shores of the Eastern English Channel and the Southern Bight of the North Sea (France). Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences UMR CNRS LOG 8187 report, Wimereux. 30p + two maps.
- Rolet, C., Spilmont, N., Ward, A., Luczak, C., 2014b. Wintering shorebirds on the Nord – Pas-de-Calais coast: spatial distribution as function of food resources. *Le Héron* **47**, 1-22.
- Rolet, C., Spilmont, N., Davoult, D., Goberville, E., Luczak, C., 2015a. Anthropogenic impact on macrobenthic communities and consequences for shorebirds in Northern France: a complex response. *Biological Conservation* **184**, 396-404.
- Rolet, C., Spilmont, N., Dewarumez, J.M., Luczak, C., 2015b. Linking macrobenthic communities structure and zonation patterns on sandy shores: mapping tool toward management and conservation perspectives in Northern France. *Continental Shelf Research* **99**, 12-25.
- Rollet, C., Bonnot-Courtois, C., Fournier, J., 2005. Cartographie des habitats benthiques en zone intertidale à partir des orthophotographies littorales. IFREMER, DYNECO/VIGIES et CNRS - UMR 8586 PRODIG Laboratoire de Géomorphologie et Environnement littoral, EPHE, Dinard, 18 p.
- Rombouts, I., Beaugrand, G., Artigas, L.F., Dauvin, J.C., Gevaert, F., Goberville, E., Kopp, D., Lefebvre, S., Luczak, C., Spilmont, N., Travers-Trolet, M., Villanueva, M.C., Kirby, R.R., 2013. Evaluating marine ecosystem health: Case studies of indicators using direct observations and modelling methods. *Ecological Indicators* **24**, 353-365.
- Roycroft, D., Kelly, T.C., Lewis, L.J., 2004. Birds, seals and the suspension culture of mussels in Bantry Bay, a non-seaduck area in Southwest Ireland. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **61**, 703-712.
- Rufin-Soler, C., Héquette, A., Gardel, A., 2008. Assessing the vulnerability of coastal lowlands to marine flooding using LiDAR data, Sangatte coastal dunes, Northern France. *Zeitschrift für Geomorphologie* **52** (3), 195-211.

Ruz, M-H., Meur-Férec, C., 2004, Influence of high water levels on aeolian sand transport: upper-beach/dune evolution on a macrotidal coast, Wissant Bay, Northern France. *Geomorphology* **60**, 73-87.

-S-

Salomon, J.-C., Breton, M., 1991. Courants résiduels de marée dans la Manche. *Oceanologica Acta* **14**, 47-47.

Salvat, B., 1964. Les conditions hydrodynamiques interstitielles des sédiments meubles intertidaux et la répartition verticale de la faune endogée. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences de Paris, série D* **259**, 1567-1579.

Santos, C.D., Saraiva, S., Palmeirim, J.M., Granadeiro, J.P., 2009. How do waders perceive buried prey with patchy distributions? The role of prey density and size of patch. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **372**, 43-48.

Sheehan, E.V., Attrill, M.J., Thompson, R.C., Coleman, R.A., 2012. Changes in shorebird behaviour and distribution associated with an intertidal crab fishery. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **22**, 683-694.

Scheiffarth, G., Nehls, G., 1997. Consumption of benthic fauna by carnivorous birds in the Wadden Sea. *Helgoland Marine Research* **51**, 373-387.

Schiele, K.S., Darr, A., Zettler, M.L., 2014. Verifying a biotope classification using benthic communities – An analysis towards the implementation of the European Marine Strategy Framework Directive. *Marine Pollution Bulletin* **78**, 181-189.

Schlacher, T.A., Thompson, L., 2007. Exposure of Fauna to Off-Road Vehicle (ORV) Traffic on Sandy Beaches. *Coastal Management* **35**, 567-583.

Schlacher, T.A., Dugan, J., Schoeman, D.S., Lastra, M., Jones, A., Scapini, F., McLachlan, A., Defeo, O., 2007. Sandy beaches at the brink. *Diversity and Distributions* **13**, 556-560.

Schlacher, T.A., Schoeman, D.S., Dugan, J., Lastra, M., Jones, A., Scapini, F., McLachlan, A., 2008a. Sandy beach ecosystems: key features, sampling issues, management challenges and climate change impacts. *Marine Ecology* **29**, 70-90.

Schlacher, T.A., Richardson, D., McLean, I., 2008b. Impacts of Off-Road Vehicles (ORVs) on Macro-benthic Assemblages on Sandy Beaches. *Environmental Management* **41**, 878-892.

Schlacher, T.A., Thompson, L., 2012. Beach recreation impacts benthic invertebrates on ocean-exposed sandy shores. *Biological Conservation* **147**, 123-132.

Schlacher, T.A., Nielsen, T., Weston, M.A., 2013. Human recreation alters behaviour profiles of non-breeding birds on open-coast sandy shores. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **118**, 31-42.

Schlacher, T., Thompson, L., 2013a. Environmental control of community organisation on ocean-exposed sandy beaches. *Marine and Freshwater Research* **64**, 119-129.

Schlacher, T., Thompson, L., 2013b. Spatial structure on ocean-exposed sandy beaches: faunal zonation metrics and their variability. *Marine Ecology Progress Series* **478**, 43-55.

Schlacher, T., Jones, A., Dugan, J., Weston, M., Harris, L., Schoeman, D., Hubbard, D., Scapini, F., Nel, R., Lastra, M., McLachlan, A., Peterson, C., 2014a. Open-coast sandy beaches and coastal dunes. In Coastal Conservation. ed. L.B. J.L., Maslo, Cambridge University Press, Cambridge, pp 37-94.

- Schlacher, T.A., Schoeman, D.S., Jones, A.R., Dugan, J.E., Hubbard, D.M., Defeo, O., Peterson, C.H., Weston, M.A., Maslo, B., Olds, A.D., Scapini, F., Nel, R., Harris, L.R., Lucrezi, S., Lastra, M., Huijbers, C.M., Connolly, R.M., 2014b. Metrics to assess ecological condition, change, and impacts in sandy beach ecosystems. *Journal of Environmental Management* **144**, 322-335.
- Schlacher, T.A., Weston, M.A., Schoeman, D.S., Olds, A.D., Huijbers, C.M., Connolly, R.M., 2015. Golden opportunities: A horizon scan to expand sandy beach ecology. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **157**, 1-6.
- Schoeman, D.S., Wheeler, M., Wait, M., 2003. The relative accuracy of standard estimators for macrofaunal abundance and species richness derived from selected intertidal transect designs used to sample exposed sandy beaches. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **58**, 5-16.
- Schooler, N.K., Dugan, J.E., Hubbard, D.M., 2014. Detecting change in intertidal species richness on sandy beaches: Calibrating across sampling designs. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **150**, Part A, 58-66.
- Schwemmer, H., Schwemmer, P., Ehrich, S., Garthe, S., 2013. Lesser black-backed gulls (*Larus fuscus*) consuming swimming crabs: An important link in the food web of the southern North Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **119**, 71-78.
- Scott, T., Masselink, G., Russel, P., 2011. Morphodynamic characteristics and classification of beaches in England and Wales. *Marine Geology* **286**, 1-20.
- SHOM, 1968. Les courants de marée dans la mer de la Manche et sur les côtes françaises de l'Atlantique. No. 550, Paris, 176 p.
- Short, A-D., 1996. The role of wave height, period, slope, tide range and embaymentisation in beach classifications: a review. *Revista Chilena de Historia Natural* **69**, 589-604.
- Shumchenia, E.J., King, J.W., 2010. Comparison of methods for integrating biological and physical data for marine habitat mapping and classification. *Continental Shelf Research* **30**, 1717-1729.
- Siegel, S., Castellan, N.J.Jr., 1988. Nonparametric statistics for the Behavioral Sciences. McGraw-Hill International, 399 p.
- Simian, G., Auxière, J-P., Doré, A., Horellou, A., Noel, P., Siblet, J-P., Trouvilliez, J., Vaudin, A-C., 2009. Guide méthodologique pour l'Inventaire des Zones Naturelles d'Intérêt Ecologique, Faunistique et Floristique en milieu marin. SPN-DMPA-MNHN, 108 p.
- Sipka, V., 1998. Les plages macrotidales du Nord- Pas-de-Calais : contexte environnemental et caractérisation morphodynamique. Thèse de Doctorat, Université du Littoral Côte d'Opale, Dunkerque, 207 p.
- Smit, C. J., Wolf, W. J., 1981. Birds of the Wadden Sea. Balkema, Rotterdam, 308 p.
- Smit, C. J., Piersma, T., 1989. Numbers, midwinter distribution and migration of wader populations using the East Atlantic flyway. In H. Boyd & J. Y. Pirot: Flyways and Reserve Networks for waterbirds. IWRB Special Publication, Slimbridge. pp 24-63.
- Souplet, A., Dewarumez, J.M., 1980. Les peuplements benthiques du littoral de la région de Dunkerque. *Cahiers de Biologie Marine* **21**, 23-39.
- Souplet, A., Glaçon, R., Dewarumez, J.-M., Smigielski, F., 1980. Distribution des peuplements benthiques littoraux en mer du Nord, du cap Blanc-Nez à la frontière belge. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences de Paris, série D* **290**, 627-630.

- Speybroeck, J., Bonte, D., Courtens, W., Gheskiere, T., Grootaert, P., Maelfait, J.-P., Mathys, M., Provoost, S., Sabbe, K., Stienen, E.W.M., Lancker, V.V., Vincx, M., Degraer, S., 2006. Beach nourishment: an ecologically sound coastal defence alternative? A review. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **16**.
- Spilmont, N., Denis, L., Artigas, L.F., Caloin, F., Courcot, L., Créach, A., Desroy, N., Gevaert, F., Hacquebart, P., Hubas, C., Janquin, M.A., Lemoine, Y., Luczak, C., Migné, A., Rauch, M., Davoult, D., 2009. Impact of the *Phaeocystis globosa* spring bloom on the intertidal benthic compartment in the eastern English Channel: A synthesis. *Marine Pollution Bulletin* **58**, 55-63.
- Spilmont, N., 2013. The Future of Benthic Indicators: Moving up to the Intertidal. *Open Journal of Marine Science* **3**, 75-85.
- Spruzen, F.L., Richardson, A.M.M., Woehler, E.J., 2008. Influence of environmental and prey variables on low tide shorebird habitat use within the Robbins Passage wetlands, Northwest Tasmania. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **78**, 122-134.
- Stillman, R.A., Goss-Custard, J.D., 2002. Seasonal changes in the response of oystercatchers to human disturbance. *Journal of Avian Biology* **33**, 358-365.
- Sturbois, A., Ponsero, A., Desroy, N., Le Mao, P., Fournier, J., 2015. Exploitation of intertidal feeding resources by the Red knot *Calidris canutus* under megatidal conditions (Bay of Saint-Brieuc, France). *Journal of Sea Research* **96**, 23-30.
- Sueur, F., Desprez, M., Fagoff, C., Triplet, P., 2003. La baie de Somme: Un site sous-exploité par les oiseaux d'eau. *Alauda* **71**, 49-58.

-T-

- Têtu, L., 2005. Evolution des communautés benthiques intertidales et dynamiques morpho-sédimentaires en milieu estuarien macrotidal : exemple de la rive Nord de l'estuaire de l'Authie. Université du Littoral Côte d'Opale, Calais (France), 57 p.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M., Jeltsch, F., 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* **31**, 79-92.
- Thaxter, C.B., Sansom, A., Thewlis, R.M., Calbrade, N.A., Ross-Smith, V.H., Bailey, S., Mellan, H.J., Austin, G.E., 2010. Wetland Bird Survey Alerts 2006/2007: Changes in numbers of wintering waterbirds in the Constituent Countries of the United Kingdom, Special Protection Areas (SPAs) and Sites of Special Scientific Interest (SSSIs). BTO Research Report 556. BTO, Thetford.
- Thomas, K., Kvitek, R.G., Bretz, C., 2003. Effects of human activity on the foraging behavior of sanderlings *Calidris alba*. *Biological Conservation* **109**, 67-71.
- Thompson, R.C., Olsen, Y., Mitchell, R.P., Davis, A., Rowland, S.J., John, A.W.G., McGonigle, D., Russell, A.E., 2004. Lost at Sea: Where Is All the Plastic? *Science* **304**, 838.
- Thrush, S.F., Hewitt, J.E., Herman, P.M.J., Ysebaert, T., 2005. Multi-scale analysis of species-environment relationships. *Marine Ecology Progress Series* **302**, 13-26.
- Tratalos, J.A., Sugden, R., Bateman, I.J., Gill, J.A., Jones, A.P., Showler, D.A., Sutherland, W.J., Watkinson, A.R., 2013. The conflict between conservation and recreation when visitors dislike crowding: A theoretical and empirical analysis of the spatial distribution of recreational beach users. *Environmental and Resource Economics* **55**, 447-465.

Triplet, P., Stillman, R.A., Goss-Custard, J.D., 1999. Prey abundance and the strength of interference in a foraging shorebird. *Journal of Animal Ecology* **68**, 254-265.

Tuite, C.H., Hanson, P.R., Owen, M., 1984. Some ecological factors affecting winter wildfowl distribution on inland waters in England and Wales, and the influence of water-based recreation. *Journal of Applied Ecology* **21**, 41-62.

-V-

Vallet, C., Dauvin, J.C., 2001. Cartographie et proposition de gestion des habitats marins du site Natura 2000 NPC 005. Rapport de contrat Ecosystèmes Littoraux et côtiers UMR CNRS 8013 ELICO, 22 p + annexes.

Van de Kam, J., Ens. B.J., Piersma, T., Zwarts, L., 2004. Shorebirds. An illustrated behavioural ecology. KNNV Publishers, Utrecht, 368 p.

Van den Hout, P.J., Van Gils, J.A., Robin, F., van der Geest, M., Dekinga, A., Piersma, T., 2014. Interference from adults forces young red knots to forage for longer and in dangerous places. *Animal Behaviour* **88**, 137-146.

Van Gils, J.A., Spaans, B., Dekinga, A., Piersma, T., 2006. Foraging in a tidally structured environment by Red Knots (*Calidris canutus*): Ideal, but not free. *Ecology* **87**, 1189-1202.

Van Hoey, G., Degraer, S., Vincx, M., 2004. Macrobenthic community structure of soft-bottom sediments at the Belgian Continental Shelf. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **59**, 599-613.

VanDusen, B.M., Fegley, S.R., Peterson, C.H., 2012. Prey Distribution, Physical Habitat Features, and Guild Traits Interact to Produce Contrasting Shorebird Assemblages among Foraging Patches. *PLoS ONE* **7**, e52694.

Vanermen, N., De Meulenaer, B., Stienen, E.W.M., 2006. Literature study: shorebirds and their abiotic environment. Relation between shoal morphology and shorebirds in the Westerschelde estuary. INBO, Brussels, 63 p.

Vanermen, N., Stienen, E.W.M., Meulenaer, B.D., Ginderdeuren, K.V., Degraer, S., 2009. Low dietary importance of polychaetes in opportunistic feeding Sanderlings *Calidris alba* on Belgian beaches. *Ardea* **97**, 81-87.

Vasseur, Héquette, A. 2000. Storm surges and erosion of coastal dunes between 1957 and 1988 near Dunkerque (France), southwestern North Sea. In Coastal and Estuarine Environments, Geological Society, Londres, Spec. Publ., 175, pp 99-107.

Veiga, P., Rubal, M., Cacabelos, E., Maldonado, C., Sousa-Pinto, I., 2014. Spatial variability of macrobenthic zonation on exposed sandy beaches. *Journal of Sea Research* **90**, 1-9.

Vong, L., 2010. Des aires marines protégées: Etude comparative France et Grande-Bretagne. Rapport de l'Université du Littoral Côte d'Opale, 70 p.

-W-

West, A.D., Goss-Custard, J.D., Stillman, R.A., Caldow, R.W.G., le V. dit Durell, S.E.A., McGroarty, S., 2002. Predicting the impacts of disturbance on shorebird mortality using a behaviour-based model. *Biological Conservation* **106**, 319-328.

Wetlands International, 2014. Waterbird population estimates. Retrieved from wpe.wetlands.org.

Wright, L.D., Short, A.-D., 1983. Morphodynamics of beaches and surf zones in Australia. *In* Handbook of Coastal Processes and Erosion. C. Press, Komar, P.D., Florida, pp 35-64.

-Y-

Ysebaert, T., Herman, P.M.J., Meire, P., Craeymeersch, J., Verbeek, H., Heip, C.H.R., 2003. Large-scale spatial patterns in estuaries: estuarine macrobenthic communities in the Schelde estuary, NW Europe. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **57**, 335-355.

-Z-

Zar, H.J., 2014. Biostatistical analysis, Fifth edition, Edinburgh, 756 p.

Zwarts, L., Blomert, A.-M., Wanink, J.H., 1992. Annual and seasonal variation in the food supply harvestable by knot *Calidris canutus* staging in the Wadden Sea in late summer. *Marine Ecology Progress Series* **83**, 129-139.

Zwarts, L., Wanink, J.H., 1993. How the food supply harvestable by waders in the Wadden Sea depends on the variation in energy density, body weight, biomass, burying depth and behaviour of tidal-flat invertebrates. *Netherlands Journal of Sea Research* **31**, 441-476.

Zwarts, L., 1996. Waders and their food supply. RIZA Report Van Zee Tot Land 60, Lelystad, 386 p.

ANNEXES

Annexe 1

Cartographie des communautés benthiques intertidales des substrats meubles de la région Nord – Pas-de-Calais

Céline Rolet, Christophe Luczak, Nicolas Spilmont & Jean-Marie Dewarumez

Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences LOG UMR CNRS 8187

Notice explicative (33 p) + 2 cartes

I- Introduction

Le littoral de la région Nord - Pas-de-Calais, s'étendant depuis Bray-Dunes jusqu'à la Baie d'Authie, est composé d'une grande diversité d'habitats tels que les dunes, marais, falaises. D'autres sont inondés à marée haute et découverts à marée basse : ce sont les plages et estuaires qui représentent une superficie totale de 104 km². Ces derniers habitats, formant la zone dite intertidale ou estran, sont situés à l'interface entre les domaines marins et terrestres et sont soumis à de nombreuses modifications qui sont d'origine naturelle (érosion du trait de côte, tempêtes,...) ou liées à des perturbations anthropiques (activités récréatives et touristiques, aménagements, exploitation,...). Les plages et estuaires, en tant que zones de contact (ici entre écosystèmes marins et terrestres), sont des écosystèmes particuliers appelés écotones. De ce fait, ils abritent un ensemble d'espèces en interactions (appelé biocénose) spécifique, unique et à haute valeur patrimoniale. Dans la région Nord - Pas-de-Calais, la grande majorité des plages est constituée de substrats meubles, c'est-à-dire de sable et de vase alors que les secteurs de rochers y sont rares. Le présent travail ne traite donc que de ces substrats meubles. Ces zones ont également un rôle unique d'accueil et de nourriceries pour certains poissons, mais aussi et surtout pour les oiseaux limicoles (constituant l'avifaune) en période de migration, d'hivernage et de reproduction.

Les animaux macrobenthiques (ou macrozoobenthos), c'est-à-dire vivant en relation permanente avec le sédiment (vase, sable,...) à l'état adulte, constituent une part importante des espèces peuplant les plages et estuaires, tant en quantité qu'en diversité. Ces espèces animales (vers, mollusques, crabes, crevettes, etc...), en grande partie sédentaires, interagissent entre elles et avec leur environnement pour former une communauté benthique qui est en évolution permanente.

Il est donc primordial de connaître les caractéristiques de ces communautés et notamment leur distribution spatiale, avant toute tentative de mise en œuvre d'actions de conservation sur ces sites. Contrairement aux communautés benthiques du domaine subtidal (en permanence immergées) qui ont été décrites à l'échelle de la Manche orientale et du sud de la mer du Nord (Cabioch et Gentil, 1975 ; Cabioch et Glaçon, 1975 ; Cabioch et Glaçon, 1977 ; Souplet et Dewarumez, 1980 ; Souplet et al., 1980 ; Prygiel et al., 1988 ; Davoult et al., 1988 ; Gentil et Cabioch, 1997 ; Desroy et al., 2003 ; Foveau, 2009), il n'existe aucune vision globale du domaine intertidal à l'échelle de la région Nord - Pas-de-Calais (Richard et al., 1980 ; Davoult, 1983). Dans ce cadre scientifique et géographique, le projet **MACROFONE** (les

communautés **MACRO**zoobenthiques des sédiments meubles intertidaux du Nord - Pas-de-Calais : structure et **FON**ctionnement **E**cologiques, relations avec l'avifaune hivernante) a pour objectif d'étudier les relations entre l'avifaune et le macrozoobenthos et se doit donc de fournir, dans un premier temps, des éléments de réponse à une question essentielle : quelles sont les communautés macrozoobenthiques présentes le long du littoral du Nord - Pas-de-Calais (distribution spatiale et biodiversité) ?

Une cartographie des communautés benthiques des substrats meubles intertidaux de la région Nord - Pas-de-Calais a donc été réalisée en vue d'être un outil utile et pratique pour les décideurs, gestionnaires et usagers du littoral, mais également comme préalable indispensable à toute étude fonctionnelle de ces écosystèmes littoraux. Cette cartographie est un instantané. La représentation des différentes communautés apparaît « stable » au niveau des plages (sauf perturbation), mais une dynamique très rapide pourrait modifier quelque peu la précision de la distribution des différentes communautés en estuaire (Canche et Authie).

Le document qui suit est basé sur des analyses scientifiques et statistiques, mais ne sont présentés que les produits finaux volontairement épurés au maximum de tout langage et de toute représentation trop spécialisés.

II- Origine des données – techniques utilisées

A- Les échantillons

Les cartes sont basées sur 358 stations de substrats meubles échantillonnées entre 1998 et 2012 sur l'ensemble du littoral Nord - Pas-de-Calais (depuis la frontière belge jusqu'à la baie d'Authie incluse) en fin d'hiver-début de printemps. Les stations couvrent les différents niveaux de la zone intertidale à marée basse avec 3 à 5 stations échantillonnées le long d'une radiale depuis le haut vers le bas de la plage. Au total, 205 stations ont été échantillonnées sur les plages, 75 en baie de Canche et 78 en baie d'Authie. Parmi ces 358 stations et afin de compléter la couverture géographique, 106 stations ont été échantillonnées spécifiquement en 2012 pour le projet cartographique.

B- Travail de terrain

Pour chaque station, 3 échantillons ont été prélevés pour la macrofaune à l'aide d'un carottier d'une surface de 1/40ème de m² sur une profondeur de 30 cm. L'échantillon a ensuite été tamisé sur mailles carrées de 1 mm de côté permettant de récupérer les individus

supérieurs à 1 mm : on parle alors de macrofaune benthique (Figure 1). Finalement, l'échantillon a été étiqueté puis fixé au formol salé à 10% en attendant son analyse au laboratoire. Un prélèvement supplémentaire a également été réalisé pour des analyses granulométriques (une centaine de g de sédiment).

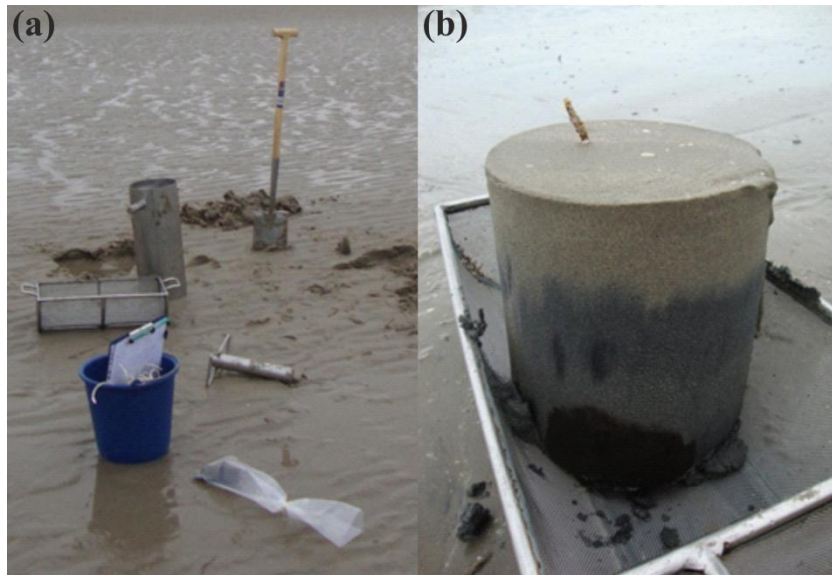


Figure 1. (a) Matériel de prélèvement de la macrofaune benthique pour les substrats meubles intertidaux (carottiers et tamis) et (b) carotte destinée à l'analyse de la macrofaune, avant tamisage (© Céline Rolet)

C- Traitement des échantillons

1) Macrofaune benthique

La macrofaune a été triée au laboratoire. Les individus récoltés ont été identifiés jusqu'à l'espèce à chaque fois que cela a été possible à l'aide de faunes françaises, belges et britanniques (exception faite des Oligochètes, Némertes et Nématodes). Une liste faunistique, ainsi que les densités (nombre d'individus par m^2 : $ind.m^{-2}$) de chaque espèce recensée, ont été dressées pour chaque station échantillonnée. Les noms des espèces déterminées ont été actualisés selon le référentiel international : World Register Of Marine Species WORMS (<http://www.marinespecies.org>). La biomasse (c'est-à-dire la masse de matière organique) des individus récoltés a ensuite été déterminée selon la méthode du poids sec libre de cendres (ICES, 1986). Les individus ont été rassemblés par espèce et par station et placés dans une étuve à $60^{\circ}C$ pendant 48 heures, puis pesés le plus précisément possible pour obtenir le poids sec (PS). Ils ont ensuite été placés dans un four à $520^{\circ}C$ pendant 6 heures afin de permettre la

disparition complète de la matière organique sans altérer la matière minérale présente. Ils ont été de nouveau pesés pour obtenir le poids des cendres (PC). L'estimation de la biomasse (en g.m^{-2}) a été obtenue en effectuant la différence des mesures PS – PC, pour obtenir le poids sec libre de cendres (PSLC correspondant au Ash Free Dry Weight anglo-saxon AFDW) qui est une estimation de la matière organique contenue dans les animaux.

2) *Analyses sédimentaires*

Les échantillons de sédiments récoltés à chaque station ont permis de caractériser la granulométrie. Celle-ci est définie en fonction de 6 catégories sédimentaires allant des pélites (ou vases) aux cailloutis suivant la classification de Larssonneur (1977) (Tableau 1). Pour chaque station, le pourcentage de chaque catégorie sédimentaire a été calculé afin de définir la nature du substrat.

Tableau 1. Catégories sédimentaires dérivées de la classification de Larssonneur (1977)

Catégories sédimentaires	Taille des particules (mm)
Cailloutis	[20-50[
Graviers grossiers	[5-20[
Graviers fins	[2-5[
Sables grossiers	[0,5-2[
Sables moyens	[0,2-0,5[
Sables fins	[0,05-0,2[
Pélites (silts + argiles)	< 0,05

D- Analyses des données

1) *Descripteurs biologiques*

Pour chaque station échantillonnée, la **richesse spécifique** (RS) qui se définit comme le nombre d'espèces recensées à une échelle spatiale donnée (Frontier et al., 2008), la **densité** (nombre d'individus par m^2) ainsi que la **diversité spécifique** (H, encore appelée diversité de Shannon) ont été calculées. Cette diversité spécifique (H), intégrant d'une part la richesse spécifique et d'autre part l'abondance relative des espèces, reflète l'état dynamique de la

biocénose et permet d'estimer le degré d'évolution entre les stades pionnier et mature d'une communauté. L'indice le plus couramment utilisé en écologie est l'indice de diversité de Shannon. Ce dernier exprime la diversité d'une communauté en fonction du nombre d'espèces récoltées et du nombre d'individus de chacune de ces espèces suivant la formule suivante (Frontier et al., 2008) :

$$H = - \sum_{i=1}^n p_i \cdot \log_2 p_i$$

Avec :

n : le nombre d'espèces

p_i : la fréquence relative de l'espèce i dans le prélèvement $p_i = n_i/N$

n_i : le nombre d'individus de l'espèce i

N : le nombre total d'individus dans le prélèvement

H est en général compris entre 1 et 4,5 ; une valeur < à 1 indique une diversité très faible (Frontier et al., 2008).

Afin d'apprécier la régularité (E) de la distribution des espèces dans la communauté, l'« équitabilité » de Pielou est calculée à partir de l'indice de diversité de Shannon (H) et de la diversité maximale (basé sur la richesse spécifique) (Frontier et al., 2008) :

$$E = H / \log_2 n$$

Dans des communautés de taille modeste, les régularités courantes sont de l'ordre de 0,7-0,9 (Frontier et al., 2008).

Ces indices ont également été calculés pour chacune des communautés recensées sur le littoral.

Les résultats sont présentés sous forme de moyenne pour chaque communauté avec une estimation de la dispersion autour de cette moyenne représentée par l'écart type (moyenne ± écart-type).

2) *Analyses statistiques*

L'identification et la délimitation des différentes communautés ont été effectuées par une approche classique en écologie des communautés couplant une ordination multidimensionnelle (gradients) et une classification (ruptures) (Clarke & Warwick, 2001 ; Legendre & Legendre, 2012). Les détails figurent en annexe 1 du document.

3) *Cartographie*

Les communautés macrobenthiques définies grâce aux analyses statistiques ont été caractérisées et décrites selon la classification **EUNIS** (Niveaux 4 et 5 : Connor et al., 2004 ; Davies et al., 2004 ; Galparsoro et al., 2012). Cette classification a été développée pour répondre à la mise en œuvre de la « Directive Habitat » de l'Union européenne et tend à devenir la typologie de référence des habitats en Europe. Elle comprend 6 niveaux qui suivent une hiérarchie : au niveau 1, les habitats sont répartis entre habitats marins (code A) et autres (terrestres et eaux douces). Le niveau 2 distingue les habitats marins en fonction du type de substrat (meuble/rocheux), de la profondeur, du caractère permanent ou non de l'immersion (ex : A2 pour sédiments littoraux). Le niveau 3 permet de classer en fonction des conditions abiotiques (nature du sédiment, énergie hydrodynamique, salinité ; ex : A2.2 pour les sables et sables-vaseux littoraux). A partir du niveau 4, la classification est basée sur la biocénose en place (ex : A2.23 Sables fins intertidaux dominés par les Polychètes et Amphipodes). Aux niveaux 5 et 6, la résolution augmente encore dans la description de l'habitat avec les espèces benthiques présentes (ex : A2.223 Sables fins à moyens intertidaux à Amphipodes et *Scolelepis spp* pour le niveau 5 et A2.2232 Sables mobiles intertidaux à *Eurydice pulchra* pour le niveau 6). Les données de cette classification sont disponibles gratuitement sur le site <http://eunis.eea.europa.eu/> (accès le 18/04/14).

La cartographie finale a été réalisée sur fonds de photographies aériennes (© Ortho Littorale 2000) à l'échelle du littoral Nord - Pas-de-Calais selon la méthode recommandée par Godet et al. (2009). Les analyses et représentations cartographiques ont été effectuées à l'aide du logiciel de SIG (Systèmes d'Informations Géographiques) ArcGIS 10®.

III- Les communautés macrobenthiques des substrats meubles intertidaux du littoral Nord - Pas-de-Calais

Suite aux analyses, 7 communautés ont pu être identifiées :

- La zone de dessiccation ou zone de sable sec codée A2.21.
- La communauté des sables fins à moyens intertidaux à Amphipodes et *Scolelepis spp.* codée A2.223.
- La communauté des sables fins intertidaux dominés par les Polychètes et Amphipodes codée A2.23.
- La communauté des sables envasés intertidaux dominés par les Polychètes et Bivalves codée A2.24.

Trois sous-communautés de la communauté A2.24 ont également été identifiées au niveau 5 de la classification EUNIS :

- La communauté des sables envasés intertidaux à *Cerastoderma edule* et Polychètes codée A2.242.
- La communauté des sables envasés intertidaux à *Bathyporeia pilosa* et *Corophium arenarium* codée A2.244.
- La communauté des sables intertidaux à *Lanice conchilega* codée A2.245.

A l'échelle de la région Nord - Pas-de-Calais, 108 espèces appartenant à la macrofaune des substrats meubles intertidaux ont été recensées lors de cette étude. Elles se répartissent de la façon suivante :

- 36 Annélides Polychètes
- 45 Crustacés :
 - 22 Amphipodes
 - 5 Isopodes
 - 12 Décapodes
 - 4 Cumacés
 - 2 Mysidacés
- 19 Mollusques :
 - 16 Bivalves
 - 3 Gastéropodes
- 2 Echinodermes

- 1 Pycnogonide
- 1 Poisson
- 1 Nématode
- 1 Némerte
- 1 Oligochète
- 1 Insecte

Les richesses spécifiques, diversités, densités et biomasses moyennes ont été calculées pour chacune des communautés identifiées (Tableau 2).

Tableau 2. Nombre de stations analysées, nombre d'espèces recensées, richesse spécifique moyenne (moyenne \pm écart-type), indice de diversité de Shannon (H ; moyenne \pm écart-type), régularité de Pielou (E ; moyenne \pm écart-type), densité moyenne (ind.m⁻² ; moyenne \pm écart-type) et biomasse moyenne (g.m⁻² ; moyenne \pm écart-type) de chaque communauté présente sur le littoral Nord - Pas-de-Calais

Communauté EUNIS	A2.21	A2.223	A2.23	A2.24	A2.242	A2.244	A2.245
Nombre de stations	19	143	92	93	2	2	7
Espèces recensées	16	60	80	37	24	3	26
Richesse spécifique moyenne	0,8 \pm 0,8	5,3 \pm 2,6	6,5 \pm 3,6	6,3 \pm 2,7	17,5 \pm 4,9	2,0 \pm 1,4	7,1 \pm 4,7
Diversité de Shannon (H)	0,05 \pm 0,17	1,53 \pm 0,71	1,92 \pm 0,67	1,33 \pm 0,68	2,67 \pm 0,08	0,73 \pm 1,03	1,48 \pm 0,73
Régularité de Pielou (E)	0,05 \pm 0,17	0,69 \pm 0,22	0,77 \pm 0,16	0,55 \pm 0,25	0,65 \pm 0,05	0,46 \pm 0,65	0,58 \pm 0,32
Densité moyenne (ind.m⁻²)	124 \pm 352	983 \pm 1449	682 \pm 1835	6774 \pm 11239	4749 \pm 3698	47 \pm 47	3132 \pm 5565
Biomasse moyenne (g.m⁻²)	0,09 \pm 0,17	2,17 \pm 3,70	6,59 \pm 14,79	21,59 \pm 72,36	12,80 \pm 10,81	0,07 \pm 0,09	5,17 \pm 8,27

La zone de dessiccation (A2.21) présente une faible richesse spécifique (0,8 espèce en moyenne, pour 16 espèces recensées au total) et donc une faible diversité spécifique ($H = 0,05 \pm 0,17$). La communauté des sables envasés intertidaux à *Bathyporeia pilosa* et *Corophium arenarium* (A2.244) est également caractérisée par une faible richesse spécifique moyenne ($2,0 \pm 1,4$), seulement 3 espèces recensées, un nombre d'individus réduit et une faible diversité spécifique ($H = 0,73 \pm 1,03$). Les trois communautés recensées sur toutes les plages de la région, à savoir les communautés A2.223, A2.23 et A2.24 présentent des richesses spécifiques moyennes similaires (de l'ordre de 5 à 6 espèces). La communauté des sables envasés (A2.24) possède des densités plus importantes ($6774 \pm 11239 \text{ ind.m}^{-2}$) par rapport aux deux autres communautés (A2.223 et A2.23), mais une diversité spécifique et une régularité relativement plus faibles ($H = 1,33 \pm 0,68$ et $E = 0,55 \pm 0,25$). 37 espèces y ont été récoltées contre 60 et 80 pour les communautés A2.223 et A2.23 respectivement. La communauté des sables envasés intertidaux à *Cerastoderma edule* et Polychètes (A2.242) présente la plus forte richesse spécifique moyenne ($17,5 \pm 4,9$ espèces en moyenne pour 24 espèces recensées au total), de fortes densités et la plus forte diversité spécifique ($H = 2,67 \pm 0,08$). Concernant la communauté des sables intertidaux à *Lanice conchilega* (A2.245), les densités moyennes sont importantes ($3132 \pm 5565 \text{ ind.m}^{-2}$), principalement en raison de la présence de l'Annélide Polychète *Lanice conchilega*, et la richesse spécifique est relativement élevée ($7,1 \pm 4,7$ espèces) grâce à la présence de nombreuses espèces accompagnatrices (26 espèces recensées au sein de cette communauté).

Les biomasses les plus importantes sont retrouvées au sein des communautés sablo-vaseuses A2.24 et A2.242 ($21,59$ et $12,80 \text{ g.m}^{-2}$ respectivement), les plus faibles au sein des communautés des hauts niveaux de plages : A2.21 et A2.244.

Les richesses et diversités spécifiques, ainsi que les densités et biomasses observées pour chacune des communautés sont semblables à celles obtenues en Belgique sur le même type de plage (Degraer et al., 2003).

Tableau 3. Caractéristiques sédimentaires de chacune des communautés en % de pélites, sables fins, sables moyens, sables grossiers, graviers fins et graviers grossiers

Communauté EUNIS	Pélites	Sables fins	Sables moyens	Sables grossiers	Graviers fins	Graviers grossiers
A2.21	-	28	71	1	-	-
A2.223	-	27	68	4	1	-
A2.23	-	52	44	3	1	-
A2.24	3	32	61	3	1	-
A2.242	3	18	77	2	-	-
A2.244	-	29	54	10	4	3
A2.245	-	64	30	3	3	-

L'analyse sédimentaire a permis de mettre en évidence un gradient sédimentaire depuis le haut vers le bas de plage. Les hauts niveaux de plage (A2.21) sont dominés par des sédiments constitués de sables moyens (71%) et de sables fins (28%), les niveaux moyens (A2.223) par des sables moyens à fins (68% de sables moyens, 27% de sables fins, 4% de sables grossiers, 1% de graviers fins) et les bas-niveaux (A2.23) sont, quant à eux, dominés par une majorité de sables fins (52%) à moyens (44%), sans pélites (Tableau 3). On observe un affinement des sédiments depuis le haut vers le bas de l'estran. Certaines plages du littoral, telles que celles des Hemmes de Marck et de Gravelines, ainsi que les fonds des baies de Canche et d'Authie, présentent en certains secteurs une part non négligeable de pélites : le sédiment est alors constitué de sables moyens à 61%, de sables fins à 32%, de pélites à 3% et de 4% de sédiments plus grossiers (communauté A2.24). Une comparaison des caractéristiques sédimentaires des plages entre la baie d'Authie et le Cap Gris-Nez et entre le Cap-Gris-Nez et Bray-Dunes montre que les sédiments sont beaucoup plus fins sur les plages entre la baie d'Authie et le Cap-Gris-Nez et beaucoup plus grossiers depuis le Cap-Gris-nez jusqu'à Bray-Dunes.

La figure 2 permet d'appréhender sur le terrain les différents niveaux de l'estran ; niveaux caractérisés par les différentes communautés décrites par la suite dans ce fascicule.

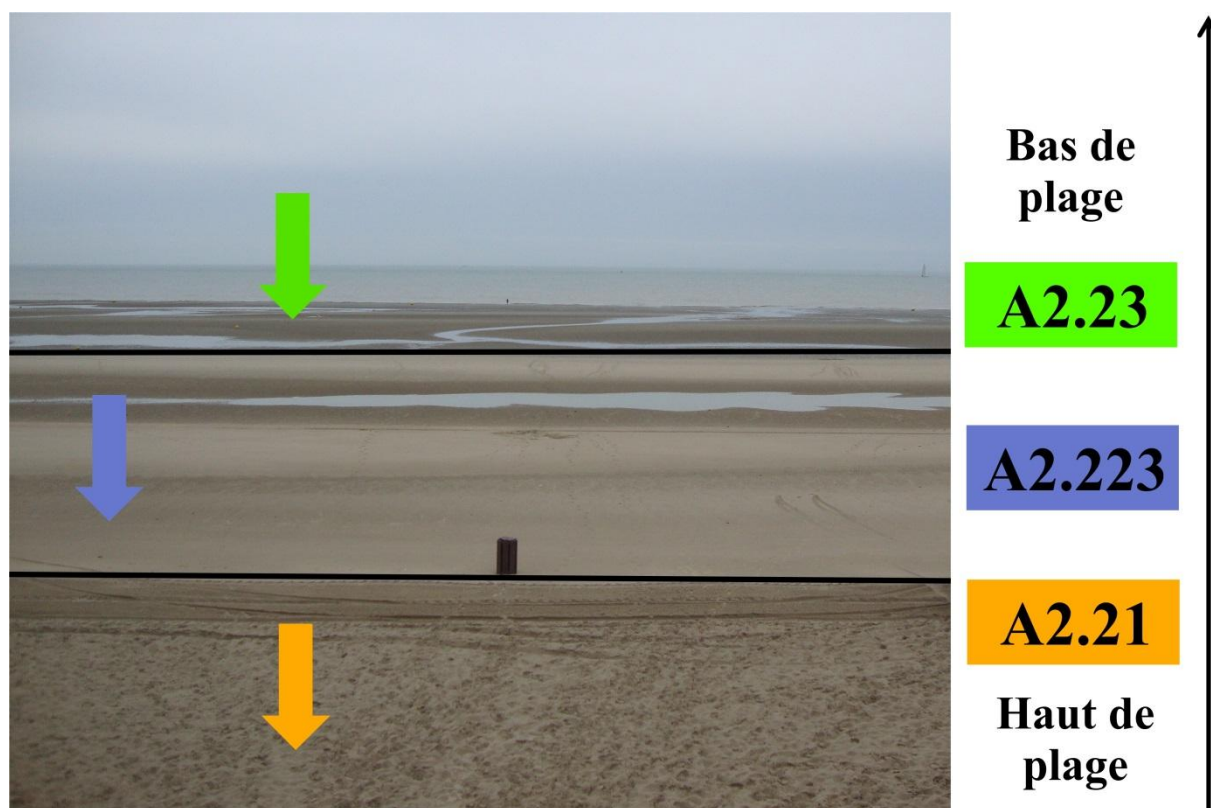


Figure 2. Observation sur le terrain des différents niveaux sur la plage : depuis le haut de plage avec la zone de dessiccation A2.21, puis le milieu de plage caractérisé par la communauté A2.223 et le bas de plage caractérisé par la communauté A2.23 (Zuydcoote, © Céline Rolet)

A- La zone de dessiccation ou zone de sable sec (A2.21)

Cette zone est présente sur le haut de plage et est exceptionnellement recouverte à marée haute (voir cartes). Cette zone de sable sec est dominée à 71% par des sables moyens, 28% par des sables fins et contient 1% de sables grossiers (Tableau 3 et Figure 3).

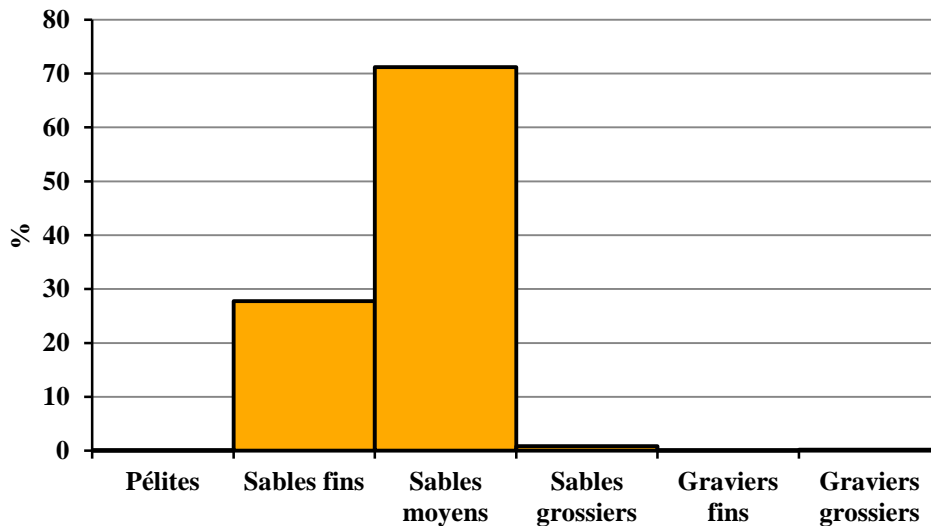


Figure 3. Granulométrie typique de la zone de dessiccation A2.21

Cette partie de plage présente une richesse spécifique moyenne très faible ($0,8 \pm 0,8$ espèce) ; elle est localement dépourvue de faune benthique (et alors qualifiée d'azoïque). La diversité spécifique y est très faible ($H = 0,05 \pm 0,17$). La densité moyenne de cette communauté est de $124 \pm 352 \text{ ind.m}^{-2}$ pour une biomasse négligeable ($0,09 \pm 0,17 \text{ g.m}^{-2}$; Tableau 2). La zone de dessiccation est parfois colonisée par l'Amphipode *Talitrus saltator* ou « puce de mer » (Figure 4). Les densités de cette espèce varient en fonction de la nourriture disponible dans la laisse de mer (algues et cadavres en décomposition). Des Oligochètes peuvent être abondants dans cette zone (1500 ind.m^{-2} sur une station située sur la plage des Hemmes de Marck). Des insectes colonisent également la zone tels que des Coléoptères et des Diptères (Dauvin et al., 1997 ; Figure 4).

Cette communauté est présente de Berck-sur-Mer à Boulogne-sur-Mer et absente de Wimereux au Cap-Gris-Nez puisque remplacée par des digues ou des zones rocheuses. On la retrouve ensuite depuis Tardinghen jusqu'à Bray-Dunes (voir cartes). Elle couvre $4,1 \text{ km}^2$ soit 4% de la zone intertidale.

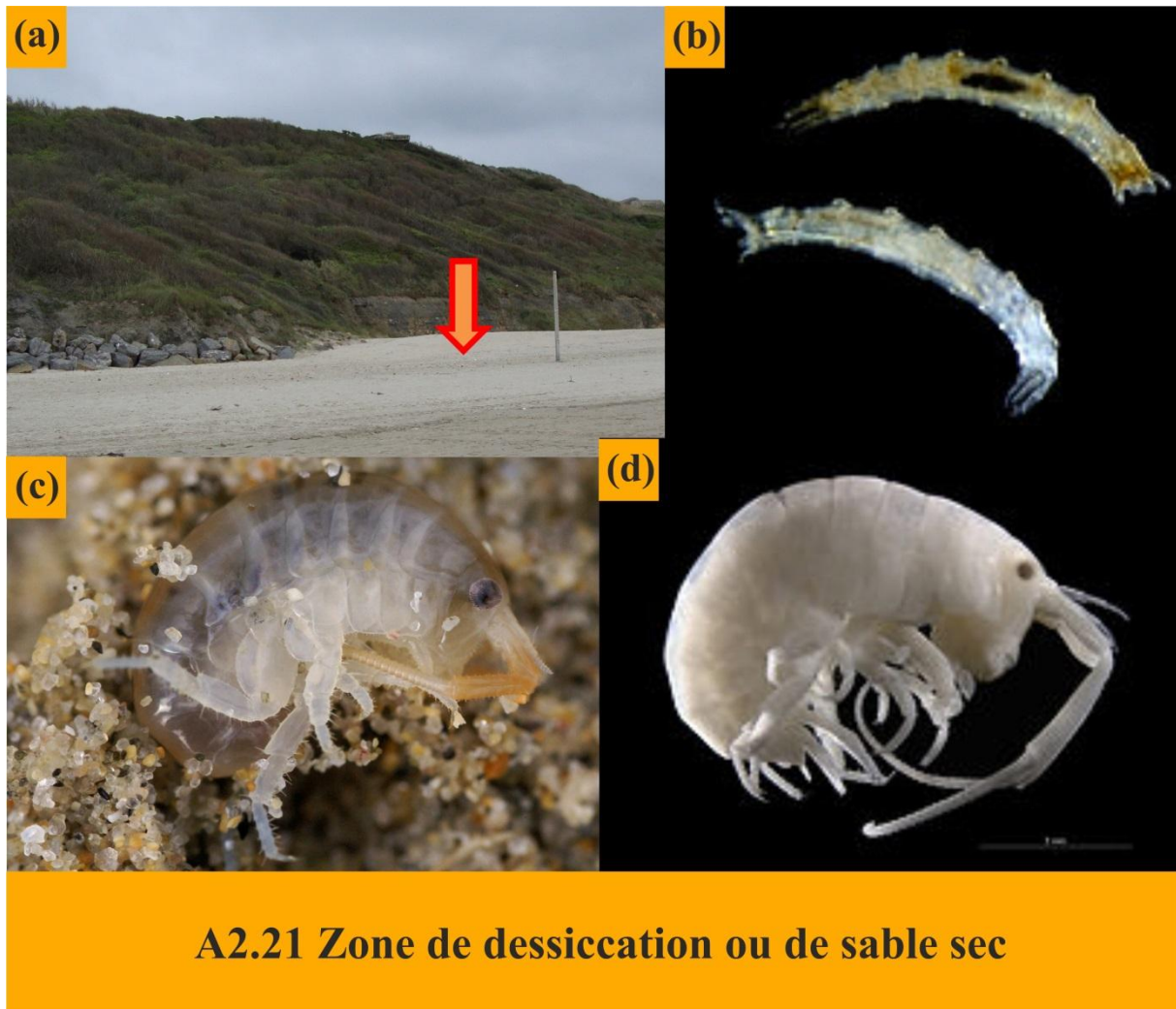


Figure 4. (a) Zone de dessiccation A2.21 située en haut de plage (Equihen-Plage, © Céline Rolet), (b) larves d'insectes (taille 20 mm ; © Hans Hillewaert), (c) et (d) l'Amphipode *Talitrus saltator* ou puce de mer, espèce typique de la zone (taille 25 mm ; © Marc Cochu et © Hans Hillewaert)

B- La communauté des sables fins à moyens intertidaux à Amphipodes et *Scolelepis spp* (A2.223)

Cette communauté est localisée sur toutes les plages de la région Nord - Pas-de-Calais y compris dans les baies (Canche et Authie) mais absente des zones portuaires. On la retrouve à partir des hauts niveaux de plage, faisant suite à la zone de dessiccation, jusqu'à la limite des basses mers de mortes eaux (voir cartes). Elle est principalement caractérisée par des sables moyens (68%) et fins (27%). Des sables grossiers (4%), des graviers fins (1%) et des graviers grossiers (0,5%) sont également présents mais en faible proportion (Tableau 3 et Figure 5).

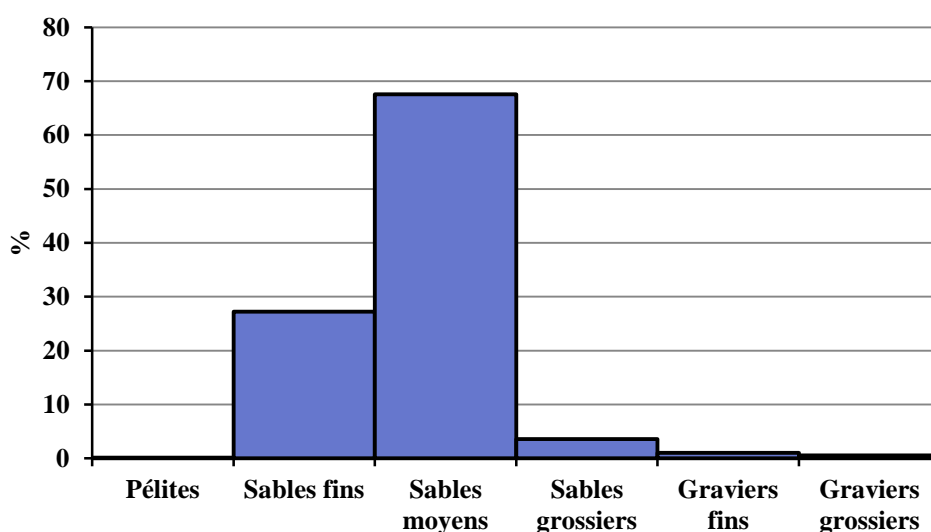


Figure 5. Granulométrie typique de la communauté des sables fins à moyens intertidaux à Amphipodes et *Scolelepis spp*. A2.223

Cette communauté présente une richesse spécifique moyenne de $5,3 \pm 2,6$ espèces et 60 espèces recensées au total, une densité moyenne de 983 ± 1449 ind.m⁻², une biomasse moyenne de $2,17 \pm 3,70$ g.m⁻² et une diversité spécifique de $1,53 \pm 0,71$. La régularité de 0,69 illustre une bonne répartition des individus entre les différentes espèces au sein de cette communauté (Tableau 2). Les espèces rencontrées typiquement dans cette communauté sont les Amphipodes du genre *Bathyporeia* (*B. pilosa* et *B. sarsi*) et *Haustorius arenarius*, les Isopodes *Eurydice pulchra* et *Eurydice affinis*, et le Polychète *Scolelepis squamata* (Figure 6).

Cette communauté couvre 30,5 km² de zone intertidale à l'échelle du Nord - Pas-de-Calais soit 29% de la surface totale de l'estran.

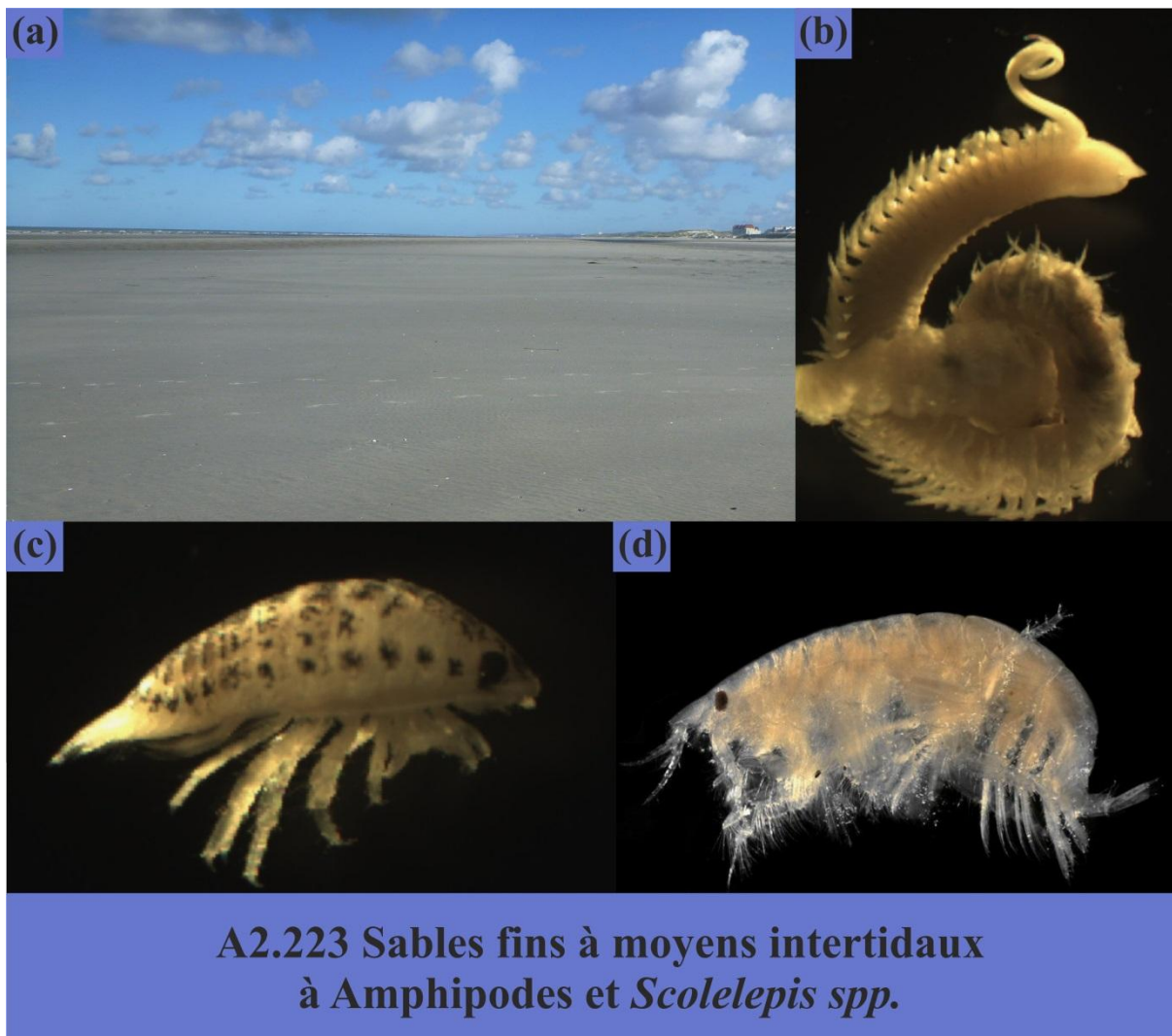


Figure 6. (a) Les moyens niveaux de plage colonisés par la communauté des sables fins à moyens intertidaux à Amphipodes et *Scoelepis* spp (plage de Merlimont, © Christophe Luczak), (b) le Polychète *Scoelepis squamata* (taille 50 à 80 mm ; © Céline Rolet), (c) l'Isopode *Eurydice pulchra* (taille 8 mm ; © Céline Rolet) et (d) l'Amphipode *Bathyporeia pilosa* (taille 6 mm ; © Hans Hillewaert)

C- La communauté des sables fins intertidaux dominés par les Polychètes et Amphipodes (A2.23)

Cette communauté, la plus largement répandue, est située sur toutes les plages du littoral y compris aux embouchures des baies de Canche et d'Authie. Elle est caractéristique des bas niveaux de l'estran et s'étend vers la zone subtidale (voir cartes). Les sédiments de cette communauté sont composés majoritairement de sables fins (52%) et de sables moyens (44%). De faibles proportions de sables grossiers (3%) et de graviers fins (1%) sont également présentes (Tableau 3 et Figure 7).

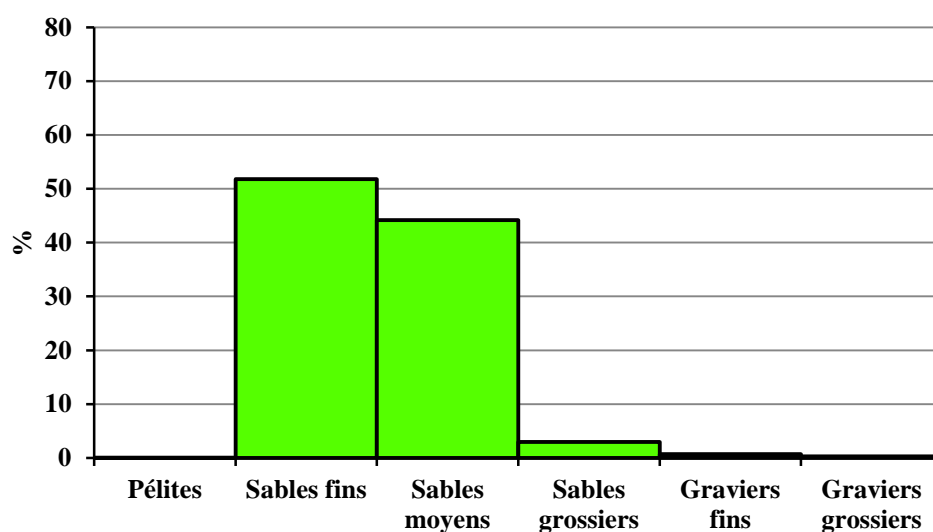


Figure 7. Granulométrie typique de la communauté des sables fins intertidaux dominés par les Polychètes et Amphipodes A2.23

La communauté des sables fins intertidaux dominés par les Polychètes et Amphipodes présente une richesse spécifique moyenne de $6,5 \pm 3,6$ espèces avec 80 espèces différentes recensées, une densité moyenne de 682 ± 1835 ind.m⁻², une biomasse moyenne de $6,59 \pm 14,79$ g.m⁻², une diversité spécifique de $1,92 \pm 0,67$ et une régularité de $0,77 \pm 0,16$. Cette dernière valeur illustre une assez bonne répartition des individus entre les différentes espèces au sein de cette communauté, proche du maximum possible égal à 1 (Tableau 2). Les espèces rencontrées sont des Amphipodes tels que *Bathyporeia pelagica* et *Urothoe poseidonis*, des Polychètes comme *Nephtys cirrosa*, *Spio martinensis* et *Spiophanes bombyx* principalement et des Mollusques Bivalves comme *Donax vittatus* et *Ensis directus* (Figure 8).

Sa superficie est de 56 km². Elle est la communauté la plus représentée sur notre littoral (52% de la surface totale des estrans).

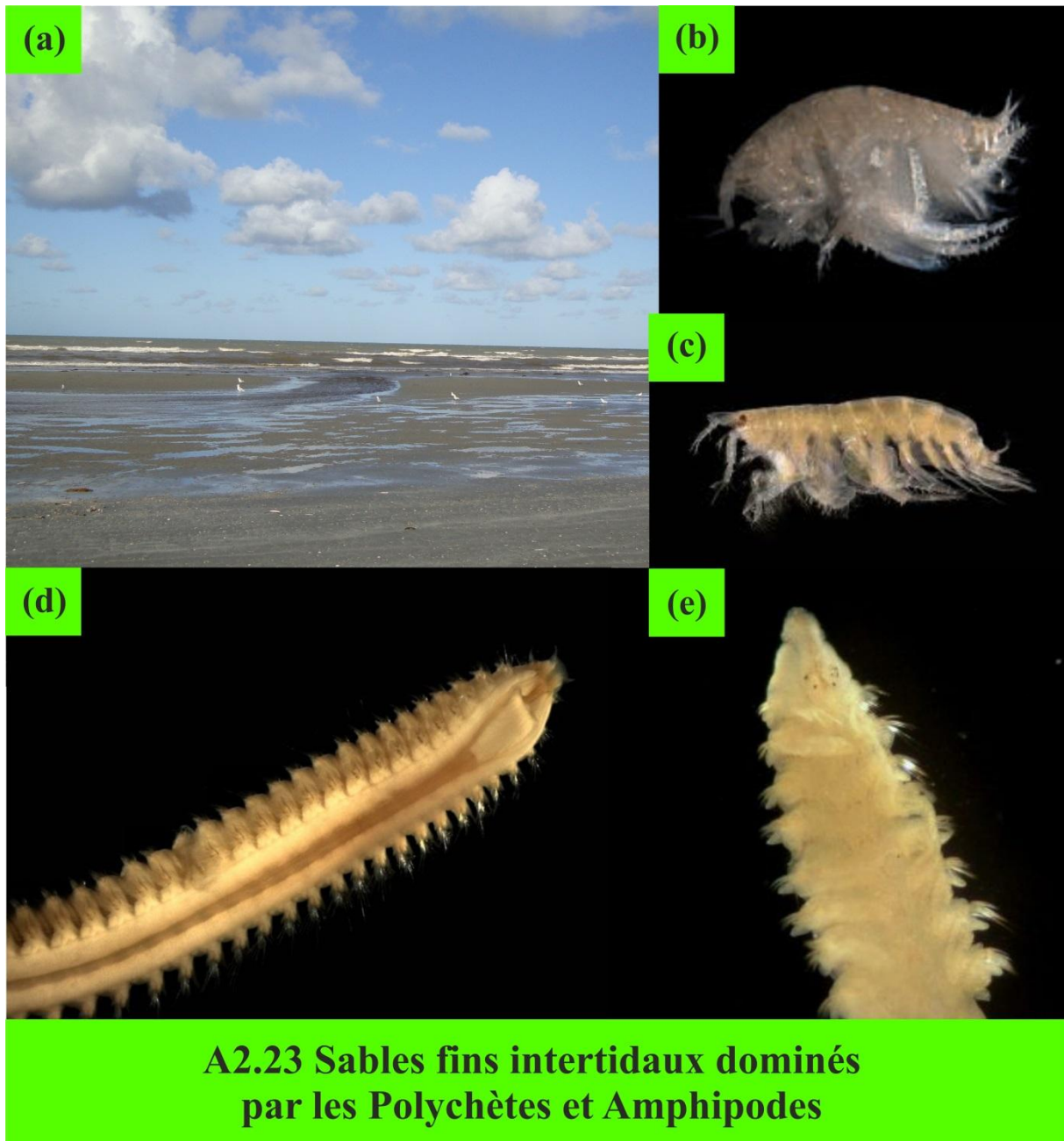


Figure 8. (a) Bas de plage colonisé par la communauté des sables fins intertidaux dominés par les Polychètes et Amphipodes A2.23 (plage de Merlimont, © Céline Rolet), (b) l'Amphipode *Urothoe poseidonis* (taille 6 mm ; © Hans Hillewaert), (c) l'Amphipode *Bathyporeia pelagica* (taille 6 mm ; © Hans Hillewaert) (d) le Polychète *Nephtys cirrosa* (taille 60-100 mm ; © Hans Hillewaert) et (e) le Polychète *Spio martinensis* (taille 30 mm ; © Hans Hillewaert)

D- La communauté des sables envasés intertidaux dominés par les Polychètes et Bivalves (A2.24)

Cette communauté est principalement présente dans les fonds des baies d'Authie et de Canche et le long des chenaux de ces deux rivières. On la retrouve également dans les hauts niveaux de deux plages de la région : les Hemmes de Marck et Gravelines (voir cartes). Elle est caractérisée par des sables moyens (61%), des sables fins (32%), des sables grossiers (3%) mais aussi par la présence de pélites (vases) avec 3%. Les graviers fins sont présents en faible proportion (Tableau 3 et Figure 9).

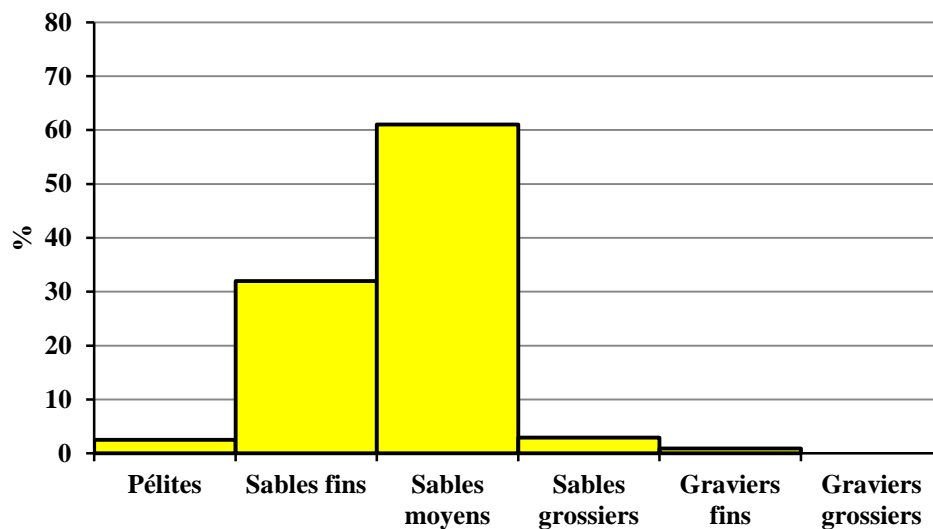


Figure 9. Granulométrie typique de la communauté de sables envasés intertidaux dominés par les Polychètes et Bivalves A2.24

La communauté des sables envasés intertidaux dominés par les Polychètes et Bivalves présente une richesse spécifique similaire aux deux autres principales communautés situées sur la zone intertidale (A2.223 et A2.23) avec $6,3 \pm 3,6$ espèces mais seulement 37 espèces recensées. Les densités et biomasses y sont plus élevées (6774 ± 11239 ind.m⁻² et $21,59 \pm 72,36$ g.m⁻²) mais la diversité spécifique et la régularité plus faibles ($H = 1,33 \pm 0,68$ et $E = 0,55 \pm 0,25$; Tableau 2). Cette communauté est caractérisée par des espèces à affinité sablo-vaseuses : les Mollusques *Peringia ulvae*, *Cerastoderma edule* et *Macoma balthica* ; les Crustacés *Corophium arenarium*, *Bathyporeia pilosa*, *Eurydice affinis* et les Annélides Polychètes *Pygospio elegans* et *Hediste diversicolor* (Figure 10).

Cette communauté couvre 9,9% de la zone intertidale du littoral Nord - Pas-de-Calais, soit 10,5 km² au total.



Figure 10. (a) Les hauts niveaux de plage et/ou fonds des baies colonisés par la communauté des sables envasés intertidaux dominés par les Polychètes et Bivalves A2.24 (Hemmes de Marck, © Christophe Luczak), (b) le Polychète *Pygospio elegans* (taille 10-15 mm ; © fyu.fi), (c) le Mollusque Bivalve *Macoma balthica* (taille 25 mm ; © Hans Hillewaert), (d) l'Amphipode *Corophium arenarium* (taille 7 mm ; © Marc Cochu) et (e) le Gastéropode *Peringia ulvae* (taille 6 mm ; © G & Ph Poppe)

L'analyse met également en évidence la présence de trois sous-communautés (niveau 5 de la classification EUNIS) appartenant à la communauté A2.24 «Sables envasés intertidaux dominés par les Polychètes et Bivalves» et détaillées ci-dessous:

- La communauté des sables envasés intertidaux à *Cerastoderma edule* et Polychètes codée A2.242.
- La communauté des sables envasés intertidaux à *Bathyporeia pilosa* et *Corophium arenarium* codée A2.244.
- La communauté des sables intertidaux à *Lanice conchilega* A2.245.

E- La communauté des sables envasés intertidaux à *Cerastoderma edule* et Polychètes (A2.242)

Cette communauté est située en zone abritée dans l'Avant-Port-Ouest de Dunkerque et occupe les moyens niveaux de la zone intertidale soit 1,1 km² (voir carte). Le sédiment est principalement composé de sables moyens (77%), de sables fins (18%) et de sables grossiers (2%) auxquels s'ajoutent 3% de pélites (Tableau 3 et Figure 11).

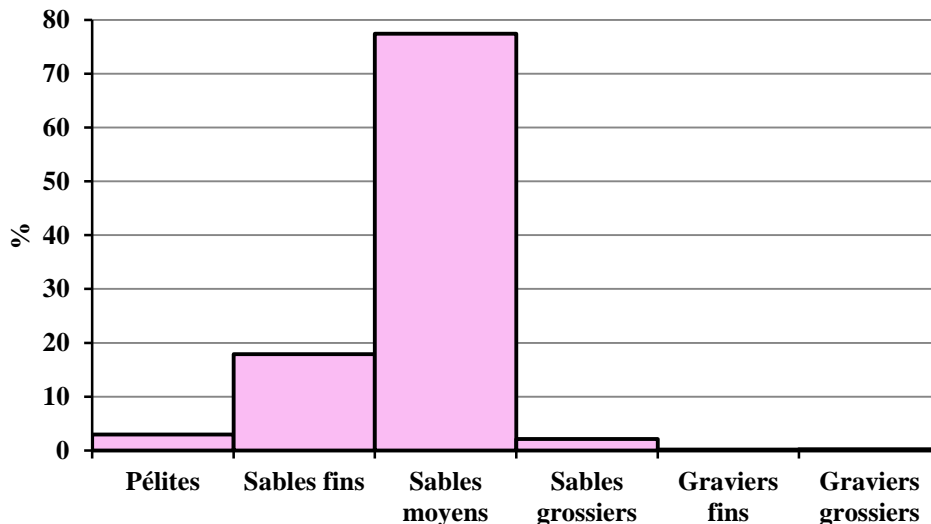


Figure 11. Granulométrie typique de la communauté de sables envasés intertidaux à *Cerastoderma edule* et Polychètes A2.242

La richesse spécifique et la diversité spécifique de la communauté des sables envasés intertidaux à *Cerastoderma edule* et Polychètes sont importantes ($17,5 \pm 4,9$ espèces recensées en moyenne et une diversité de $2,67 \pm 0,08$) par rapport aux autres communautés présentes sur notre littoral. Les densités et biomasses sont également élevées (4749 ± 3698 ind.m⁻² et $12,80 \pm 10,80$ g.m⁻²; Tableau 2). Cette communauté se caractérise par la présence de Mollusques Bivalves comme *Cerastoderma edule* et *Macoma balthica*, et de Polychètes tels que *Eteone longa*, *Pygospio elegans*, *Phyllodoce mucosa* et *Capitella capitata* (Figure 12).



Figure 12. (a) Les moyens niveaux de l'Avant-Port-Ouest de Dunkerque colonisés par la communauté des sables envasés intertidaux à *Cerastoderma edule* et Polychètes A2.242 (Avant-Port-Ouest de Dunkerque, © Céline Rolet), (b) le Polychète *Eteone longa* (taille 25-60 mm ; © Céline Rolet), (c) la coque *Cerastoderma edule* (taille 50 mm ; © GEMEL Picardie), (d) les Polychètes *Capitella capitata* (taille 20-100 mm ; © Hans Hillewaert) et (e) *Pygospio elegans* (taille 10-15 mm ; © fyu.fi)

F- La communauté des sables envasés intertidaux à *Bathyporeia pilosa* et *Corophium arenarium* (A2.244)

Cette communauté est représentée par une petite zone (0,3 km²) située dans les hauts niveaux d'une partie de la plage du Casino de Oye-Plage (voir carte). Les sédiments contiennent une part plus importante de particules grossières par rapport aux sédiments des autres communautés : 54% de sables moyens, 10% de sables grossiers, 4% de graviers fins et 3% de graviers grossiers. Les sables fins sont représentés à 29% et les pélites sont présentes en faible proportion (0,1% ; Tableau 3 et Figure 13).

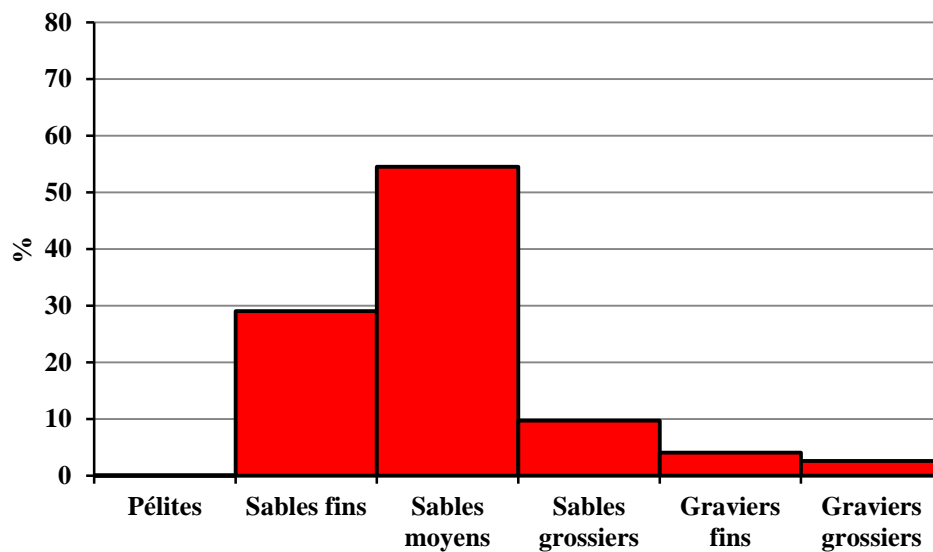


Figure 13. Granulométrie typique de la communauté des sables envasés intertidaux à *Bathyporeia pilosa* et *Corophium arenarium* A2.244

La communauté des sables envasés intertidaux à *Bathyporeia pilosa* et *Corophium arenarium*, tout comme la zone de dessiccation A2.21, présente une faible diversité spécifique ($H = 0,73 \pm 1,03$). La richesse spécifique, les densités et biomasses moyennes y sont également réduites (2 espèces recensées en moyenne, 47 ind.m⁻² et 0,07 ± 0,09 g.m⁻² ; Tableau 2). Peu d'espèces sont donc rencontrées dans cette communauté située dans les hauts niveaux de plage. Le Crustacé Amphipode *Corophium arenarium*, le Mollusque Gastéropode *Peringia ulvae* et des larves d'insectes ont été échantillonnés au sein de cette communauté (Figure 14). Bien qu'il n'ait pas été échantillonné lors des campagnes de prélèvement, la présence du Crustacé Amphipode *Bathyporeia pilosa* dans cette communauté est attestée (C. Rolet, observation personnelle).



Figure 14. (a) Les hauts niveaux de la plage du Platier d'Oye colonisés par la communauté des sables envasés intertidaux à *Bathyporeia pilosa* et *Corophium arenarium* A2.244 (Oye-Plage, © Céline Rolet), les Amphipodes caractéristiques de cette communauté (b) *Corophium arenarium* (taille 7 mm ; © Marc Cochu) et (c) *Bathyporeia pilosa* (taille 6 mm ; © Hans Hillewaert) et (d) le Gastéropode *Peringia ulvae* (taille 6 mm ; © G & Ph Poppe)

G- La communauté des sables intertidaux à *Lanice conchilega* (A2.245)

Cette communauté est présente dans les ports de Dunkerque et de Boulogne-sur-Mer mais également au centre de la baie de Canche (voir cartes). Elle est principalement localisée dans les bas niveaux de l'estran des zones abritées. Le sédiment où se développe cette communauté est composé en majorité de sables fins (64%) et de sables moyens (30%). Une fraction de particules plus grossières est également présente au sein de ce sédiment (3% de sables grossiers et 3% de graviers fins) (Tableau 3 et Figure 15).

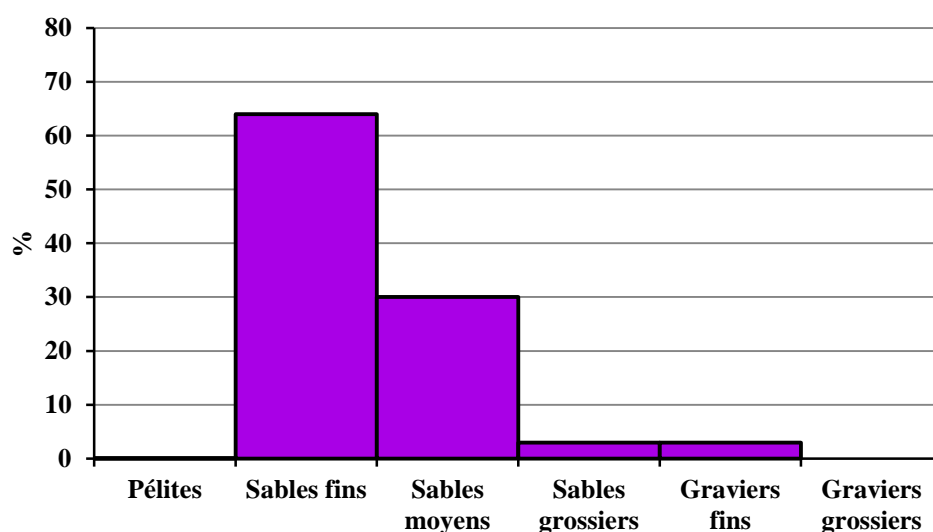


Figure 15. Granulométrie typique de la communauté des sables intertidaux à *Lanice conchilega* A2.245

Vingt-six espèces différentes ont été recensées dans cette communauté ($7,1 \pm 4,7$ espèces). La diversité est relativement importante ($H = 1,48 \pm 0,73$). Les densités sont fortes avec en moyenne $3132 \pm 5565 \text{ ind.m}^{-2}$, tout comme la biomasse ($5,17 \pm 8,27 \text{ g.m}^{-2}$; Tableau 2). Les espèces principalement rencontrées sont des Polychètes tels que *Lanice conchilega*, *Capitella capitata* et *Notomastus latericeus*. Les Mollusques Bivalves *Macoma balthica* et *Abra alba* ainsi que la crevette grise *Crangon crangon* sont également recensés (Figure 16). L'Annélide Polychète *Lanice conchilega* peut présenter des densités élevées ; les tubes formés par ce ver sont alors visibles à la surface du sédiment (Figure 17).

La communauté A2.245 couvre $0,85 \text{ km}^2$ de la zone intertidale du Nord - Pas-de-Calais (0,80% de la surface totale).



Figure 16. (a) Les bas niveaux des ports colonisés par la communauté des sables intertidaux à *Lanice conchilega* A2.245 (Avant-Port-Ouest de Dunkerque, © Céline Rolet), (b) le Polychète *Lanice conchilega* (taille 250-300 mm ; © Hans Hillewaert), (c) la crevette grise *Crangon crangon* (taille 90 mm ; © Hans Hillewaert) et les Polychètes (d) *Phyllodoce mucosa* (taille 100 mm ; © Hans Hillewaert) et (e) *Capitella capitata* (taille 20-100 mm ; © Hans Hillewaert)



Figure 17. Tubes de l'Annélide Polychète *Lanice conchilega*, espèce représentative de la communauté A2.245 et pouvant présenter des densités très élevées (© Christophe Luczak)

Les **substrats rocheux A1**, sur le littoral Nord - Pas-de-Calais, représentent 3,3 km² (soit 3% de la surface intertidale totale). Ils sont localisés au niveau de Equihen-plage, Le Portel, de Wimereux jusqu'au Cap Gris-Nez et du Cap Gris-Nez au Cap Blanc-Nez.

Bibliographie

- Cabioch, L. et Gentil, F. (1975).** Distribution des peuplements benthiques dans la partie orientale de la Baie de Seine. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences de Paris, série D*, 280 : 571-574.
- Cabioch, L. et Glaçon, R. (1975).** Distribution des peuplements benthiques en Manche orientale, de la baie de Somme au Pas-de-Calais. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences de Paris, série D*, 280 : 491-494.
- Cabioch, L. et Glaçon, R. (1977).** Distribution des peuplements benthiques en Manche orientale, du Cap d'Antifer à la baie de Somme. *Compte rendu de l'Académie des Sciences de Paris, série D*, 280 : 209-212.
- Clarke, K.R. et Warwick, R.M. (2001).** Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 2nd edition. PRIMER-E, Plymouth.
- Connor, D.W., Allen, J.H., Golding, N., Howell, K.L., Lieberknecht, L.M., Northen, K.O. et Reker, J.B. (2004)** The Marine Habitat Classification for Britain and Ireland Version 04.05 JNCC, Peterborough ISBN 1 861 07561 8 (internet version: www.jncc.gov.uk/MarineHabitatClassification).
- Davies, C.E., Moss, D. et Hill, M.O. (2004).** EUNIS habitat classification revised 2004. Report to the European Topic Centre on Nature Protection and Biodiversity. European Environment Agency. 307 pp.
- Davoult, D. (1983).** Etude du benthos intertidal entre Calais et l'Aa. *Mémoire de DEA, USTL/Station Marine de Wimereux* : 36 pp.
- Davoult, D., Dewarumez, J.M., Prygiel, J. et Richard, A. (1988).** Carte des peuplements benthiques de la partie française de la mer du Nord. *Carte et notice explicative. Station Marine de Wimereux* : 30 pp.
- Degraer, S., Volckaert, A. et Vincx, M. (2003).** Macrobenthic zonation patterns along a morphodynamical continuum of macrotidal, low tidebar: rip and ultra-dissipative sandy beaches. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 56: 459-468.
- Desroy, N., Warembourg, C., Dewarumez, J.M. et Dauvin, J.C. (2003).** Macrobenthic resources of the shallow soft-bottom sediments in the eastern English Channel and southern North Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 60 : 120-131.
- Foveau, A. (2009).** Habitats et communautés benthiques du bassin oriental de la Manche : état des lieux au début du XXIème siècle. *Thèse de Doctorat de l'Université de Lille 1* : 308 pp.
- Frontier, S., Pichod-Viale, D., Leprêtre, A., Davoult, D. et Luczak, C. (2008).** Ecosystèmes. Structure, fonctionnement, évolution. *Dunod*, Paris, 558 pp.
- Galparsoro, I., Connor, D-W., Borja, Á., Aish, A., Amorim, P., Bajjouk, T., Chambers, C., Coggan, R., Dirberg, G., Ellwood, H., Evans, D., Goodin, K-L., Grehan, A., Haldin, J., Howell, K., Jenkins, C., Michez, N., Mo, G., Buhl-Mortensen, P., Pearce, B., Populus, J., Salomidi, M., Sánchez, F., Serrano, A., Shumchenia, E., Tempera, F. et Vasquez, M. (2012).** Using EUNIS habitat classification for benthic mapping in European seas: Present concerns and future needs. *Marine Pollution Bulletin*, 60 (12): 2187-2196.
- Gentil, F. et Cabioch, L. (1997).** Carte des peuplements macrobenthiques de la Baie de Seine et Manche centrale sud : 18 pp + carte.

- Godet, L., Fournier, J., Toupoint, N. et Olivier, F. (2009).** Mapping and monitoring intertidal benthic habitats: a review of techniques and a proposal for a new visual methodology for the European coasts. *Progress in Physical Geography*, 33 : 378-402.
- ICES (1986).** Fifth report on the Benthos Ecology Group. *I.C.E.S, Ostende, 12-15 may, CM, L.27*, 33 pp.
- Larsonneur, C. (1977).** La cartographie des dépôts meubles sur le plateau continental français. Méthode mise au point et utilisée en Manche. *Journal de Recherche Océanographique*, 2 : 33-39.
- Legendre, P. et Legendre, L. (2012).** Numerical Ecology. Third English edition. Elsevier, Amsterdam, 990 pp.
- Prygiel, J., Davault, D., Dewarumez, J.M., Glaçon, R. et Richard, A. (1988).** Description et richesse des peuplements benthiques de la partie française de la mer du Nord. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences de Paris, 306, série II* : 5-10.
- R Core Team (2013).** R : A language and environment for statistical computing. *Foundation for Statistical Computing*. Available from <http://www.r-project.org/>
- Richard, A., Souplet, A., Dewarumez, J.M., Chamley, H. et Colbeaux, J.P. (1980).** Etude préalable à l'extension portuaire de Calais (Bionomie – Sédimentologie). *Rapport d'étude. USTL / Station Marine de Wimereux. Laboratoire de sédimentologie* : 17 pp.
- Souplet, A. et Dewarumez, J.M. (1980).** Les peuplements benthiques du littoral de la région de Dunkerque. *Cahiers de Biologie Marine*, 21 : 23-39.
- Souplet, A., Glaçon, R., Dewarumez, J.M. et Smigielski, F. (1980).** Distribution des peuplements benthiques littoraux en mer du Nord, du cap Blanc-Nez à la frontière belge. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences de Paris, série D*, 290 : 627-630.

Ce travail a été réalisé au sein du Laboratoire d’Océanologie et de Géosciences (LOG), UMR CNRS 8187, Université de Lille 1 – Station Marine par des chercheurs de l’équipe « Biodiversité et Climat ». Il s’insère dans le projet MACROFONE « Les communautés **MACRO**zoobenthiques des sédiments meubles intertidaux du Nord - Pas-de-Calais : structure et **FON**ctionnement **E**cologiques, relations avec l’avifaune hivernante », financé par la Région Nord - Pas-de-Calais et par la Fondation de la Recherche sur la Biodiversité (FRB 2013-2015) en partenariat avec Eden 62 et le Conservatoire Faunistique Régional (CFR).



Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier toutes les personnes ayant contribué à la réalisation de ce travail, en fournissant leurs données de terrain et/ou en ayant participé aux campagnes de prélèvements en 2012 :

Sandrine Alizier, Katia Butelle, Thierry Caron, Muriel Crouvoisier, Dominique Davoult, Jean-Claude Dauvin, Gaspard Delebecq, Nicolas Desroy, Juliette Fouquet, Eric Goberville, Mikaël Jaffré, Julien Lanshere, Guillaume Legallais, Thomas Luczak, Antoine Meirland, Dominique Menu, Michel Priem, Thierry Ruellet, Virginie Serreau, Jean-Denis Talleux et Carole Vallet.

Un grand merci au Dr Hans Hillewaert, à Marc Cochu et Florence Gully pour leurs photographies concernant la macrofaune benthique.

Crédits photographiques

Céline Rolet

Hans Hillewaert

Christophe Luczak

Marc Cochu et Florence Gully

GEMEL Picardie

Citation bibliographique

Rolet, C., Luczak, C., Spilmont, N. et Dewarumez, J-M. (2014). Cartographie des communautés benthiques intertidales des substrats meubles de la région Nord – Pas-de-Calais. Laboratoire d’Océanologie et de Géosciences UMR CNRS LOG 8187, Wimereux, 33 pp + 2 cartes.

ANNEXE 1 : Analyses statistiques pour la détermination des communautés macrobenthiques

Afin d'identifier les communautés macrobenthiques, nous avons utilisé un couplage entre une ordination multidimensionnelle (définissant gradients et groupes) et une classification (identifiant les groupes et les ruptures entre ces derniers) (Clarke & Warwick, 2001 ; Legendre & Legendre, 2012).

Une classification ascendante hiérarchique (représentée sous forme de dendrogramme) et une ordination multidimensionnelle non métrique (nMDS) ont été réalisées à partir d'une matrice de distance utilisant la métrique de Bray-Curtis. Cette matrice a été calculée sur les données de densité (ind.m^{-2}) préalablement transformées par la fonction double racine carrée ($\sqrt{\sqrt{x}}$) afin de modérer l'influence des espèces dominantes.

Les groupes issus de la méthode des liens moyens projetés sur le plan 1-2 de l'ordination multidimensionnelle non métrique (nMDS) ont permis d'identifier les différentes communautés macrobenthiques présentes le long du littoral Nord - Pas-de-Calais (Figure 1).

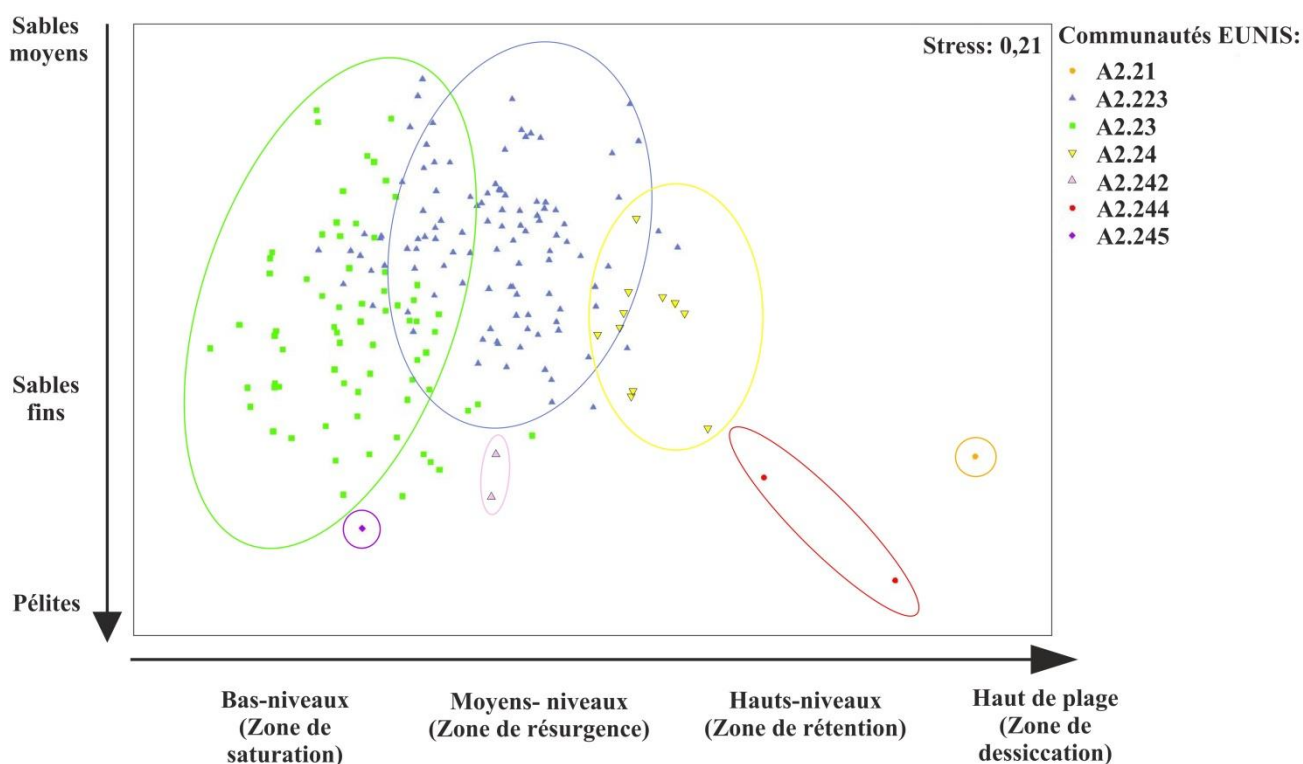


Figure 1. nMDS permettant l'identification des différentes communautés benthiques et la mise en évidence des gradients bas de plage/haut de plage et sables moyens/pélites. Analyse réalisée sur les données de densités de macrofaune des stations échantillonnées sur les plages du littoral Nord - Pas-de-Calais. Les groupes sont issus de la classification basée sur la même matrice de distance. Toutes les analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel R (R Core Team, 2013).

**ANNEXE 2 : Liste des espèces recensées pour chacune des communautés
présentes sur le littoral de la région Nord - Pas-de-Calais**

Espèces recensées	A2.21	A2.223	A2.23	A2.24	A2.242	A2.244	A2.245
Annélides Polychètes							
<i>Aonides oxycephala</i>		X					
<i>Arenicola marina</i>		X	X	X	X		X
<i>Capitella capitata</i>	X	X	X	X	XXX		X
<i>Cautleriella alata</i>		X	X				
<i>Chaetozone christei</i>		X	X				
<i>Chaetozone gibber</i>					X		X
<i>Eteone longa</i>		X	X	X	X		
<i>Eumida sanguinea</i>			X				
<i>Eunereis longissima</i>		X			X		X
<i>Glycera tridactyla</i>		X	X				
<i>Hediste diversicolor</i>	X	X		XX			
<i>Heteromastus filiformis</i>		X	X	X	X		
<i>Hilbigneris gracilis</i>			X				
<i>Lanice conchilega</i>		X	X	X	X		XXX
<i>Magelona alleni</i>			X				
<i>Magelona johnstoni</i>			X				
<i>Magelona mirabilis</i>		X	X	X			
<i>Malmgreniella arenicolae</i>							X
<i>Nephtys assimilis</i>			X				
<i>Nephtys caeca</i>		X	X				
<i>Nephtys cirrosa</i>		X	XXX	X	X		X
<i>Nephtys hombergii</i>		X	X	X	X		X
<i>Notomastus latericeus</i>					X		X
<i>Ophelia celtica</i>				X			
<i>Ophelia rathkei</i>		X					
<i>Paraonis fulgens</i>		X	X				
<i>Phyllodoce laminosa</i>			X				X
<i>Phyllodoce mucosa</i>		X	X		XX		
<i>Poecilochaetus serpens</i>							X
<i>Pygospio elegans</i>	XX	X	X	XXX	XXX		X
<i>Scolelepis (Scolelepis) squamata</i>	XX	XXX	XX	X			X
<i>Scoloplos (Scoloplos) armiger</i>			X				X
<i>Sigalion mathildae</i>			X				
<i>Spio martinensis</i>		X	XXX	X			X
<i>Spiophanes bombyx</i>		X	X	X	X		X
<i>Syllidae spp.</i>			X				

Espèces recensées	A2.21	A2.223	A2.23	A2.24	A2.242	A2.244	A2.245
Mollusques Bivalves							
<i>Abra alba</i>		X	X				X
<i>Angulus fabula</i>			X				
<i>Angulus tenuis</i>		X	X				
<i>Cerastoderma edule</i>		X	X	X	X		X
<i>Donax vittatus</i>		X	XX				X
<i>Ensis directus</i>		X	X				
<i>Ensis magnus</i>			X				
<i>Kurtiella bidentata</i>					X		
<i>Macoma balthica</i>	X	X	X	X	XX		X
<i>Mya arenaria</i>				X			
<i>Mya truncata</i>				X			
<i>Mytilus edulis</i>		X					
<i>Petricolaria pholadiformis</i>				X			
<i>Scrobicularia plana</i>				X	X		
<i>Spisula solida</i>		X	X	X			
<i>Tellimya ferruginosa</i>			X				
Mollusques Gastéropodes							
<i>Buccinum undatum</i>							X
<i>Nassarius reticulatus</i>							X
<i>Peringia ulvae</i>	X	XX	X	XXX	X	XXX	
Crustacés Amphipodes							
<i>Amphilocheus neapolitanus</i>			X				
<i>Bathyporeia guilliamsoniana</i>		X					
<i>Bathyporeia pelagica</i>		X	XX	X			
<i>Bathyporeia pilosa</i>		XXX	X	XX			X
<i>Bathyporeia sarsi</i>	X	XX	X	X	X		X
<i>Calliopis laeviusculus</i>		X					
<i>Corophium arenarium</i>		XX	X	XXX	XXX	XXX	
<i>Corophium volutator</i>				X			
<i>Deshayesorchestia deshayesii</i>	X						
<i>Gammarus finmarchicus</i>			X				
<i>Gammarus zaddachi</i>		X	X				
<i>Haustorius arenarius</i>		XX	XX	X			X
<i>Leucothoe incisa</i>			X				
<i>Nototropis falcatus</i>			X				
<i>Nototropis swammerdamei</i>	X	X	X				
<i>Orchestia gammarellus</i>	X						
<i>Photis longicaudata</i>			X				
<i>Pontocrates altamarinus</i>		X	X				
<i>Pontocrates arenarius</i>		X	X				
<i>Talitrus saltator</i>	X	X					
<i>Urothoe brevicornis</i>			X				
<i>Urothoe poseidonis</i>		X	XX	X	XX		

Espèces recensées	A2.21	A2.223	A2.23	A2.24	A2.242	A2.244	A2.245
Crustacés Isopodes							
<i>Eurydice affinis</i>		x	x	x			
<i>Eurydice pulchra</i>	xx	xxx	x	x			
<i>Idotea pelagica</i>			x				
<i>Lekanesphaera monodi</i>		x					
<i>Ligia oceanica</i>	x						
Crustacés Mysidacés							
<i>Gastrosaccus spinifer</i>	x	x	x				
<i>Schistomysis spiritus</i>			x				
Crustacés Cumacés							
<i>Cumopsis goodsir</i>		x	xx				
<i>Cumopsis longipes</i>			x				
<i>Pseudocuma (Pseudocuma) longicorne</i>			x				
<i>Vaunthompsonia cristata</i>			x				
Crustacés Décapodes							
<i>Anapagurus hyndmanni</i>			x				
<i>Carcinus maenas</i>		x	x	x	x		
<i>Crangon allmanni</i>			x	x			
<i>Crangon crangon</i>		x	x	x	x		x
<i>Diogenes pugilator</i>			x				
<i>Liocarcinus depurator</i>			x				
<i>Liocarcinus holsatus</i>			x				
<i>Liocarcinus navigator</i>			x				
<i>Liocarcinus pusillus</i>			x				
<i>Palaemon serratus</i>		x			x		
<i>Pinnotheres pisum</i>			x				
<i>Portumnus latipes</i>		x	x				
Echinodermes							
<i>Ophiura albida</i>		x	x				
<i>Ophiura ophiura</i>		x					
Pycnogonides							
<i>Nymphon brevirostre</i>			x				
Divers							
<i>Poissons</i>			x				
<i>Insectes</i>	x	x		x		xxx	
<i>Nématodes</i>		x	x				
<i>Némertes</i>		x	x	x			
<i>Oligochètes</i>	xxx	x	x	x			
Nombre total d'espèces recensées	16	60	80	37	24	3	26

x: recensée

xx: abondance de l'espèce > 5%

xxx: abondance de l'espèce > 10%

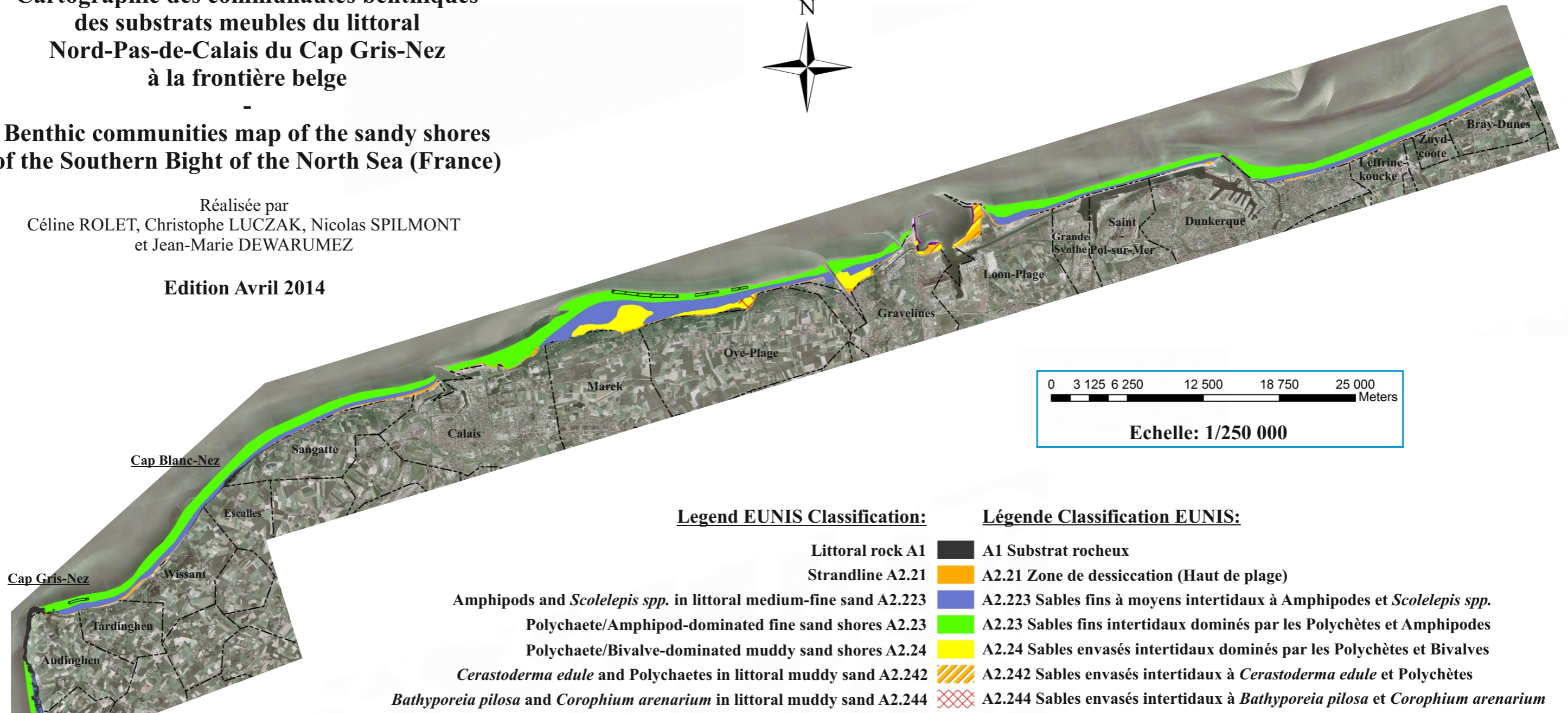
x: recensée à la transition entre deux communautés macrobenthiques mais non caractéristique de la zone

**Cartographie des communautés benthiques
des substrats meubles du littoral
Nord-Pas-de-Calais du Cap Gris-Nez
à la frontière belge**

**Benthic communities map of the sandy shores
of the Southern Bight of the North Sea (France)**

Réalisée par
Céline ROLET, Christophe LUCZAK, Nicolas SPILMONT
et Jean-Marie DEWARUMEZ

Edition Avril 2014



Legend EUNIS Classification:

Littoral rock A1		A1 Substrat rocheux
Strandline A2.21		A2.21 Zone de dessiccation (Haut de plage)
Amphipods and <i>Scolecipis spp.</i> in littoral medium-fine sand A2.223		A2.223 Sables fins à moyens intertidaux à Amphipodes et <i>Scolecipis spp.</i>
Polychaete/Amphipod-dominated fine sand shores A2.23		A2.23 Sables fins intertidaux dominés par les Polychètes et Amphipodes
Polychaete/Bivalve-dominated muddy sand shores A2.24		A2.24 Sables envasés intertidaux dominés par les Polychètes et Bivalves
<i>Cerastoderma edule</i> and Polychaetes in littoral muddy sand A2.242		A2.242 Sables envasés intertidaux à <i>Cerastoderma edule</i> et Polychètes
<i>Bathyporeia pilosa</i> and <i>Corophium arenarium</i> in littoral muddy sand A2.244		A2.244 Sables envasés intertidaux à <i>Bathyporeia pilosa</i> et <i>Corophium arenarium</i>
<i>Lanice conchilega</i> in littoral sand A2.245		A2.245 Sables intertidaux à <i>Lanice conchilega</i>
Mussel farming		Bouchots
City borders		Limites communales

Source des données: Université Lille 1 - UMR CNRS 8187 LOG

© Ortho Littorale 2000 - GEOFLA® Communes

Echelle: 1/250 000

Systèmes de coordonnées: Lambert II étendu



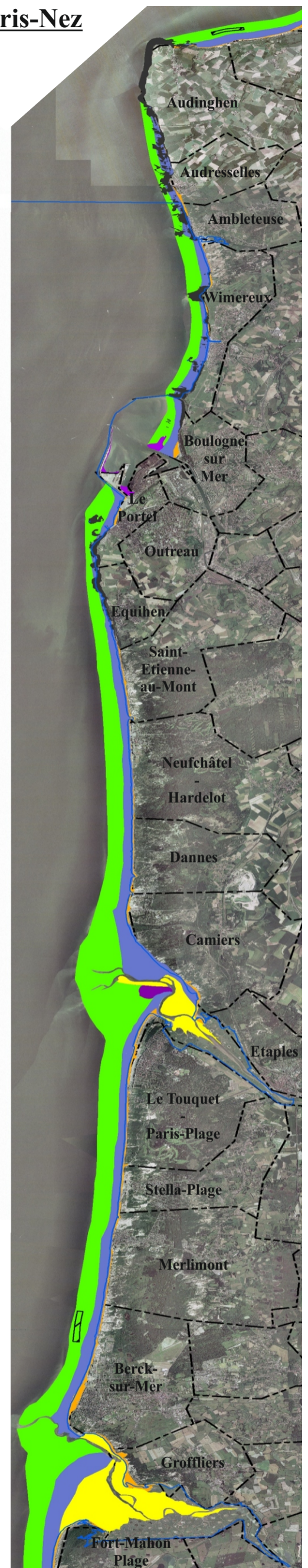
Cartographie des communautés benthiques des substrats meubles du littoral Nord-Pas-de-Calais du Cap Gris-Nez à la Baie d'Authie

Benthic communities map of the sandy shores of the Eastern English Channel from the Cap Gris-Nez to the Authie Bay (France)

Réalisée par
Céline ROLET, Christophe LUCZAK, Nicolas SPILMONT
et Jean-Marie DEWARUMEZ

Edition Avril 2014

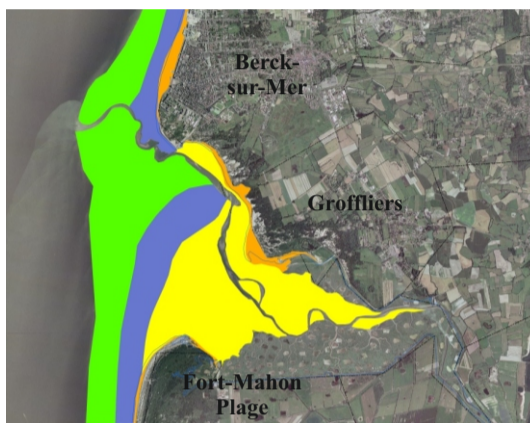
Cap Gris-Nez



Baie de Canche









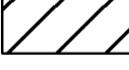
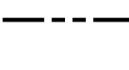

Baie d'Authie



0 2 000 4 000 Meters

Echelle: 1/40 000

Légende Classification EUNIS / Legend EUNIS Classification:

-  A1 Substrat rocheux
Littoral rock
-  A2.21 Zone de dessiccation (Haut de plage)
Strandline
-  A2.223 Sables fins à moyens intertidaux à Amphipodes et *Scolecipis* spp.
Amphipods and *Scolecipis* spp. in littoral medium-fine sand
-  A2.23 Sables fins intertidaux dominés par les Polychètes et Amphipodes
Polychaete/Amphipod-dominated fine sand shores
-  A2.24 Sables envasés intertidaux dominés par les Polychètes et Bivalves
Polychaete/Bivalve-dominated muddy sand shores
-  A2.245 Sables intertidaux à *Lanice conchilega*
Lanice conchilega in littoral sand
-  Bouchots
Mussel farming
-  Limites communales
City borders
-  Limite du Parc naturel marin des estuaires picards et de la mer d'Opale
Borders of the Parc naturel marin des estuaires picards et de la mer d'Opale

Source des données: Université Lille 1 - UMR CNRS 8187 LOG

© Ortho Littorale 2000 - GEOFLA © Communes

Echelle: 1/250 000

Système de coordonnées: Lambert II étendu

0 3 125 6 250 12 500 18 750 25 000 Meters

Annexe 2

A multilevel core sampler device to directly estimate food supply accessible to waders

Christophe Luczak, Dominique Menu & Céline Rolet

Open Journal of Marine Science, 2013 – 3: 52-64

A Multilevel Core Sampler Device to Directly Estimate Food Supply Accessible to Waders

Christophe Luczak^{1,2}, Dominique Menu², Céline Rolet²

¹Université d'Artois, IUFM, Centre de Gravelines, Gravelines, France

²Laboratoire d'Océanologie & Géosciences, Université Lille 1-Sciences et Technologies,
Wimereux, France

Email: Christophe.luczak@univ-lille1.fr

Received April 23, 2013; revised May 27, 2013; accepted May 29, 2013

Copyright © 2013 Christophe Luczak *et al.* This is an open access article distributed under the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

ABSTRACT

To understand food webs functioning in intertidal soft-sediments, it is critical to assess the macrobenthic prey fraction accessible to waders. Here we describe a simple core sampler device allowing to directly relating the vertical distribution of macrozoobenthos to waders bill length. Bill length measurements were used as a proxy of probing depth to estimate the amount of food supply accessible. Several metal plates can be inserted in the core sampler at different heights according to the bill length data of the studied species. These data are provided in a literature survey. For each species, the bill length variability is then explicitly taken into account in the estimation of food accessibility. The core is transparent to check for the quality of the sample. It could also be used to estimate a Benthic Habitat Quality index (BHQ) based on characteristics of the vertical structure of the sediment. This multilevel core is easy to build and to adapt to any studied wader species of the intertidal zone, floodplains or other wetlands. The samples are obtained with the same effort as with usual circular cores leading to the possibility to survey large area. With one core sample, the ecological information that can be achieved at once is threefold: 1) benthic community structure (partitioned in several depths), 2) estimate of the accessible food fraction to waders (range of values) and 3) habitat quality index assessment.

Keywords: Benthos; Waders; Core Sampler; Vertical Distribution; Food Supply; Intertidal

1. Introduction

Coastal intertidal areas are of prime importance for the survival of many waders species. These predators feed on macrobenthic invertebrates preys [1,2] which are only available during low water periods. As secondary consumers, waders are an important component of estuaries and intertidal areas [3]. Even if young fishes, crabs and shrimps are the most important predators in terms of total consumption [1], accurately understanding food webs functioning in intertidal soft-sediments also goes through the investigation of trophic interactions between waders and their macrobenthic invertebrate preys [1]. These preys are indeed key organisms in trophic relationship with regard to intertidal ecosystems functioning. Usual macrobenthic data are often not suitable to relate both components as shorebirds can only feed upon preys that are within reach of the bill [4]. Macrobenthic studies in the intertidal area are based on cores sampled at distinct locations and at depths varying from 15 to 40 cm [5,6]; see also [7] for a review. Intertidal flat surveys are there-

fore usually performed using transects running from high to low water marks, with sampled stations located at more or less regular intervals [8]. Thus, mapping benthic populations and/or communities leads to the sampling of a grid comprising up to 100 stations or more [9,10].

In this context, Zwarts and Wanink [11] defined the harvestable prey fraction. The harvestable fraction of benthic prey depends first on the fraction of prey being accessible and ingestible, that is available, and second on the fraction that is profitable [2,11]. The first step in term of sampling is then to define the accessible fraction to waders through the study of the burying depths of macrobenthic species. To estimate this accessible fraction, Zwarts and co-workers [4,12,13] measured burrow depth with circular sediment cores (diameter 15 cm, 40 cm depth) that remained standing on an improvised table after the sampler was lifted. Cores were subsequently placed horizontally and carefully broken sideways. Burrow depth was measured to the nearest 0.5 cm, and was defined according to the species as the distance between the surface of the sediment and the upper edge of the

Bivalves shell (*Cerastoderma edule*, *Scrobicularia plana*, *Macoma balthica*, *Mya arenaria*), or as the distance between the surface and the deepest burrowed part (*Hediste diversicolor*, *Arenicola marina*). Even though this method is efficient, it is very time-consuming, and only a limited number of stations can be sampled during a low tide period. Consequently, it is impossible to study the vertical distribution of macrobenthic species at the community scale on a large area on a short time scale. Finally, smaller preys (e.g. *Eurydice spp.*, *Bathyporeia spp.*) can hardly be studied accurately with this approach even if they are important food source for waders such as the Sanderling *Calidris alba* because animals are detected visually. Kraan *et al.* [9], in a landscape-scale survey to cope with food-stocks available to Red Knot (*Calidris canutus islandica*) distinguished accessible from inaccessible prey by separately sieving the top 4 cm sediment (maximum bill-length). This, however, was achieved (and achievable) for only one wader species.

In order to link macrobenthic studies at the community level and food supplies accessible to several waders species, we propose here the use of a multilevel core sampler to relate waders and their potential food sources in an intertidal ecosystem. This paper gives a complete description of this new device. It allows 1) the rapid collection of multispecies samples among macrozoobenthos, 2) the connection to waders diet and 3) the assessment of the benthic habitat quality. Additional ecological information that can be obtained with this core are finally

discussed.

2. Material and Methods

2.1. Design

The corer (**Figure 1**) consists of a vertical tube (50 cm height, internal diameter 18 cm) made of transparent polycarbonate permitting to sample an area of 1/40 m (exactly 0.0255 m²). A line (“baseline”) is engraved on the external side of the core at a height of 25 cm. It is used to place the core adequately in the sediment and to visualize when to stop pushing it down into the sediment (*i.e.* when the line is at the sediment surface; **Figure 1**). The core is then sectioned by a series of horizontal plates introduced through grooves on the inside of the core tube. A first groove is made 20 cm underneath the baseline on half of the core circumference. A stainless steel plate is inserted in this slot and determines the height of the sediment sample, *i.e.* the distance between the baseline and this plate (20 cm in our case). Several other grooves made at different heights correspond to the bill lengths of the waders under study (four in our case, see below). The most important step in the core construction is therefore the choice of grooves locations, as the purpose of this device is to get macrofaunal data that are relevant to the wader(s) probing depths. The strength of our device is its versatility as it can be applied to a wide variety of waders and to their feeding behaviour, hence to a variety of environments.

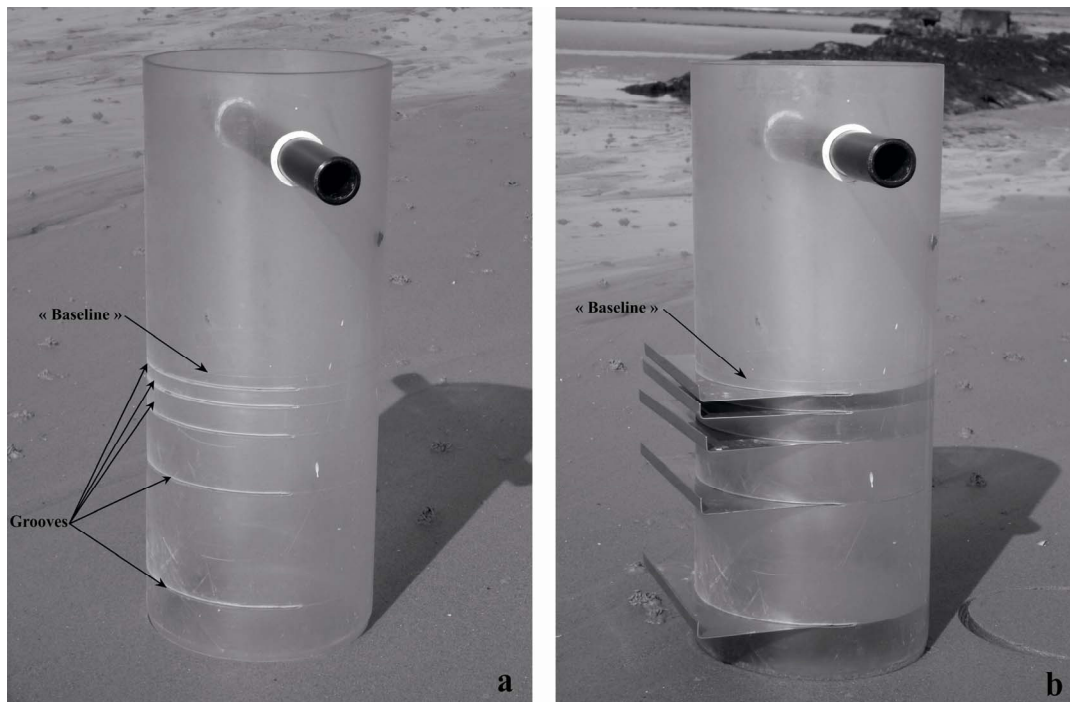


Figure 1. Picture of the transparent multilevel core device. (a) Location of grooves and “baseline”; (b) Multilevel core with inserted slots.

In the field, the core is thrust into the sediment to the baseline level. Sediment located on the side of the core is removed with a spade to insert the first plate in the lower groove. The core can then be extracted safely from the sediment and the four other plates easily inserted in the slots. Each layer can then be independently sieved and preserved. This technique is fast since sampling muddy to fine sand sediment takes less than 1 minute (C. Luczak, personal observation). Thus movements of benthic animals during sampling are highly minimised.

2.2. Bill Length as a Proxy of Probing Depth

Birds collect buried preys by probing their bills into the substrate. Since they do not dig for preys, bill length sets a limit to the fraction of macrozoobenthos that is actually accessible to birds [3]. Specifically, the probing depth is intrinsically species-dependent. It is usually less than the bill length [11], but it can occasionally exceed this length when birds probe up to their eyes in mud (see [11] and references therein). For instance, while Knot (*Calidris canutus*) have a 35 mm long bill, they search the upper 10 - 20 mm layers more thoroughly than the deeper ones because some probes are only made to the base of the bill [14]. Similarly, Gerritsen & Meiboom [15] showed that most probes of the Sanderling (*Calidris alba*; bill length 26 to 27 mm) are 20 mm deep. The probing depth of Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*; bill length 70 mm) averages 40 mm, but this species probes more deeply when prey density within reach is low [16].

The intra specific variability of bill length can be very important. It depends on age, sex, species, sub-species and even individuals [17,18]. For instance, Zwartz *et al.* [19] estimated that for Oystercatcher bill length can vary from 6.5 to 9 cm. Fixing a unique bill length for a bird to evaluate the accessible preys in soft sediment is hence illusory and could lead to erroneous results. Setting out a range of probing depths for each wader species is hence an absolute prerequisite to accurately assess the potential predator/prey interactions between waders and macrobenthic invertebrates. This is illustrated from a literature survey compiling bill measurements for the main species of coastal waders in northwestern Europe [17,18,20-24; see **Appendix**). We then synthesized these data results in the form of the means, standard deviations, minimum and maximum values of bill length for each species (**Table 1**). Note that the reported results are congruent with similar measurements made on similar species from West African coast [25].

2.3. Case Study: The Waders of the Canche Estuary, France

The final step in the core realisation was to be able to choose the locations of the groove (*i.e.* probing depth)

depending on the species of interest. In our case, the Canche estuary (50°33'N; 1°35'E) was chosen as a study case area during an annual wader survey (1999-2000). Five species namely Sanderling (*Calidris alba*), Dunlin (*Calidris alpina*), Curlew (*Numenius arquata*), Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) and Ringed Plover (*Charadrius dubius*) were dominating the waders population and represented more than 97.5% of the total abundance. To study the accessible prey to these five birds species, we used the measurements data (**Table 1**) and placed the grooves adequately (**Figure 2**). For Oystercatcher, 50 mm and 100 mm depth were chosen to place the first grooves as they correspond to the “usual” probing depth and to the maximum probing depth when the base of the bill is pushed 5 mm below the surface, respectively [19]. The mean probing depth of the Sanderling is 25 mm and the range for the Ringed Plover is 10 to 25 mm, two supplementary grooves were hence placed at these depths. The probing range of Dunlin (subspecies *alpina* and *schinzii*) is 25 - 50 mm. Finally, the last groove placed at 200 mm embraced the high variability of Curlew probing depth (100 - 200 mm), the latter varying between males and females. Our data set was obtained from four stations sampled at two intertidal sites in the Canche estuary (one north and the other south of the estuary) from April to August 2001 (see [26] for details on the study area and sampling dates). Two replicate samples were collected at each station. The first site (Northern Site: NS) was characterized by medium to fine sands while the second one (Southern Site: SS) was characterized by muddy fine sand.

3. Results

If we focus on two dates (April 13th and 25th), both study sites (NS and SS) showed no trend in species abundance (**Figure 3** middle panel) with no major variation in species composition (**Figure 3** top panels). Both sites then appeared to exhibit the same change in pattern. However the vertical distribution of abundance (**Figure 3** bottom panels) showed drastic differences. In the northern estuary (NS), the vertical distribution pattern is the same on April 13th and 25th. On the contrary, in the southern estuary (SS), 23.3 and 49% of the animals were found in the upper 5 cm on April 13th and 25th, respectively. Individuals were relatively evenly distributed in the three upper layers on 13 April (respectively 8.8%, 7.8%, 6.8%), whereas the sharp vertical gradients observed on April 25th indicated that more individuals were located in the first centimeter (19%) and in the 2.5 - 5 cm layer (26%). This implies that, even if abundances were stable between the two dates for both sites, more preys were accessible to waders in the southern estuary (SS) because of an upward vertical movement of the fauna with more organisms located shallower in the sediment.

Table 1. Literature review of bill measurements of the 12 main coastal wader species in North-Western Europe: mean (SD: standard deviation), minimum (min), maximum (max), n: number of published data used (see appendix for details).

Species		Bill length		
		mean (SD) n	mini. n	maxi. n
Oystercatcher <i>Haematopus ostralegus</i>		74.91 (5.01), n = 16	61, n = 16	92, n = 15
Ringed plover <i>Charadrius hiaticula</i>		14.23 (0.57), n = 13	12, n = 7	20, n = 7
Kentish plover <i>Charadrius alexandrinus</i>		15.25 (0.13), n = 4	13, n = 6	19, n = 6
Grey plover <i>Phuivialis squatarola</i>		28.81 (0.45), n = 6	24, n = 6	34, n = 6
Knot <i>Calidris canutus</i>		33.61 (1.61), n = 15	25, n = 11	40.4, n = 11
Sanderling <i>Calidris alba</i>		24.93 (0.91), n = 10	21, n = 8	28, n = 8
Dunlin <i>Calidris alpina</i>				
	male	31.3 (0.28), n = 2	26, n = 2	35, n = 2
Dunlin <i>C. a. alpina</i>	female	33.7 (1.13), n = 2	29, n = 2	36, n = 2
	all	32.5 (1.54), n = 4	26, n = 4	36, n = 4
	male	28.7 (-), n = 2	23, n = 2	36, n = 2
Dunlin <i>C. a. schinzii</i>	female	32.3 (0.85), n = 2	27, n = 2	36, n = 2
	all	30.5 (2.13), n = 4	23, n = 4	36, n = 4
Redshank <i>Tringa totanus</i>		41.58 (1.40), n = 20	34, n = 16	50, n = 16
Black-tailed godwit <i>Limosa limosa</i>		94.61 (10.32), n = 16	74, n = 17	132, n = 17
Black-tailed godwit <i>L. l. islandica</i>	male	79.50 (0.46), n = 3	74, n = 3	85, n = 3
	female	92.37 (3.74), n = 3	85, n = 2	100, n = 2
Black-tailed godwit <i>L. l. limosa</i>	male	92.26 (2.14), n = 5	79, n = 5	123, n = 5
	female	107.4 (1.14), n = 5	81, n = 5	132, n = 5
Bar-tailed godwit <i>Limosa lapponica</i>		87.96 (10.49), n = 8	61, n = 10	110, n = 10
	male	119.12 (2.95), n = 4	95, n = 4	170, n = 4
Curlew <i>Numenius arquata</i>	female	147.72 (7.52), n = 4	116, n = 4	185, n = 4
	all	133.42 (16.18), n = 8	95, n = 8	185, n = 8
Whimbrel <i>Numenius phaeopus</i>		82.41 (3.96), n = 6	54, n = 7	99, n = 7

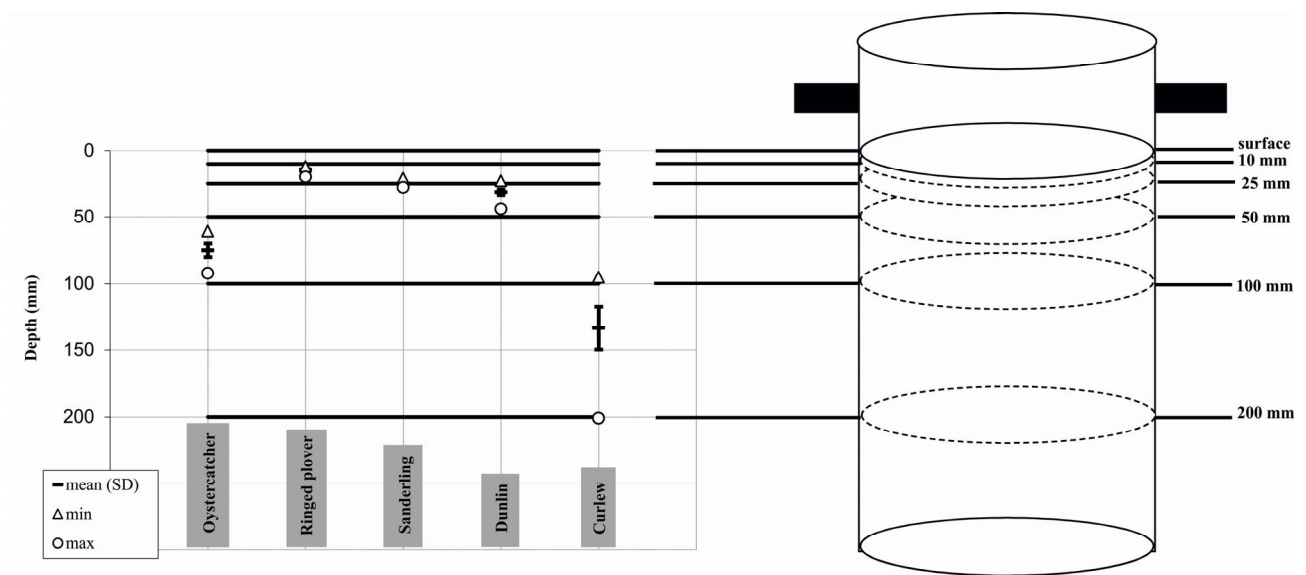


Figure 2. Illustration of the case study in the Canche estuary. Grooves were placed in the core according to the bill length range of the five studied waders species.

rank	13/4	25/4	rank	13/4	25/4
1	<i>Bathyporeia pilosa</i>	<i>Pygospio elegans</i>	1	<i>Hediste diversicolor</i>	<i>Heteromastus filiformis</i>
2	<i>Diptera sp.</i>	<i>Bathyporeia pilosa</i>	2	<i>Heteromastus filiformis</i>	<i>Hediste diversicolor</i>
3	<i>Cerastoderma edule</i>	<i>Diptera sp.</i>	3	<i>Capitella capitata</i>	<i>Bathyporeia pilosa</i>
4	<i>Pygospio elegans</i>	<i>Cerastoderma edule</i>	4	<i>Crangon crangon</i>	<i>Macoma balthica</i>
5	<i>Crangon crangon</i>	<i>Oligochaeta spp</i>	5	<i>Peringia ulvae</i>	<i>Pygospio elegans</i>
6	<i>Eteone longa</i>	<i>Eteone longa</i>	6	<i>Macoma balthica</i>	<i>Crangon crangon</i>
7	<i>Eurydice pulchra</i>	<i>Peringia ulvae</i>	7	<i>Bathyporeia pilosa</i>	<i>Peringia ulvae</i>

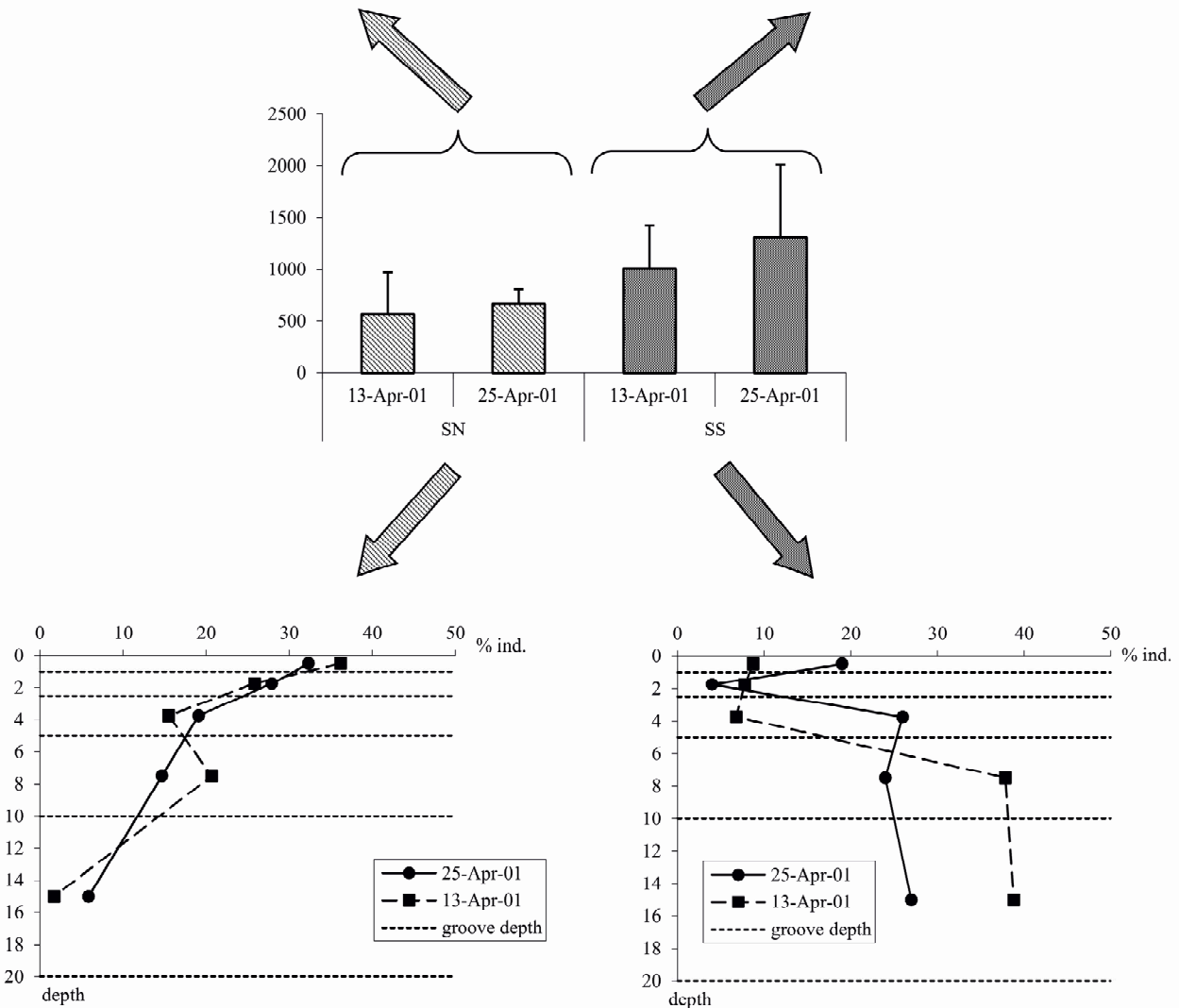


Figure 3. Number of individuals of all species per sample (m) (+SD) at two sites (Northern Site: NS; Southern Site : SS) and two dates (13 and 25 April 2001) (middle panel), Species composition at the two sites/dates (top panel), Vertical distribution of the individuals (%) at the two sites/dates (bottom panel).

If we focus on the whole study period (April to August) (Figure 4), for birds with shortest bill (Sanderling and Ringed Plover), the accessible fraction was variable according to the site: 0% to 83% in the northern estuary and 11.9% to 76.2% in the southern part (Figure 4). The same results hold for the other species.

The importance of setting a range of probing depth for each wader species is illustrated in the Dunlin and the

Oystercatcher cases. Within the Northern Site, a weaker percentage of preys was accessible to Dunlins with short bills (mean: 26.7%) compared to individuals with long bills (mean: 69.5%). In the southern part, as fewer benthic invertebrates were located in the 2.5 - 5 cm layer (from April to August), the difference in accessibility was less important, i.e. 39.1% versus 57.7%. It can then be concluded that Dunlins with short bills would prefera-

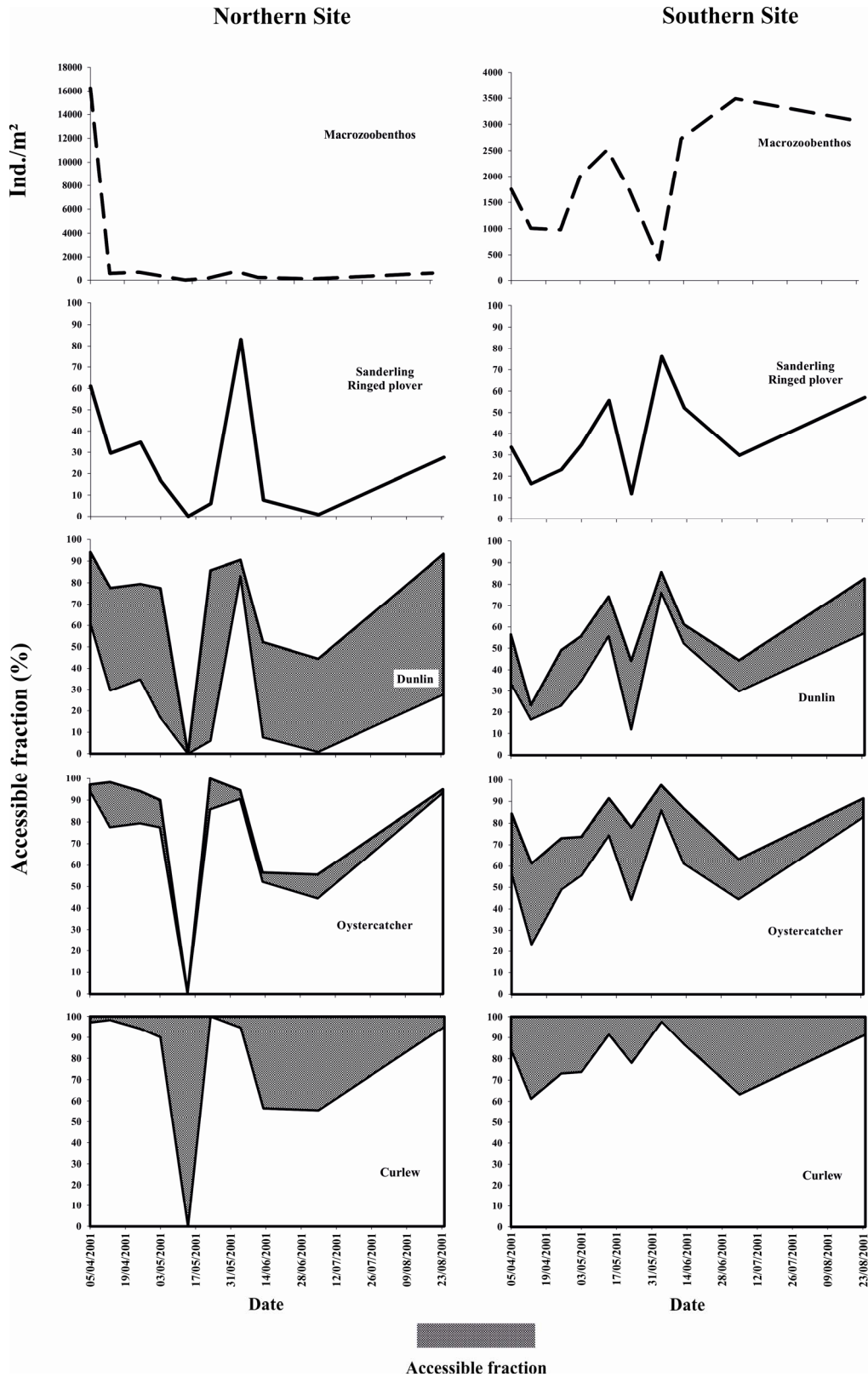


Figure 4. Percentage range of the macrobenthic fraction accessible to waders in the Canche estuary from April to August. For each species (except Sanderling and Ringed Plover) the lowest percentage is the fraction accessible by 100% of the birds (*i.e.* minimum bill length), the upper limit corresponds to the percentage of potential preys accessible to birds with the longest bill.

bly collect preys in the southern part while those with long bills would collect preys in the northern part. On the contrary, as a significant part of the preys in the southern estuary were located in the 5 - 10 cm layer throughout the sampling period, Oystercatchers with short bills would preferably search for buried preys in the northern part of the area (mean percentage accessible: 69.5 against 57.7 in the north) whereas those with long bills could use both sites (mean percentage accessible: 78.1 in the north against 80.1 in the south).

4. Discussion

4.1. Advantages and Limits of the Multilevel Core Sampler

According to Johnson [27], there is no way to observe the vertical distribution of the infauna in the field without disturbing the animals as some could withdraw deeper into the substrate in response to the attempts to determine their position. As a consequence, subsequent observations of infaunal distribution are likely to indicate the maximum burrowing depth. Using the multilevel core sampler described here, this bias is minimised because both the corer and dividing plates are inserted rapidly. But in cases of worms and/or shellfish cut in half by the plates inserted, the individual was counted in the layer with the head (worms) or with the largest part of the body (shellfish).

Classical core samplers can also trigger losses of upper layer substrate and small organisms. This was the case for Esselink & Zwarts [13] when using cores placed horizontally and with the top against an upright shelf and broken sideways to study burrow depth of *Hediste diversicolor*. Losses of the upper substrate layer (usually not more than 0.5 cm) were corrected using a pin whereas loss of small individuals was corrected by measuring separately the burrow depth of these small worms. Our multilevel core device is not impacted by the above-mentioned bias as it preserves sediment structure and characteristics in only one step manipulation. Of course, our multilevel sampler cannot be used to accurately define the vertical distribution of a target species, *i.e.* to measure to the nearest millimeter the location of each individual in the sediment *e.g.* [12,28]. However, it gives an overview of species distribution within a sediment core. In addition, the aim of this core is not only to draw the depth profile of one target species, but to assess multispecies vertical distribution and to test whether and how it is related to waders foraging.

4.2. On the Importance to Define a Range of Bill Length Values

Most of the results published on the accessibility of preys

to waders usually use a single average bill length for birds, *e.g.* [16,29,30]. In their study on Knots in the Wash estuary, Reading & McGrorty [29] first used a mean bill length of 33 mm and estimated the macrofaunal biomass accessible in the upper 30 mm of sediment. More recently, Zwarts & Wanink [4] estimated this bill length to be 30 - 35 mm and found out that only preys located in the upper 25 mm were accessible. According to Zwarts & Blomert [14], with a bill length of 35 mm, only the upper 10 - 20 mm layer is searched thoroughly. This is highly congruent with our literature survey that indicates a mean bill length of 33.61 mm with a standard deviation of 1.61mm and a range from 25 mm to 40.4 mm (**Table 1**). With such variability in both bill length [2] and foraging behaviour (not address here but see [3] for a review), it is difficult to estimate the fraction of accessible preys from a single bill length value. A range of bill length values would much better describe the variability of accessible preys. Thus, setting the limits of the metal plates insertion close to the bill length range of the studied birds (**Figure 2**) allowed to calculate a range of accessible preys as illustrated with our example. The upper limits give the fraction accessible to 100% of the studied species whatever bill length whereas the lower limits correspond to preys accessible to birds having the longest bill. However, depending of the aim of the study, these limits can be set differently using data in **Table 1** (and the related **Appendix**). For example, limits can be chosen to represent bill length standard deviation and/or means. Specifically, assuming that bill length distribution follows a Gaussian distribution, *i.e.* 68%, 95% and 99% of the population studied require limits set to S.D, $1.96 \times$ S.D. and $2.57 \times$ S.D., respectively [31]; *e.g.* for Oystercatcher this leads to gives 69.90, 74.91 and 79.92 mm that can be rounded at 70, 75 and 80 mm.

4.3. Habitat Quality Assessment

The use of cores to sample muddy sediments and macrobenthic invertebrates is not new [27,29]. However, the device we present in this paper offers great opportunities and goes a step further in the study of birds, benthic macrofauna and their potential trophic interactions. Reading & McGrorty [29] already used a square and small (10 × 10 × 15 cm deep) core with metal plates inserted horizontally at several depths. It was designed to study one specific prey (*Macoma balthica*) and the six grooves heights chosen were not linked to wader bill length (3 cm was the only depth *a posteriori* related to bill length of Knot *Calidris canutus*). It was built in stainless steel; it is hence not transparent and make difficult to evaluate sample quality. The core proposed here is made of transparent plastics thus permitting to check for sample quality. Transparency indeed allows direct sedi-

ment observation as well as characterization of sediment vertical structure. The use of a Benthic Quality Habitat index (BHQ) (*sensu* Nilsson & Rosenberg [32]) could then be implemented with the multilevel core sampler. For instance, at each sampled station, two images could be taken: one surface image (area 0.025m²) and a sediment profile image (SPI) located on the opposite side of the plates. Both images would give information on sediment characteristics (texture, oxic/anoxic conditions). The latter are often related to observations of benthic epifauna or to more functional properties of the macrofauna (burrows, tubes, reworked sediment). This method follows the one proposed by Nilsson & Rosenberg [32]. In subtidal habitat these authors built a Benthic Habitat Quality (BHQ) index based on three structures characteristics: surface structures, sub-surface structures and mean depth of apparent Redox Potential Discontinuity (RPD). However, Nilsson & Rosenberg [32] related sediment characteristics to a qualitative macrofaunal sample of dominant species taken in the area of the SPI. In our case, since macrofaunal sample is taken from the same core as the SPI, macrofauna characteristics could directly be linked to the BHQ index.

5. Conclusion

In conclusion, with the multilevel core sampler device proposed here the ecological informations that can be achieved at once are threefold. It gives information about the physical structure of benthic habitats (texture, vertical stratification) and goes a step further compared to traditional benthic studies. We indeed showed that our device can 1) give knowledge about macrofauna burrowing depths, 2) give an estimation of the accessible fraction to waders (range of values based on bill length variability) and it could be used to assess BHQ. In addition, this core sampler is not only a tool to study benthic macrofauna but it offers the opportunity to relate waders and their potential preys in any aquatic ecosystem (marine or freshwater) [33].

6. Acknowledgements

We would like to thank Dr D. Vincent and Dr N. Spilmont for their comments on an earlier version of the manuscript and for improving the English and Dr L. Seuront for insightful suggestions and useful guidance in the manuscript's completion. This study was partly funded by GDEAM under contract GDEAM/CNRS No 468.

REFERENCES

- [1] D. S. McLusky and M. Elliott, "The Estuarine Ecosystem. Ecology, Threats and Management," Oxford University Press, Oxford, 2004.
- [2] J. Van de Kam, B. J. Ens, T. Piersma and L. Zwarts, "Shorebirds. An Illustrated Behavioural Ecology," KNNV Publishers, Utrecht, 2004.
- [3] L. Zwarts, "Waders and Their Estuarine Food Supplies," RIZA Report Van Zee Tot Land 60, Lelystad, 1996.
- [4] L. Zwarts L and J. H. Wanink, "The Macrobenthos Fraction Accessible to Waders May Represent Marginal Prey," *Oecologia*, Vol. 87, No. 4, 1991, pp. 581-587. [doi:10.1007/BF00320424](https://doi.org/10.1007/BF00320424)
- [5] J. J. Beukema, "Expected Changes in the Benthic Fauna of Wadden Sea Tidal Flats as a Result of Sea-level Rise or Bottom Subsidence," *Journal of Sea Research*, Vol. 47, No. 1, 2002, pp. 25-39. [doi:10.1016/S1385-1101\(01\)00095-8](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(01)00095-8)
- [6] S. Degraer, A. Volckaert and M. Vincx, "Macrobenthic Zonation Patterns along a Morphodynamical Continuum of Macrotidal, Low Tide Bar/rip and Ultra-Dissipative Sandy Beaches," *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, Vol. 56, No. 3-4, 2003, pp. 459-468. [doi:10.1016/S0272-7714\(02\)00195-6](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(02)00195-6)
- [7] T. Piersma, P. De Goeij and I. Tulp, "An Evaluation of Intertidal Feeding Habitats from Shorebird Perspective: Towards Relevant Comparisons between Temperate and Tropical Mudflats," *Netherland Journal of Sea research*, Vol. 31, No. 4, 1993, pp. 503-512. [doi:10.1016/0077-7579\(93\)90062-W](https://doi.org/10.1016/0077-7579(93)90062-W)
- [8] A. Eleftheriou and N. A. Holme, "Chapter 6. Macrofauna Techniques," In: N. A. Holme and A. D. McInctyre, Eds., *Methods for the Study of Marine Benthos*, Blackwell, Oxford, 1984, pp. 140-216.
- [9] C. Kraan, J. A. Van Gils, B. Spaans, A. Dekinga, A. I. Bijleveld, M. Van Roomen, R. Kleefstra and T. Piersma, "Landscape-Scale Experiment Demonstrates That Wadden Sea Intertidal Flats Are Used to Capacity by Molluscivore Migrant Shorebirds," *Journal of Animal Ecology*, Vol. 78, No. 6, 2009, pp. 1259-1268. [doi:10.1111/j.1365-2656.2009.01564.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01564.x)
- [10] C. Kraan, J. Van der Meer, A. Dekinga and T. Piersma, "Patchiness of Macrobenthic Invertebrates in Homogenized Intertidal Habitats: Hidden Spatial Structure at a Landscape Scale," *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 383, 2009, pp. 211-224. [doi:10.3354/meps07994](https://doi.org/10.3354/meps07994)
- [11] L. Zwarts and J. H. Wanink, "How the Food Supply Harvestable by Waders in the Wadden Sea Depends on the Variation in Energy Density, Body Weight, Biomass, Burying Depth and Behaviour of Tidal-Flat Invertebrates," *Netherland Journal of Sea Research*, Vol. 31, No. 4, 1993, pp. 441-476. [doi:10.1016/0077-7579\(93\)90059-2](https://doi.org/10.1016/0077-7579(93)90059-2)
- [12] L. Zwarts, "Burying Depth of the Benthic Bivalve *Scrobicularia plana* (da Costa) in Relation to Siphon-Cropping," *Journal of experimental Biology and Ecology*, Vol. 101, No. 1, 1986, pp. 25-39.
- [13] P. Esselink and L. Zwarts, "Seasonal Trend in Burrow Depth and Tidal Variation in Feeding Activity of *Nereis diversicolor*," *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 56, No. 3, 1989, pp. 243-254. [doi:10.3354/meps056243](https://doi.org/10.3354/meps056243)
- [14] L. Zwarts and A.-M. Blomert, "Why Knot *Calidris canu-*

- tus* Take Medium-Sized *Macoma balthica* When Six Prey Species Are Available,” *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 83, No. 2-3, 1992, pp. 113-128.
[doi:10.3354/meps083113](https://doi.org/10.3354/meps083113)
- [15] A. F. G. Gerritsen and A. Meiboom, “The Role of Touch in Prey Density Estimation by *Calidris alba*,” *Netherland Journal of Zoology*, Vol. 36, No. 4, 1986, pp. 530-562.
[doi:10.1163/002829686X00216](https://doi.org/10.1163/002829686X00216)
- [16] J. H. Wanink and L. Zwarts, “Does an Optimally Foraging Oystercatcher Obey the Functional Response?” *Oecologia*, Vol. 67, No. 1, 1985, pp. 581-587.
[doi:10.1007/BF00378457](https://doi.org/10.1007/BF00378457)
- [17] S. Cramp and K. E. L. Simmons, “Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. Vol III. Waders to Gulls,” Oxford University Press, Oxford, 1983.
- [18] M. Engelmoer and C. S. Roselaar, “Geographical Variation in Waders,” Kluwer Academic Press, Dordrecht, 1998. [doi:10.1007/978-94-011-5016-3](https://doi.org/10.1007/978-94-011-5016-3)
- [19] L. Zwarts, J. T. Cayford, J. B. Hulscher, M. Kersten, P. M. Meire and P. Triplet, “Prey Size Selection and Intake Rate,” In: J. D. Goss-Custard, Ed., *The Oystercatcher: From Individuals to Populations*, Oxford University Press, Oxford, 1996, pp. 30-55.
- [20] A. J. Prater, J. H. Marchant and J. Vuorinen, “Guide to the Identification and Ageing of Holarctic Waders,” BTO, Tring, 1977.
- [21] P. G eroudet, “Limicoles, Gangas et Pigeons d’Europe. Vol I,” Delachaux & Niestl e, Neuch atel, 1982.
- [22] P. G eroudet, “Limicoles, Gangas et Pigeons d’Europe. Vol II,” Delachaux & Niestl e, Neuch atel, 1983.
- [23] P. Hayman, J. H. Marchant and A. J. Prater, “Shorebirds. An identification Guide to the Waders of the World,” Croom Helm, London and Sydney, 1986.
- [24] J. Del Hoyo, A. Elliott and J. Sargatal, “Handbook of the Birds of the World. Vol. 3 Hoatzin to Auks,” Lynx Editions, Barcelona, 1996.
- [25] E. Wymenga, M. Engelmoer, C. J. Smit and T. M. Van Spanje, “Geographical Breeding Origin and Migration of Waders Wintering in West Africa,” *Ardea*, Vol. 78, 1990, pp. 83-112.
- [26] N. Desroy and L. Denis, “Influence of Spring Phytodetritus Sedimentation on Intertidal Macrozoobenthos in the Eastern English Channel,” *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 270, No. 1, 2004, pp. 41-53.
[doi:10.3354/meps270041](https://doi.org/10.3354/meps270041)
- [27] R. G. Johnson, “The Vertical Distribution of the Infauna of a Sand Flat,” *Ecology*, Vol. 48, No. 4, 1967, pp. 571-578. [doi:10.2307/1936501](https://doi.org/10.2307/1936501)
- [28] L. Zwarts and J. H. Wanink, “Siphon Size and Burying Depth in Deposit- and Suspension-Feeding Benthic Bivalves,” *Marine Biology*, Vol. 100, No. 2, 1989, pp. 227-240. [doi:10.1007/BF00391963](https://doi.org/10.1007/BF00391963)
- [29] C. J. Reading and S. McGrorty, “Seasonal Variations in the Burying Depth of *Macoma balthica* (L.) and Its Accessibility to Wading Birds,” *Estuarine, Coastal and Marine Science*, Vol. 6, No. 2, 1978, pp. 135-144.
[doi:10.1016/0302-3524\(78\)90095-6](https://doi.org/10.1016/0302-3524(78)90095-6)
- [30] L. Zwarts and J. H. Wanink, “How Oystercatchers and Curlews Successively Deplete Clams,” In: P. R. Evans, J. D. Goss-Custard and W. G. Hale, Eds., *Coastal Waders and Wildfowl in Winter*, Cambridge University Press, Cambridge, 1984, pp. 69-83.
- [31] R. R. Sokal and F. J. Rohlf, “Biometry,” 3rd Edition, Freeman, New York, 1995.
- [32] H. C. Nilsson and R. Rosenberg, “Benthic Quality Assessment of an Oxygen Stressed Fjord by Surface and Sediment Profile Images,” *Journal of Marine Systems*, Vol. 11, No. 3-4, 1997, pp. 249-264.
[doi:10.1016/S0924-7963\(96\)00111-X](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(96)00111-X)
- [33] N. Spilmont, L. Denis, F. Artigas, F. Caloin, L. Courcot, A. Creach, N. Desroy, F. Gevaert, P. Hacquebart, C. Hubas, M.-A. Janquin, Y. Lemoine, C. Luczak, A. Mign e, M. Rauch and D. Davoult, “Impact of *Phaeocystis globosa* Spring Bloom on the Intertidal Benthic Compartment in the Eastern English Channel: A Synthesis,” *Marine Pollution Bulletin*, Vol. 58, No. 1, 2009, pp. 55-63.
[doi:10.1016/j.marpolbul.2008.09.007](https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2008.09.007)

Appendix

Oystercatcher (<i>Haematopus ostralegus</i>)						
details	Sex (age)	Mean (SD)	Min	Max	N	reference
/	/	/	62	92	?	[21]
N-W England	M (1 W)	67.5	62	72	13	[20]
breeding	F (1 W)	78.0	70	82	15	
	M (2 - 3 W)	70.9	64	74	31	
	F (2 - 3 W)	79.1	73	86	31	
	M (ad.)	71.4	64	81	84	
	F (ad.)	79.8	65	87	82	
Iceland: April to July	M	67.9 (4.00)	61	75	15	[17]
	F	75.3 (4.42)	68	87	26	
Great-Britain (skins)	M	69.8 (3.39)	62	75	14	
March to June	F	77.1 (3.34)	70	83	13	
Skokholm-breeding	M	73 (3.30)	66	82	47	
birds	F	83.8 (3.40)	77	92	49	
Netherlands-all year	M	69.6 (3.54)	61.4	77.0	62	
Skins	F	78.4 (4.20)	69.8	88.4	43	
<i>ssp. ostralegus</i>	M	76				[24]
	F	81				
Ringed Plover (<i>Charadrius hiaticula</i>)						
details	Sex (age)	Mean (SD)	Min	Max	N	reference
/	/	/	17	20	?	[21]
Britain	/	14.4	13	16	118	[20]
Greenland	/	13.7	12	15	32	
North Scand./Russia	/	13.8	13	15	78	
	/	/	12	16	/	[23]
<i>ssp. hiaticula</i>	M	14.1 (0.52)	13.0	14.9	17	[17]
Skins	F	14.5 (0.55)	13.7	15.2	8	
<i>ssp. hiaticula</i>	All	14.1 (0.20)	/	/	53	
<i>ssp. tundrae</i>	All	13.5 (0.50)	/	/	27	
<i>ssp. hiaticula</i>	M	15.2 (0.7)	/	/	38	[18]
	F	15.5 (1.0)	/	/	20	
<i>ssp. tundrae</i>	M	14.0 (0.7)	/	/	176	
	F	13.8 (0.8)	/	/	89	
<i>ssp. psammodroma</i>	M	14.3 (0.8)	/	/	89	
	F	14.2 (0.7)	/	/	48	

Kentish Plover (<i>Charadrius alexandrinus</i>)						
details	Sex (age)	Mean (SD)	Min	Max	N	reference
/	/	/	13	17	?	[21]
<i>ssp. alexandrinus</i>	Adults	15.3	14	17	59	[20]
	Juveniles	15.1	14	16	32	
/	/	/	13	19	/	[23]
<i>ssp. alexandrinus</i>	M	15.4 (0.85)	14	17	33	[17]
Skins-Great Britain & Netherlands	F	15.2 (0.83)	14	17	16	
Breeding season						
Grey Plover (<i>Pluvialis squatarola</i>)						
details	Sex (age)	Mean (SD)	Min	Max	N	reference
/	/	/	27	31	?	[21]
Skins	adults	29	25	34	106	[20]
	Juveniles	27.9	24	33	87	
Skins	/	/	24	36	/	[23]
Netherlands-Aug./May		28.9 (1.28)	27	31	59	[17]
Netherlands-winter		29.0 (1.24)	26.6	31.4	80	
<i>ssp. squatarola</i>	M	29.1 (1.5)	/	/	34	[18]
skins	F	29.0 (1.3)	/	/	19	
Knot (<i>Calidris canutus</i>)						
details	Sex (age)	Mean (SD)	Min	Max	N	reference
/	/	/	25	37	?	[21]
<i>ssp. canutus</i>	M (ad.)	32.6	29	36	28	[20]
Canada/Greenland	F (ad.)	34.2	31	37	18	
	M (juv.)	31.7	28	36	36	
	F (juv.)	33.3	30	37	26	
Siberia	M	34.5	/	/	26	
	F	35.9	/	/	17	
/			29	38		[23]
<i>C.c. islandica</i>	M	32.6 (1.11)	30.5	34.4	26	[17]
Netherlands moult & wintering-skins	F	34.4 (1.54)	31.4	36.5	38	
Greenland-breeding	All	32.2	30.3	34.9	25	
<i>C. c. canutus</i>	M	34.7 (1.35)	32.8	37.2	48	
Netherlands-migrants	F	36.6 (1.46)	33.9	40.4	41	
Skins						
<i>C.c. islandica</i>	M	31.7 (1.3)	/	/	78	[18]
	F	34 (1.3)	/	/	55	
<i>C.c. canutus</i>	M	31.1 (1.8)			11	
	F	34.7 (1.5)			13	

Sanderling (<i>Calidris alba</i>)						
details	Sex (age)	Mean (SD)	Min	Max	N	reference
/	/	/	22	27	?	[21]
/	M (Ad.)	24	21	26	18	[20]
	F (Ad.)	25.2	22	27	19	
	M (Juv.)	24.1	21	27	40	
	F (Juv.)	25.1	21	28	52	
/			21	28	?	[23]
Netherlands	M	24.4 (1.36)	21.7	27.3	38	[17]
Autumn-winter	F	25.7 (1.10)	24.2	27.8	55	
<i>C.a.alba</i>	M	23.8 (1.20)	/	/	81	[18]
	F	25.6 (1.10)	/	/	53	
<i>C.a. rubidus</i>	M	24.7 (0.90)	/	/	62	
	F	26.7 (1.10)	/	/	50	

Dunlin (<i>Calidris alpina</i>)						
details	Sex (age)	Mean (SD)	Min	Max	N	reference
<i>C.a. alpina</i>	M	/	26	33	?	[21]
	F	/	31	36	?	
<i>C.a. schinzii</i>	M	/	24	31	?	
	F	/	27	36	?	
<i>C.a. alpina</i>	M	31.1 (1.25)	27	35	48	[20]
	F	32.9 (2.42)	29	36	30	
<i>C.a. schinzii</i>	M	28.7 (1.74)	23	36	218	
	F	31.7 (2.05)	27	36	161	
/			23	44	?	[23]
<i>C.a. alpina</i>	M	31.5 (1.70)	/	/	50	[18]
	F	34.5 (1.80)	/	/	46	
<i>C.a. schinzii</i>	M	28.7 (1.50)	/	/	150	
	F	32.9 (1.50)	/	/	108	

Redshank (<i>Tringa totanus</i>)						
details	Sex (age)	Mean (SD)	Min	Max	N	reference
<i>T.t. totanus</i>	/	/	37	47	?	[22]
<i>T.t. robusta</i>	M	39.0	37	42.5	?	[20]
	F	41.5	38.0	44.5	?	
<i>T. t. britannica.</i>	M	41.3	37.0	44.5	?	
	F	42.0	40.0	44.0	?	
<i>T. t. totanus</i>	M	41.2	34.0	44.0	?	
	F	42.4	38.5	46.0	?	
/	/	/	34	50	?	[23]
<i>T. t. totanus</i>						[17]
Adult breeding-skins						
Scandinavia-Finland	M	40.4 (1.7)	34	43	28	
	F	41.1 (1.8)	39	44	23	
Britain & Ireland	M	41.3 (1.0)	37	45	29	
	F	43.7 (1.0)	39	44	25	
Netherlands & Belgium	M	41.7 (2.3)	38	48	29	
	F	42.7 (2.2)	39	46	18	
<i>T. t. robusta</i> Iceland	M	39.0 (1.1)	37	41	13	
	F	42.0 (1.4)	40	44	25	
<i>T. t. robusta</i>	M	40.0 (2.0)	/	/	67	[18]
	F	42.5 (1.4)	/	/	53	
<i>T. t. Britannica</i>	M	42.6 (1.8)	/	/	72	
	F	44.7 (1.7)	/	/	47	
<i>T. t. totanus</i>	M	40.6 (1.8)	/	/	31	
	F	41.8 (1.7)	/	/	29	

Black-tailed godwit (<i>Limosa limosa</i>)						
details	Sex (age)	Mean (SD)	Min	Max	N	reference
<i>L. l. limosa</i>	M	/	79	123	?	[22]
	F	/	83	132	?	
<i>L. l. islandica</i>	M	/	74	85	?	
	F	/	85	100	?	
<i>L. l. islandica</i> adults	M	79	74	85	6	[20]
	F	91	85	100	9	
<i>L. l. limosa</i> adults	M	91	80	123	48	
	West Europe	F	107	95	117	
<i>L. l. limosa</i> adults	M	96	79	107	15	
	East Europe	F	109	100	122	
<i>L. l. islandica</i>	/	/	74	100	?	[23]
<i>L. l. limosa</i>	/	/	79	123	?	
<i>L. l. limosa</i> *						[17]
Netherlands March-July	M	91.1 (3.67)	83	97	31	
skins	F	106 (5.27)	97	115	27	
Europe east to 70°E	M	92.1 (6.04)	81	117	82	
Summer-skins	F	107 (7.15)	81	122	64	
<i>L. l. islandica</i>	M	79.6 (2.98)	76	84	8	
	F	89.5	/	/	1	
<i>L. l. islandica</i>	M	79.9 (3.6)	/	/	21	[18]
	F	96.6 (4.4)	/	/	7	
<i>L. l. limosa</i>	M	91.1 (5.5)	/	/	62	
	West Europe	F	108.0 (4.6)	/	/	

* in western part of range of nominate *limosa*, 95% of males have bill below 100, 95% of females over 100.

Bar-tailed godwit (<i>Limosa lapponica</i>)						
details	Sex (age)	Mean (SD)	Min	Max	N	reference
/	M	/	65	85	?	[22]
	F	/	89	110	?	
<i>L. l. lapponica</i>	M (ad.)	78.5	69	87	62	[20]
	F (ad.)	99.2	86	108	30	
<i>L. l. lapponica</i>	M	/	75	108	?	[23]
	F	/	61	85	?	
<i>L. l. lapponica</i>	M (ad.)	90.4 (3.30)	72	86	34	[17]
Breed. northern Scandinavia	F (ad.)	97.7 (5.43)	86	107	22	
/	M	81.3 (4.1)	/	/	35	[18]
	F	101.6 (4.3)	/	/	23	

Curlew (<i>Numenius arquata</i>)						
details	Sex (age)	Mean (SD)	Min	Max	N	reference
/	M	/	99	170	?	[22]
	F	/	116	181	?	
<i>N. a. arquata</i>	M (ad.)	115.5	95	141	23	[20]
	F (ad.)	152.9	138	185	15	
	/	/	128	201	?	[23]
<i>N. a. arquata</i>						[17]
nesting Netherlands April-July	M	118 (6.42)	107	129	22	
	F	137 (9.06)	123	152	10	
Moulting & wintering	M	121 (6.59)	108	138	36	
Netherlands July-April	F	153 (7.27)	140	168	29	
<i>N. a. arquata</i>	M	122.0 (7.7)	/	/	57	[18]
	F	148.0 (8.5)	/	/	33	
Whimbrel (<i>Numenius phaeopus</i>)						
details	Sex (age)	Mean (SD)	Min	Max	N	reference
/	M	/	61	87	?	[22]
	F	/	75	99	?	
/	M (ad.)	82.1	76	92	16	[20]
	F (ad.)	83.7	76	99	12	
/		/	54	99	?	[23]
<i>N. p. phaeopus</i>						[17]
Scandinavian breeders &	M	78.6 (3.08)	72	83	20	
Migrants from Netherlands	F	86.9 (3.93)	80	94	20	
<i>N. [phaeopus] phaeopus</i>	M	77.1 (3.3)	/	/	30	[18]
	F	86.1 (4.7)	/	/	22	