

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**Variabilité des communautés benthiques à différentes échelles
spatiales et dans différents habitats**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en océanographie

en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© CAMILLE ROBINEAU

Décembre 2011

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

Jean-Claude Brêthes, président du jury, UQAR ISMER

Philippe Archambault, directeur de recherche, UQAR ISMER

Bruno Vincent, codirecteur de recherche, UQAR

Chris McKindsey, codirecteur de recherche, IML

Frédéric Guichard, examinateur externe, MCGILL

Dépôt initial le 6 Juillet 2011

Dépôt final le 14 décembre 2011

REMERCIEMENTS

Je tiens, tout d'abord, à remercier particulièrement mon directeur Philippe Archambault, pour ses conseils et son soutien. Je remercie aussi Bruno Vincent pour les données qu'il m'a fournies, ainsi que pour son aide tout au long de ce projet.

Je voudrais également remercier Hannah Cubaynes qui m'a aidée et soutenue, que ce soit sur le terrain ou au laboratoire. Je remercie aussi Timothée Govare et Quentin Cyr, sans qui le terrain n'aurait pas été réalisable et aussi agréable. Merci aussi à toutes les personnes travaillant au laboratoire d'écologie benthique, pour leur aide et leur présence.

Je remercie aussi Sylvie Brulotte pour m'avoir permis d'utiliser une partie de ses données et pour son aide quant à l'interprétation des résultats.

Merci à ma famille et mes amis pour m'avoir soutenue et encouragée jusqu'au dernier moment.

Et je voudrais rajouter des remerciements pour une aide inespérée alors que je me trouvais à l'autre bout du monde. Merci à Cyril Gallut et Nadia Ameziane qui m'ont donné de leur temps afin de me permettre de finaliser ce mémoire. Merci à tous mes cohivernants de la TA61 pour leur soutien moral et à Benoît qui m'a supportée tous les jours et m'a forcée à prendre des décisions.

RÉSUMÉ

La connaissance de la variabilité spatiale des communautés benthiques est un outil utile au développement de théories générales et à l'établissement de plans de conservation des écosystèmes, une perturbation sporadique pouvant causer une augmentation de la variabilité spatiale. Cette connaissance est obtenue notamment par l'utilisation de plans d'échantillonnage hiérarchique, afin de déterminer l'échelle de plus grande variabilité. Elle correspond à l'échelle à laquelle les processus majeurs jouent un rôle important. Ce type d'échantillonnage a été utilisé afin de comparer la variabilité de la biodiversité et de l'environnement associé, dans trois habitats différents (deux intertidaux et un profond \approx 300 m) de l'estuaire du Saint-Laurent (Québec, Canada). La variabilité spatiale de la mye, *Mya arenaria* a été estimée avec le même type d'échantillonnage au niveau de deux gisements de la Haute-Côte-Nord (Québec, Canada). En complément, l'étude de la population de la mye, espèce pêchée commercialement au niveau des gisements de la Haute-Côte-Nord, a été utilisée pour tester si sa variabilité spatiale avait été affectée sur une période de quarante ans. Des données d'échantillonnage systématique de pas de 50 mètres, datant de 1967-69 et de 2002-09, ont servi à la comparaison. L'échelle de plus grande variabilité est dépendante de la communauté étudiée mais aussi de l'espèce, avec une plus grande variabilité de la communauté à l'échelle du centimètre pour le milieu profond et à l'échelle de 200 mètres et du kilomètre pour les milieux intertidaux. La variabilité de la granulométrie du sédiment réagit de manière similaire à celles des données de densité de l'assemblage. Les résultats varient aussi suivant l'indice choisi. La variabilité spatiale de la mye n'a pas été affectée pendant la période étudiée. Sa population, par contre, a montré un décalage du maximum de densité vers des tailles plus petites et aussi un déplacement vers des zones à temps d'émersion plus court. Mais dépendamment du gisement, les réponses étaient variables malgré ces tendances. Cette étude montre l'importance d'effectuer de plus amples projets sur la question de la variabilité spatiale, au vu de la diversité des réponses en fonction de l'environnement et des espèces. Il est très difficile de prédire, en l'état actuel, quelle sera l'échelle de plus grande variabilité d'un système, ainsi que sa réaction face à une perturbation.

Mots clés : variabilité spatiale, biodiversité benthique, échelle spatiale, échantillonnage hiérarchique, *Mya arenaria*, pêche, évolution des gisements.

ABSTRACT

The knowledge of benthic communities' spatial variability is a useful tool in general theories development and in conservation plan establishment, a pulse perturbation causing an increase in the spatial variability. To determine the spatial scale of major variability, corresponding to the scale at which major processes occur, nested sampling designs are useful tool. This kind of design has been used to compare the biodiversity and the environmental variabilities in three different habitats (two intertidals and one deep ≈ 300 m) in the St. Lawrence estuary (Québec, Canada) and also to study the spatial variability of the clam, *Mya arenaria*. Furthermore the clam population, species being commercially fished in the beds of the Upper North Shore (Québec, Canada), has been used in order to test if its spatial variability had been affected by fishing for a forty years period. Data from systematic sampling designs of 50 m step, from 1967-69 to 2002 and 2009 were compared. The scale of largest variability was dependent on the community under study and also varied between species, with a largest variability of the community at the centimeter scale for the deep habitat and at the 200 meters scale and kilometer scale respectively for the intertidal habitats. Grain size variability reacted in the same way as density community variability. Chosen indices affected also the obtained results. Clam spatial variability was not affected during studied period. However, clam population showed a move of the peak of density per size class towards smaller sizes and also a move of the population distribution towards area with shorter emersion time. Despite some trends, responses were variable depending on the beds. This study shows the importance to realize more projects on this subject, considering the response diversity depending on the environment and the species. It is very difficult at that point to predict what the spatial scale of largest variability would be and thus to predict its reaction to a perturbation.

Keywords: spatial variability, benthic biodiversity, spatial scale, hierarchical sampling, *Mya arenaria*, fishing, beds evolution.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	vii
RÉSUMÉ.....	ix
ABSTRACT.....	xi
TABLE DES MATIÈRES	xiii
LISTE DES TABLEAUX	xv
LISTE DES FIGURES.....	xix
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE 1 : VARIABILITE SPATIALE DE LA BIODIVERSITE	
BENTHIQUE A DIFFERENTES ECHELLES SPATIALES ET DANS	
DIFFERENTS HABITATS	5
1.1 Résumé.....	5
1.2 Introduction	6
1.3 Material and Methods	9
1.4 Results	15
1.5 Discussion	25
1.6 Conclusion	28
CHAPITRE 2 EVOLUTION DE LA POPULATION DE LA MYE (<i>Mya</i>	
<i>arenaria</i>) ET DE SA VARIABILITE SPATIALE ENTRE 1967 ET 2009 DANS	
L'ESTUAIRE DU SAINT-LAURENT	31
2.1 Résumé.....	31
2.2 Introduction	32
2.3 Matériel et Méthodes	35
2.4 Résultats	45
2.5 Discussion	57

2.6 Conclusion	62
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	65
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	69
Annexe 1 : Carte des zones avec les densités les plus forte (la densité totale et la densité de myes de taille commerciale), pour la baie Blanche, le cap Colombier, le havre Colombier et les îlets à Jérémie.	81
Annexe 2 : Cartes des abondances de myes (totale et de taille commerciale) et des caractéristiques du sédiment (MO, Vase), pour la baie Blanche, le Cap Colombier, le Havre Colombier et les Îlets à Jérémie, pour 1968 et 2009.	87
Annexe 3 : Cartes des stations pour la baie Blanche, le cap Colombier, le havre Colombier et les îlets à Jérémie, pour 1968 et 2009.....	93

LISTE DES TABLEAUX

- Table 1: Hierarchical PERMANOVA for differences in organisms density assemblage data (Bray-Curtis matrix) in the Laurentian Channel, the Mille-Vaches Bay and Betsiamites Bank at the different spatial scales. Estimates of variance component (%) are included. **: significant (<0.001). bold = spatial scale participating the most to the total variability. grey = inexistent spatial scale. “ – “ = pooled scale due to negative value. Ar = Area, Zo = Zone, Sta = Station, Qu = Quadrat, Res = Residuals, Var.comp = Variance component, df = degree of freedom, MS = mean square..... 18
- Table 2: Variance component (%) of diversity indices (Bray-Curtis matrix: Shannon-Wiener index, species richness, total density) compute after hierarchical PERMANOVA, for the Laurentian Channel (LC), the Mille-Vaches Bay (MVB) and Betsiamites Bank (BET) at the different spatial scales. grey = inexistent spatial scale. bold = spatial scale participating the most to the total variability. “ – “ = pooled scale due to negative value. Var.comp = Variance component..... 19
- Table 3: Hierarchical PERMANOVA (Bray-Curtis matrix) for differences in the most abundant species in the Laurentian Channel (*M. heeri*, *Dacrydium sp.*, *A. acutifrons*), the Mille-Vaches Bay (*M. balthica*, *H. minuta*) and Betsiamites Bank (*M. balthica*, *M. arctatum*, *P. nobilis*). *: significant (<0.05); **: significant (<0.001). bold = spatial scale participating the most to the total variability. grey = inexistent spatial scale. “ – “ = pooled scale due to negative value. Var.comp = Variance component..... 22
- Table 4: Variance component (%) for feeding mode assemblage data (Bray-Curtis matrix), compute after a hierarchical PERMANOVA, in the Laurentian Channel (LC), the Mille-Vaches Bay (MVB) and Betsiamites (BET). *: significant (<0.05); **: significant (<0.001). bold = spatial scale participating the most to the total variability. grey = inexistent spatial scale. “ – “ = pooled scale due to negative value. Var.comp = Variance component..... 23

Table 5: Hierarchical PERMANOVA for differences in the sediment characteristics (grain size, sand %, organic matter (OM%)) data (euclidean matrix) for Mille-Vaches Bay and Betsiamites Bank. *: significant (<0.05); **: significant (<0.001). bold = spatial scale participating the most to the total variability. “ – “ = pooled scale due to negative value. Zo = Zone; Sta = Station; Qu = Quadrat; Res = Residuals. Var.comp = Variance component, df = degree of freedom, MS = mean square.....24

Tableau 6 : Valeurs des classes de distance (km) utilisées pour les semi-variogrammes et la corrélation de Dutilleul.44

Tableau 7 : PERMANOVA hiérarchique sur la granulométrie, sable/vase % et la MO% (matrice euclidienne, 9999 permutations) pour la baie des Mille-Vaches et le banc de Betsiamites. Les valeurs des composantes de la variance sont incluses. * : significatif ($p < 0,05$) ; ** : significatif ($p < 0,001$). Gras = échelle spatiale participant le plus à la variabilité totale. Gris = échelle spatiale inexistante. “ – “ = échelle groupée à cause de valeurs négatives. Zo = Zone, Sta = Station, Qu = Quadrat, Res = Résidus, dl = degrés de liberté, SC = somme des carrés, Comp.Var. = composant de la variance.....47

Tableau 8 : PERMANOVA hiérarchique sur les classes de taille de mye, les myes non-commerciales et les myes commerciales (matrice de Bray-Curtis), 9999 permutations. Valeurs des composantes de la variance sont incluses. ** : significatif ($p < 0,001$), * : significatif ($p < 0,05$). Gras = échelle spatiale participant le plus à la variabilité totale. Gris = échelle spatiale inexistante. “ – “ = échelle groupée à cause de valeurs négatives. Zo = Zone, Sta = Station, Qu = Quadrat, Res = Résidus, dl = degrés de liberté, SC = somme des carrés, Comp.Var. = composant de la variance.....49

Tableau 9 : PERMANOVA croisée sur la densité par classe de taille de *M. arenaria* (matrice de Bray-Curtis, 9999 permutations). dl = degrés de liberté, SC = somme des carrés, P(perm) = probabilité calculée par permutation.....52

Tableau 10 : Probabilités associées de Dutilleul (1993) aux coefficients de Pearson entre le pourcentage de sable et les variables biologiques (densité totale et myes de taille

commerciale) pour la baie Blanche (BB), le cap Colombier (CC), le havre Colombier (HC) et les îlets à Jérémie (IJ). Gras = valeurs significatives $\alpha = 0,05$57

LISTE DES FIGURES

- Figure 1: St. Lawrence estuary (Québec, Canada) showing the study sites. Expanded section shows the position of the two intertidal habitats (Mille-Vaches Bay and Betsiamites) and the deep habitat (Laurentian channel) and their respective sampling design. Grey area: sampling area..... 10
- Figure 2: Relative density (%) of the different feeding modes, for the Laurentian Channel (LC), the Mille-Vaches Bay (MVB) and Betsiamites Bank (BET). D = deposit feeder, DG = deposit feeder + grazer, DS = deposit feeder + suspension feeder, E = detritivore, O = omnivore, S = suspension feeder, PE = predator + detritivore 16
- Figure 3: Mean percentage (+ SD) of sediment characteristics, (a) Sand % and (b) Organic Matter (OM)%, for Mille-Vaches Bay (MVB) and Betsiamites Bank (BET)..... 23
- Figure 4 : (a) Zone d'étude pour la variabilité spatiale de la mye et schéma du plan d'échantillonnage hiérarchique utilisé dans la baie des Mille-Vaches et le banc de Betsiamites. (b) Zone d'étude de l'évolution des gisements de myes (baie du Moulin à Baudes, baie Blanche, cap Colombier, havre Colombier et îlets à Jérémie) entre 1967-69 et 2002-09..... 37
- Figure 5 : Valeurs moyennes (+ erreur type) des caractéristiques du sédiment, (a) pourcentage en sable, (b) pourcentage de MO, pour la baie des Mille-Vaches (BMV, gris) et le banc de Betsiamites (BET, noir)..... 48
- Figure 6 : (a) Densité moyenne par baie (+ erreur type) de myes, pour le banc de Betsiamites (BET) et la baie des Mille-Vaches (BMV) et (b) densité moyenne de myes de taille commerciale et de taille non-commerciale pour le banc de Betsiamites (+ erreur type)..... 48

- Figure 7 : (a) Densité totale, (b) densité de myes de taille non commerciale et (c) densité de mye de taille commerciale (+ erreur type) de *M. arenaria*, pour le cap Colombier (CC), le havre Colombier (HC), les îlets à Jérémie (IJ) et la baie Blanche (BB) et par année, 1969 (gris) et 2009 (noir). Résultats des tests deux à deux de la PERMANOVA (matrice euclidienne, 9999 permutations), ligne divisée : différence significative ($p < 0.05$), ligne continue : différence non significative ($p > 0.05$). 53
- Figure 8 : Densité de myes en fréquence par classe de taille de 1 cm, par baie (a) baie Blanche, (b) havre Colombier, (c) cap Colombier, (d) îlets à Jérémie et (e) Moulin à Baudes et par année : 1967-69 (gris), 2002-09 (noir). 54
- Figure 9 : Semi-Variogramme sur la densité totale de myes par carotte pour (a) la baie Blanche (BB), (b) le cap Colombier (CC), (c) le havre Colombier (HC) et (d) les îlets à Jérémie (IJ). 56
- Figure 10 : Moyenne (+ erreur type) du (a) pourcentage de MO (matière organique) et du (b) pourcentage de vase, en 2009 pour la baie Blanche (BB), le cap Colombier (CC), le havre Colombier (HC) et les îlets à Jérémie (IJ). 56

INTRODUCTION GÉNÉRALE

L'ensemble de ce mémoire s'attache à travailler sur un point soulevé notamment par Chapman et Tolhurst (2007) : aucune étude en milieu marin n'a examiné la variabilité à travers plusieurs types de faunes et de propriétés physiques et biologiques, ni n'a essayé de faire des comparaisons à travers plus d'un habitat. En choisissant des habitats différents et des conditions anthropiques différentes pour la présente étude, nous essayons d'y apporter un début de réponse.

L'espace est une notion importante en écologie, mais difficile à appréhender. En effet, il est difficile d'avoir une vision globale des écosystèmes, surtout dans le milieu benthique marin. L'espace doit être défini précisément afin de permettre une répétitivité des mesures et une compréhension adéquate du système. D'autant plus si l'on se place dans un contexte où l'on cherche à développer des théories générales et à répondre aux besoins des problématiques liées à la conservation (Allen et Hoekstra, 1991 ; Levin, 1992 ; Underwood et Petraitis, 1993 ; Armonies, 2000 ; Kaiser *et al.*, 2001 ; Benedetti-Cecchi, 2003).

Au niveau de l'étude des communautés et des patrons de répartition des organismes, un problème se pose avec l'échelle spatiale à laquelle s'effectue cette étude. L'échelle spatiale n'est pas une propriété de la nature, elle est associée à notre manière de voir (Allen et Starr, 1982). Nous avons besoin de définir cette échelle précisément afin de pouvoir comparer les conclusions de différentes études entre elles. En effet, les processus écologiques, tels que la compétition ou les relations prédateur proie, agissant sur la répartition des organismes ne sont pas identiques à toutes les échelles. Par exemple, un prédateur aura pour effet d'homogénéiser l'abondance de sa proie à grande échelle. À une échelle locale, celui-ci se concentrera en agrégats sur sa proie, ce qui fragmentera la répartition spatiale de celle-ci. Les processus écologiques identifiés à une échelle ne sont pas non plus nécessairement la somme des processus écologiques présents à une échelle plus fine (Turner *et al.*, 1989 ; Bunnell et Huggart, 1999 ; Bishop *et al.*, 2002 ; Underwood

et Chapman, 1998). De plus, nous ne pouvons pas être sûr que ce que nous comprenons à une échelle dans un habitat donné soit applicable dans tous les habitats (Barry et Dayton, 1991).

Ces processus écologiques découlent de facteurs abiotiques et biotiques qui interagissent avec les organismes vivants (ex : les caractéristiques du sédiment, le taux de mortalité...). Ces facteurs et leurs interactions sont aussi dépendants de l'échelle spatiale à laquelle on les étudie (Meentemeyer et Box, 1987). De ce point découle des variabilités spatiales de la densité et de la diversité des organismes différentes selon les échelles étudiées (Fraschetti *et al.*, 2005). De plus, la multiplicité des interactions entre facteurs abiotiques et biotiques suscite un phénomène de regroupement des individus en agrégats. Ceux-ci peuvent être de taille variable et sont en général le reflet de l'échelle à laquelle les processus écologiques s'expriment (Underwood et Chapman, 1996). Les agrégats peuvent aussi s'imbriquer les uns dans les autres d'où l'importance de déterminer l'échelle à laquelle le processus, que l'on cherche à étudier, s'effectue (Underwood et Chapman, 1996). La présence et l'importance, selon les habitats et les échelles spatiales, de chacun des facteurs ne sont malheureusement peu ou pas connues. Il est de ce fait important d'essayer de définir et de comprendre les influences de chacun des facteurs, dans le plus grand nombre d'habitats et d'échelles spatiales (Meentemeyer et Box, 1987 ; Thrush *et al.*, 1996 ; Ellis *et al.*, 2000 ; Zajac *et al.*, 2000 ; Whittaker *et al.*, 2001 ; Cushman et McGarigal, 2004 ; Thrush *et al.*, 2005 ; Fujii, 2007 ; Reichert *et al.*, 2008).

La variabilité de la densité des organismes est différente suivant les échelles spatiales. L'échelle à laquelle la variabilité de la densité des organismes est la plus forte est particulièrement intéressante. En effet, cette échelle correspondrait à l'échelle spatiale où les processus écologiques majeurs jouent un rôle clef dans la répartition des organismes (Underwood et Chapman 1998 ; Reichert, 2008 ; Chapman et Underwood, 2008 ; Chapman *et al.*, 2010). La connaissance de l'échelle pour laquelle la variabilité de la densité des organismes est la plus forte est indispensable à toute étude se penchant sur la nature de ces

processus et sur d'éventuelles modifications de l'environnement jouant sur la répartition des organismes (Underwood et Petraitis, 1993 ; Gray, 2000).

Dans ce mémoire nous abordons la problématique de la variabilité spatiale de la densité d'organismes marins benthiques de l'estuaire du Saint-Laurent (Québec, Canada) à deux niveaux différents. Dans une première partie en comparant trois habitats distincts puis dans une deuxième partie nous nous sommes concentrés sur les effets d'une perturbation sur une population donnée.

Dans la première partie nous comparons différentes échelles spatiales avec les variabilités les plus importantes de la biodiversité et du sédiment comme facteur abiotique, dans trois habitats benthiques. Deux habitats sont intertidaux avec des hydrodynamismes différents et le troisième est un habitat profond situé dans le chenal du Saint-Laurent. Dans ces trois habitats nous avons échantillonné à différentes échelles spatiales. Nous avons retenu le sédiment comme facteur abiotique pour sa représentativité des conditions environnementales extérieures et son importance pour les organismes benthiques (Gray, 1974 ; Snelgrove, 1997 ; Ramey et Snelgrove, 2003 ; Anderson, 2008). Par exemple, l'hydrodynamisme présent et les apports en matière organique peuvent être déduits de la granulométrie et du pourcentage de matière organique (Gray, 1981 ; Levin, 2001 ; Zajac, 2008).

Les résultats nous permettront de tirer des conclusions sur les facteurs importants pour la répartition des organismes, dans la région de l'estuaire du Saint-Laurent. La détermination des échelles où la variabilité des différents paramètres est la plus forte permettra aussi d'ajouter de nouvelles informations sur ce sujet déjà étudié par de nombreux auteurs (ex : Frascetti *et al.*, 2005 et les références à l'intérieur). Cela est, par contre, une des premières études sur le sujet portant sur plusieurs habitats avec les mêmes échelles spatiales prise en compte, ce qui nous permet de réaliser facilement des comparaisons.

Dans la seconde partie nous étudions les effets d'une perturbation ponctuelle (la pêche à pied) sur une population de mye, *Mya arenaria* Linnaeus, 1758, mollusque bivalve et sa variabilité spatiale. Il a été montré par plusieurs auteurs qu'une perturbation ponctuelle provoquait une augmentation dans la variabilité spatiale principalement au niveau de la communauté étudiée (Caswell et Cohen, 1991 ; Chapman *et al.*, 1995 ; Cervin *et al.*, 2004 ; Terlizzi *et al.*, 2005a, 2005b ; Séguin et Archambault, soumis). Cette observation pourrait alors être un diagnostic à l'apparition d'une perturbation dans une communauté déjà connue (Gray, 1997). Nous considérons que la pêche à pied de la mye est ponctuelle étant donnée qu'elle n'est autorisée que pendant le printemps et réalisée principalement pendant les périodes de grandes marées (MPO, 2008). Possédant des données antérieures à l'essor de la pêche à pied commerciale (1967-1969 ; Lavoie, 1969, 1970) et ayant eu la possibilité d'effectuer des prélèvements quarante ans plus tard, nous voulons comparer la répartition et la variabilité spatiale de la mye dans plusieurs baies de la zone intertidale sujettes à cette pêche. Cette étude permet d'avoir un aperçu des stocks et d'observer comment une espèce soumise à une pêche se comporte dans l'espace.

CHAPITRE 1 : VARIABILITE SPATIALE DE LA BIODIVERSITE BENTHIQUE A DIFFERENTES ECHELLES SPATIALES ET DANS DIFFERENTS HABITATS

1.1 RESUME

L'étude de la variabilité spatiale de la biodiversité benthique à travers les échelles spatiales est une problématique importante pour l'étude des processus écologiques. Le but de cette étude est de déterminer l'échelle spatiale de plus grande variabilité dans trois habitats différents (deux intertidaux et un profond ≈ 300 m) de l'estuaire du Saint-Laurent (Québec, Canada), et d'identifier la corrélation entre sédiment et biodiversité. Un plan d'échantillonnage hiérarchique est utilisé, allant du centimètre à la dizaine de kilomètres. La biodiversité est considérée en termes de richesse en espèce, indice de Shannon-Wiener, densité totale, biomasse totale et d'assemblage en données de densité, de biomasse et de modes alimentaires. Le sédiment est identifié par la granulométrie, le pourcentage de sable et le pourcentage de matière organique. Les échelles de plus grande variabilité spatiale sont différentes entre les différents indices. Pour les données d'assemblage, en milieu profond, l'échelle de plus grande variabilité correspond à l'échelle du centimètre, alors que pour les milieux intertidaux, l'échelle de plus grande variabilité correspond à celles allant de 200-300 mètres au kilomètre en corrélation avec le sédiment. Ces résultats montrent l'importance dans le choix de l'indice utilisé mais aussi celle de l'échelle spatiale à laquelle est effectuée l'étude. De plus, il est très difficile de généraliser les observations, au vu de la variabilité des réponses obtenues dans le cadre de cette étude comme dans d'autres. Un écosystème est un système complexe, pour lequel il est difficile de connaître toutes les variables. Il est donc suggéré d'effectuer de plus amples projets de ce genre et il est aussi conseillé d'effectuer une analyse préliminaire à toutes études de terrain afin de connaître l'échelle adéquate d'échantillonnage.

1.2 INTRODUCTION

Analysis of the variability of the organism densities at different spatial scales is an essential basis for understanding patterns of species' distribution (Underwood and Chapman, 1998). The variability is caused by biotic and abiotic factors playing a role on the repartition of the organisms (i.e.: grain size, mortality, individual's own behaviour) (Whittaker et al., 2001; Griffin et al., 2009; Snelgrove, 1997; Levin, 1994; O'Dywer and Green, 2010). But the presence and importance of each factor is not well known. This variability is also not the same throughout the spatial scales, as new ecological properties appear with a change in scale, being not necessarily the sum of local scale processes (i.e.: competition, predator-prey interactions) (Turner et al., 1989; Bunnell and Huggart, 1999; Bishop et al., 2002). All of these bring difficulties to understand and model the ecosystems, but those knowledge are important to develop general theories and for conservation purpose (Allen and Hoekstra, 1991; Underwood and Petraitis, 1993).

An important point is that the variability of the organisms' densities is also different between habitats (Fraschetti et al., 2005). Currently, few studies have either examined variability (from cm to km) among a range of fauna and for a wide range of physical and biological properties, neither have tried to make comparisons across more than one habitat (Chapman and Tolhurst, 2007). Then it is hard to generalize a pattern found in a habitat, if no comparison is possible. By studying different environments, analyzing the spatial variability of the different components of the environment is also necessary to have a notion on the characteristics of each habitat. Furthermore, several authors showed that even the correlation between environmental variables and organisms is varying through the spatial scales and habitats (Meentemeyer and Box, 1987; Archambault and Bourget, 1996; Thrush et al., 1996; Ellis et al., 2000; Zajac et al., 2000; Whittaker et al., 2001; Cushman and McGarigal, 2004; Thrush, 2005; Fujii, 2007; Reichert et al., 2008). It is important to develop this point and to have an idea on how both components are correlated.

Variability depends also on the species present and their life traits (i.e.: motile, fixed, predators, suspensivorous) and consequently on the studied habitat. Those traits impact their interactions with the environment and thus the variability in their density and diversity at various scale of space (Commito et al., 2008).

O. Nehr (1991) made a previous study in the St Lawrence Estuary (Québec, Canada) in 1990 by on the variability of the organisms' densities at different spatial scales in a deep environment, the Laurentian Channel (≈ 300 m). She found that the variability in the organisms' densities was globally the most important at the smaller scale (cm), where as in intertidal habitats, it has been shown different responses throughout the regions (Fraschetti et al, 2005; Thrush et al, 2005; Frascchetti et al., 2006; Commito et al., 2008; Liuzzi and Gappa, 2008; Martins t al., 2008; Bevilacqua et al., 2009; Chapman et al., 2010). Having her data, we want to compare the amount of variability in the organisms' densities of the deep habitat to intertidal habitats in the same region. The choice of the two intertidal habitats (Milles-Vache Bay, muddy sediment habitat and Betsiamites Bank, sandy sediment habitat, Québec, Canada) was made in function of the available space and of the hydrodynamics present to observe the variability in two different types of dynamics. Deep habitat is mostly homogeneous muddy sediment habitat where the variability of the sediment is high at small scale (cm) (Jumars, 1976; El-Sabh, 1979; Silverberg et al., 1986; Belley et al., 2010; Fonseca, 2010); and intertidal habitats show great heterogeneity of the sediment component (Gray, 1981; Zajac, 2008), making it interesting to compare the variability.

The sampling design uses is a hierarchical design, same as Nehr (1991). It is defined with the same spatial scales as for the Laurentian Channel; they are ranging from centimetres to kilometres in three to five scales depending on the available space. Nehr (1991) choose this sampling design because of the relatively few number of samples needed to study a large area at multiple scales.

The point, we are interesting in, is the spatial scale at which the variability in the organisms' densities by species and by life traits and in the sediment component is the

larger. This scale of major variability is supposed to correspond to the scale at which major ecological processes occur, as competition, recruitment or hydrodynamics (Underwood and Chapman, 1996; Chapman and Underwood, 2008; Reichert, 2008; Chapman et al., 2010). Knowing this scale will be a great help in the planning of experimental and sampling design, using it as the scale of replication in further studies interested by species patterns (Underwood and Petraitis, 1993).

To answer these objectives, the hypotheses were: (1) the scale of largest variability should be dependent on the studied habitat, (2) the deep habitat and the intertidal habitats would have greater variability at small scale and (3) organisms variability is correlated to sediment component variability (organic matter, grain size), meaning sediment component scale of largest variability should be similar to organisms' densities scale of largest variability.

The statistical tool used is a PERMANOVA (Permutational Analyse of Variance) (Anderson, 2001). A PERMANOVA is an analysis of variance using multivariate variables and permutations as test of significance. This statistical test is useful to study the overall community; it permits to incorporate the information coming from each species separately into one analyze. Another advantage of this method is that the data do not have to be modified to support the normality of the variables and the PERMANOVA is more robust than a ANOVA when the variances are not homogeneous. This point was important as only few variables could have be modified to support these criteria, as Chapman (2008) have done it. The PERMANOVA is preferred in order to use the same analyze for all variables.

1.3 MATERIAL AND METHODS

1.3.1 Sampling

1.3.1.1 Localization

This study takes place in the St-Lawrence estuary (Québec, Canada). This estuary is under tidal influence allowing the presence of large intertidal flats and it possesses also a deep channel, the Laurentian Channel (LC \approx 300 m deep). Three habitats were investigated, the Laurentian channel at \approx 300 m deep between Rimouski and Métis-sur-Mer on latitude and the Mille-Vaches Bay and the Betsiamites bank situated along the North coast of Québec in the intertidal zone (Figure 1).

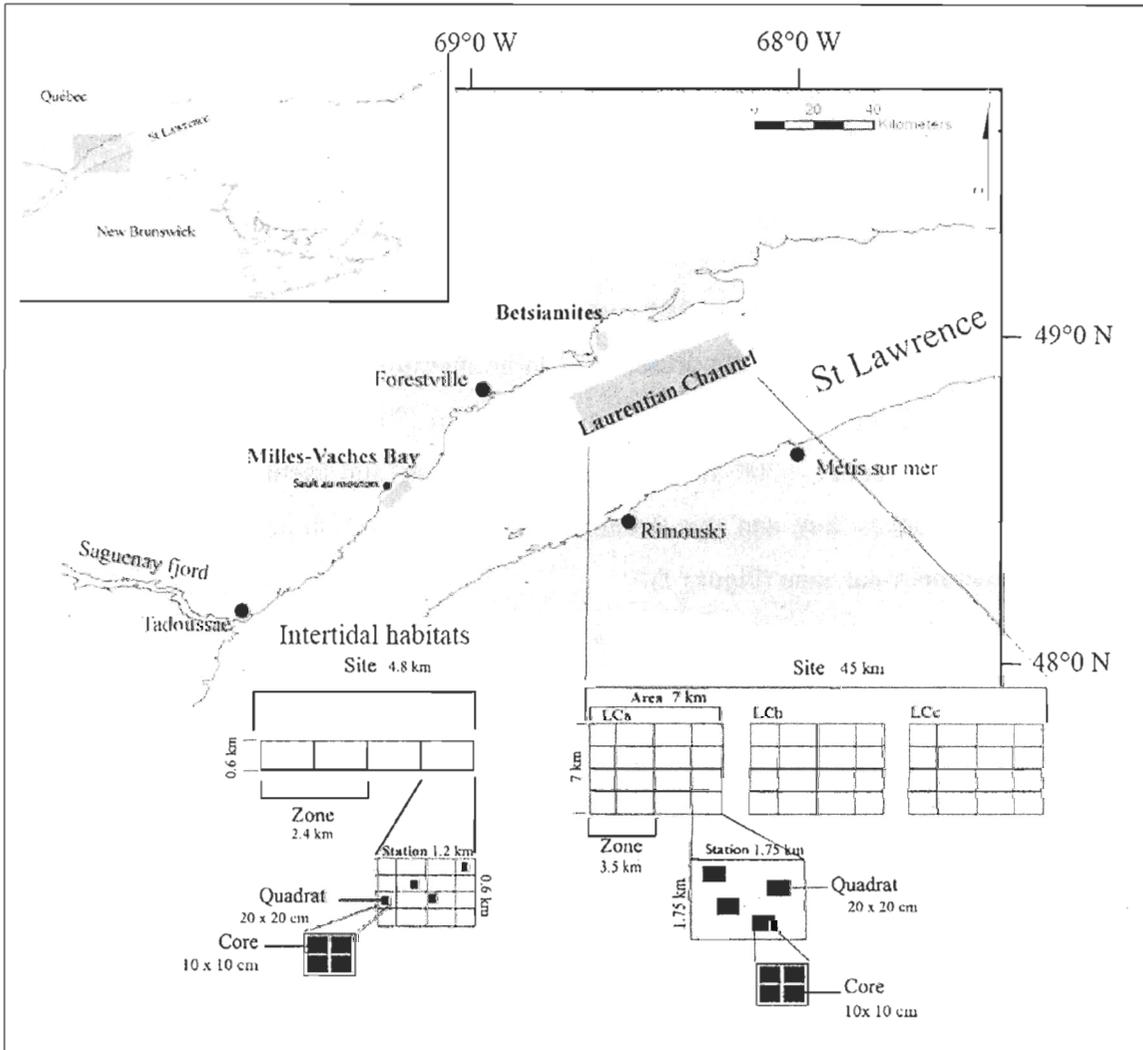


Figure 1: St. Lawrence estuary (Québec, Canada) showing the study sites. Expanded section shows the position of the two intertidal habitats (Mille-Vaches Bay and Betsiamites) and the deep habitat (Laurentian channel) and their respective sampling design. Grey area: sampling area.

The St. Lawrence estuary

The deep water in the channel originates in the Northwest Atlantic; this cold water (2-5 °C) has a slow motion (≈ 1 cm/s) (Gilbert, 2004). Since 1980 the water deep layer supports hypoxic condition, attributed to changes in ocean circulation and mixing in the northwest Atlantic, possibly linked to the North Atlantic Oscillation and to an increase flux of organic matter to the seafloor (Gilbert et al., 2005; Thibodeau et al., 2006; Rabalais et

al., 2010). Sediment is mostly mud and silt with the 1-3 first cm being normoxic and below anoxic (Sundby et al., 1981; Belley et al., 2010).

The intertidal habitats

The Mille-Vaches Bay (MVB) is a large intertidal flat (> 1 km of larger, in spring tides). It is characterized by the presence of multiple boulders, deposited during the glacial age. The Sault-au-Mouton River, in the middle of the site, brings freshwater. For the southwest part; the surface sediment is mostly composed of mud (80 %) and for the northeast part, it is a mix of coarse sand and gravel (74 %) (Dionne et al., 2004). A dense silty clay layer is present at 5-15 cm deep, corresponding to the lower limit of sampling depth.

The Betsiamites Bank (BET) is a sandy bank where hydrodynamics is important. The presence of current megaripples allows the creation of large tidal pools (Lavoie, 1970). A silty clay layer is also present and visible but only at certain quadrats (see 1.4 *Results*).

Both locations have a mean tidal range of 0.5 to 4.0 m. During neap tide, the range can be of 1.0 m and up to 5.0 m during spring tide (Canadian hydrographic service, 2008).

1.3.1.2 Sampling design

The Laurentian Channel

Nehr (1991) investigated the Laurentian Channel from May 31 to June 8 1990. The studied site, situated in the middle of the channel (Figure 1), has a total area of 7 x 45 km. From this site, three areas have been delimited (LCa, LCb, LCc), each of 7 x 7 km, separated from the others by approximately 10 km. Each of them is divided in two zones (size: 7 x 3.5 km). Each zone is divided in eight squares (1.75 x 1.75 km) from which two stations (\approx 500 m apart) are selected at random. In each station, four quadrats (20 x 20 cm; \approx 200-300 m apart) are selected at random. Finally, four squares cores, in each quadrat (10 x 10 x 10 cm), giving a total of 192 samples.

The intertidal habitats

The Mille-Vaches Bay (MVB) and the Betsiamites Bank (BET) (Figure 1) were sampled from June 15 to July 15 2009. A problem is the concordance between the intertidal habitats and the Laurentian Channel as the available area is smaller in the intertidal. The length of the different parts is kept as similar as possible as in the LC, but the entities are closer from each other in the intertidal sites. Those differences will be taken into account in the discussion part. Zone is the largest spatial scale in MVB where as it is the station level for BET; this is because of a lack of space. For MVB, two zones of size 2.4 x 0.6 km are selected. Each zone is divided in two stations (1.2 x 0.6 km). Each station is divided in 16 squares (0.3 x 0.15 km) from which four quadrats (20 x 20 cm; \approx 200-300 m apart) are selected at random. Four square cores, in each quadrat, are also selected. Their size is 10 x 10 x 10 cm, giving 64 samples for MVB and 32 samples for BET.

1.3.1.3 Sampling parameters

Biotic variables

The deep habitat was sampled with an USNEL box core (0.5 x 0.5 x 0.5 m). Organisms were assumed to be mostly in the first 10 cm of the sediment from results of Ouellet (1982) and Bourque (2007). In the case of MVB and BET, the push cores were pushed until the silty-clay layer or until 10 cm.

The cores are sieved on 1 mm and fixed in 4% formalin. Individuals are identified by Hannah Cubaynes and myself at the lowest taxonomic level possible, mostly species and counted by taxon. For the deep habitat, the identification and the density dataset were done by Nehr (1991). The densities are chosen to be represented by 0.01 m². This is to respect the spatial scale of sampling and not to interpolate to 1 m², meaning assuming that the variability and the density were identical between these two scales.

For each species, their feeding mode is determined from WoRMS database (www.marinespecies.org), to test if any difference occurred compared to density

assemblage data: DG (Deposit feeder, Grazer), D (Deposit feeder), DS (Deposit feeder, Suspension feeder), E (Detritivore), O (Omnivore), S (Suspension feeder), PE (Predator, Detritivore).

Sediment variables

The sediment variables are available only for MVB and BET; they are constituted of organic matter (%OM), and grain size. For the deep habitat, these variables were not studied nor analyzed by O. Nehr.

Sediment samples (5 x 5 cm) were taken on the first 5 cm beside each core. They were frozen at -20°C as soon as possible after sampling time (< 2 hours).

For grain size, a sub-sample (\approx 50-60 g) is dried at 60°C during 48h to obtain dry weight. To get the mud percentage (< 63 μ m), the sub-sample is wet sieved on 63 μ m after 3 h of mixing with 10 ml sodium hexametaphosphate 20mg/L. The remaining fraction is dried during 48 h at 60°C to get the dry weight without mud fraction. To get the other grain size classes, the same sub-sample is then sieved during 10 min on 2, 1, 0.5, 0.25 and 0.125 mm. Seven grain size classes are obtained: > 2mm, > 1mm, > 0.5 mm, > 0.25 mm, > 0.125 mm, > 0.63 mm and < 0.63 mm.

For the OM, 10g sub sample is dried during 48h at 60°C and is then put under 500°C during 5h. The sub-samples are weighted at 0.01 g.

1.3.2 Statistical analyses

For each habitat, the first step was to determine the scale of the largest variability, using separately sediment and biotic variables. All the analyses of the Laurentian Channel are redone using the same scheme and tools as for the intertidal habitats. The factor (spatial scale) was nested and random except for the largest one being fixed (four factors: area, zone, station, quadrat) for LC, three factors (zone, station, quadrat) for MVB and two factors (station, quadrat) for BET: area, 10 km, three levels; zone, km scale, two levels

nested in area; station, 500 m scale, two levels nested in area and zone; quadrat, 200-300 m, four levels nested in area, zone and station; $n = 4$ replicates, cm); the largest factor was fixed as its position is chosen and not randomly picked. The metric value of the spatial scale taken into account is the mean distance between entities; but in the intertidal the station level and the zone level in both habitats are juxtaposed to compensate for the lack of space. The Bray-Curtis matrix was used as similarity matrix for multivariate biotic variables (density, called assemblage dataset), as univariate biotic variables (species richness, total density and Shannon-Wiener index). The two or three species the most abundant and observed in each replicates of the scale were used for specific PERMANOVA, under a Bray-Curtis matrix. The sediment data (sand/silt %, OM % and grain size class, only for MVB and BET) were normalized and an Euclidean matrix was used as distance matrix. A permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA; Anderson, 2001; McArdle and Anderson, 2001) was run (9999 permutations with an a priori chosen significance level of $\alpha=0.05$) with the permutation of residuals under a reduced model or an unrestricted number of permutations when only one factor is present. If the number of permutation was insufficient, the p value from Monte-Carlo test was used as suggested by Anderson (2001). Also the difference in the number of factors between the three habitats did not influence the results. The hierarchical PERMANOVA analyze variability factor by factor from the lowest one; for example the variability of the quadrat factor is not affected by the factors above but only for the factor below the core factor.

The variance components were computed independently from the mean square estimates for each result at each scale (Underwood, 1997). Pool-the-minimum-violator was applied when necessary (Fletcher and Underwood, 2002). All PERMANOVA analyses were obtained using the PRIMER-E software (Clarke and Gorley, 2006).

1.4 RESULTS

1.4.1 Scales of spatial variability of biotic variables

1.4.1.1 Species assemblages

Laurentian Channel

Forty-three species are found in the Laurentian channel. The polychetes *Myriochele heeri*, *Ampharete acutifrons* and the bivalve *Dacrydium sp.* are the most abundant species, mean density 9.0, 3.6, 3.2 per 0.01 m² respectively. In terms of feeding mode, no predator – detritivore (PE) are present. Deposit-suspension feeders (DS) represent most of the total density (45%), followed by suspension feeders (23%). The other life traits (S, O, DG and D) represent 32% of the total density (Figure 2).

Inertidal habitats

Overall, eleven species in Betsiamites Bank and twelve species in Mille-Vaches Bay are identified. For Betsiamites Bank, the gammaridean *Psammonyx nobilis* ($\bar{x} = 3.3 / 0.01 \text{ m}^2$) and the bivalves *Mesodesma arctatum* ($\bar{x} = 1.7 / 0.01 \text{ m}^2$) and *Macoma balthica* ($\bar{x} = 4.4 / 0.01 \text{ m}^2$) are the most abundant species. For Mille-Vaches Bay, *Macoma balthica* ($\bar{x} = 18.7 / 0.01 \text{ m}^2$) is still an abundant species along with the gastropod *Hydrobia minuta* ($\bar{x} = 21.9 / 0.01 \text{ m}^2$). The polychete *Eteone longa* is the only species found in the three habitats, but only present in one core of the Laurentian Channel.

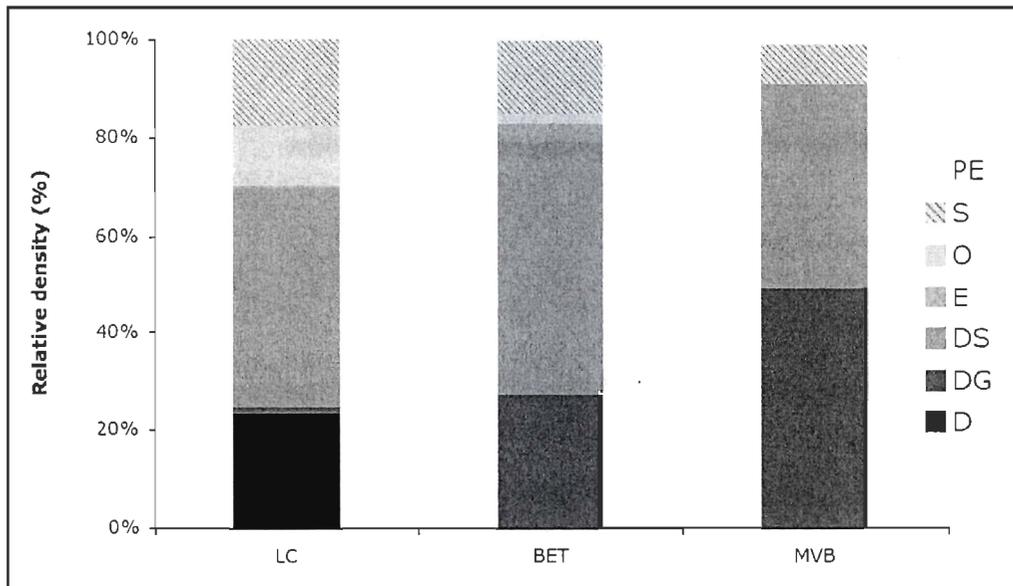


Figure 2: Relative density (%) of the different feeding modes, for the Laurentian Channel (LC), the Mille-Vaches Bay (MVB) and Betsiamites Bank (BET). D = deposit feeder, DG = deposit feeder + grazer, DS = deposit feeder + suspension feeder, E = detritivore, O = omnivore, S = suspension feeder, PE = predator + detritivore

In terms of feeding mode, no strict deposit feeder (D) is present. Deposit-suspension feeders (DS) and grazers - deposit feeders (DG) represent most of the total density, for Betsiamites Bank 52 % and 27 % respectively and for MVB 41 % and 49 % respectively. The other feeding modes (PE, S, O, E) represent less than 30% of the total density of each habitat (Figure 2).

1.4.1.2 Spatial variability of the benthic assemblage

Laurentian Channel

The scale at which the organisms' density shows the largest variability is the finest scale (cm). The variability in density of the organisms at the 200-300 m scale is significantly different along with the largest spatial scale (10 km) (Table 1).

Intertidal habitats

The scale at which the organisms' density show the largest variability is the largest scale that explained maximum of the variance (km for MVB and 200 m for BET). The variability in density of the organisms at the 200-300 m scale is significantly different along with the largest one (km) for MVB (Table 1). The 500 m scale (station) has a negative value of variance component and is deleted from the concerned analyses.

1.4.1.3 Spatial variability of the diversity descriptors

Laurentian Channel

We are interested in the behavior of the descriptors throughout the different scales. The cm scale is the one contributing the most to the variability of the diversity indices species richness and Shannon-Wiener index (>80% of the overall variability). Total density (total density per core) shows the same pattern as density assemblage dataset (Table 2). The station scale (200-300 m) shows again negative values of variance component except for the test on Shannon index and species richness.

Table 1: Hierarchical PERMANOVA for differences in organisms density assemblage data (Bray-Curtis matrix) in the Laurentian Channel, the Mille-Vaches Bay and Betsiamites Bank at the different spatial scales. Estimates of variance component (%) are included. **: significant (<0.001). bold = spatial scale participating the most to the total variability. grey = inexistent spatial scale. “ - “ = pooled scale due to negative value. Ar = Area, Zo = Zone, Sta = Station, Qu = Quadrat, Res = Residuals, Var.comp = Variance component, df = degree of freedom, MS = mean square.

Source	Scale	Laurentian Channel			Mille-Vaches Bay			Betsiamites Bank		
		df	MS	Var.Comp. (%)	df	MS	Var.Comp. (%)	df	MS	Var.Comp. (%)
Ar	10 km	2	9707,6	12.5 **						
Zo(Ar)	1 km	3	1342,4	0.3	1	32186	51.3 **			
Sta(Zo(Ar))	500 m	6	-	-	2	-	-	1	-	-
Qu(Sta(Zo(Ar)))	200-300 m	36	1229,5	10.1 **	12	2385,5	27.6 **	6	8107,1	58.9 **
Res	1 cm	144	807	77.1	48	383,5	21.1	24	1202,3	41.1
Total		191			63			31		

Table 2: Variance component (%) of diversity indices (Bray-Curtis matrix: Shannon-Wiener index, species richness, total density) compute after hierarchical PERMANOVA, for the Laurentian Channel (LC), the Mille-Vaches Bay (MVB) and Betsiamites Bank (BET) at the different spatial scales. grey = inexistent spatial scale. bold = spatial scale participating the most to the total variability. “ - “ = pooled scale due to negative value. Var.comp = Variance component.

Source	Scale	Var.Comp.(%)								
		Shannon-Wiener			Richness			Total Density		
		LC	BMV	BET	LC	BMV	BET	LC	BMV	BET
Area	10 km	3,8			0,5			8,6		
Zone	1 km	-	10		-	0,5		-	63,3	
Station	500 m	1,4	-	-	-	-	-	-	-	-
Quadrat	200-300 m	9,1	35,1	7,1	4,2	41,1	19,9	10,6	25,7	64,7
Core	1 cm	85,6	54,9	92,9	95,3	58,4	80,1	80,8	11,0	35,3

Intertidal habitats

The cm scale is the one contributing the most in the two habitats to the diversity indices species richness and Shannon-Wiener index (>50% of the overall variability). The total density shows, as in the deep habitat, the same pattern as the organisms' density assemblage dataset (Table 2).

1.4.1.4 Spatial variability of specific species

Laurentian Channel

M. heeri, *Dacrydium sp.* and *A. acutifrons* are the most abundant species and their densities are the most variable at the finest scale, as for all the descriptors used (Table 3). The cm scale explains more than 69, 53 and 77 % of the variability for *M. heeri*, *Dacrydium sp.* and *A. acutifrons* respectively.

Intertidal habitats

The density of the bivalve *M. balthica* has the largest variability at the largest scale (Zone for MVB and quadrat for BET) as *M. arctatum* (for BET), results being similar to the density assemblage dataset. *H. minuta* has the largest variability at the quadrat level, being not relevant for the others' diversity descriptors for MVB. The density of the crustacean *P. nobilis* is the most variable at the cm scale in BET (Table 3).

1.4.1.5 Spatial variability of feeding mode

Laurentian Channel

The variability in the feeding mode of the organisms' densities is significantly different at the largest spatial scale. The variability at the quadrat scale (200-300 m) is also significantly different (Table 4). After analyses, the variance component is the greatest at the cm scale, as for the density assemblage analyses (Table 1, Table 4).

Intertidal habitats

In each of the habitat, the largest spatial scale shows significant differences among replicates (quadrat for BET, due to pooling). The variability in the feeding mode of the

organisms' densities is also significantly different at the quadrat scale (200-300 m) for the two sites (Table 4). After analyses, the maximum of variability is present at the same spatial scale as the density assemblage analyses (zone (km) for MVB and quadrat (200-300 m) for BET) (Table 1, Table 4). Those scales where the variability is the largest are similar to those of the sediment variability (Sand/Silt and Grain size) (Table 5).

1.4.2 Scale of spatial variability of the sediment characteristics (Intertidal habitats)

1.4.2.1 Sediment characteristics

The two intertidal habitats, MVB and BET have both a high proportion of sand (more than 80%) but MVB is more heterogeneous than BET. Most of the quadrats of BET are composed only of sandy sediment, but due to the ripples, some quadrats are taken in the silt clay layer. The mean OM % is higher in BMV (0.7%) than in BET (0.3 %) (Figure 3).

1.4.2.2 Spatial variability

When looking at sand variability, the zone level for MVB and the quadrat level for BET have the largest variability (Table 5). The finest scale (replicate) is the smallest contribution for both habitats. In BET, it even accounts for less than 1%. This scheme is followed by the analyze using the grain size class. In the case of OM% variability, most of the variability comes from the quadrat level both in MVB and in BET (Table 5).

Table 3: Hierarchical PERMANOVA (Bray-Curtis matrix) for differences in the most abundant species in the Laurentian Channel (*M. heeri*, *Dacrydium sp.*, *A. acutifrons*), the Mille-Vaches Bay (*M. balthica*, *H. minuta*) and Betsiamites Bank (*M. balthica*, *M. arctatum*, *P. nobilis*). *: significant (<0.05); **: significant (<0.001). bold = spatial scale participating the most to the total variability. grey = inexistent spatial scale. “ - “ = pooled scale due to negative value. Var.comp = Variance component.

Source	Scale	Var.Comp.(%)								
		Laurentien Chanel			Mille-Vaches Bay		Betsiamites Bank			
		<i>M. heeri</i>	<i>Dacrydium sp.</i>	<i>A. acutifrons</i>	<i>M. balthica</i>	<i>H. minuta</i>	<i>M. balthica</i>	<i>M. arctatum</i>	<i>P. nobilis</i>	
Area	10 km	10,0 **	26.9 *	14.2 *						
Zone	1 km	-	0.4	0.7	76.7 **	27.1				
Station	500 m	-	-	-	-	4.1			1.8	
Quadrat	200-300 m	21,0 *	18.9 **	8.0 *	8.9 **	37.1 **	83.2 **	76,0 **	42.4 **	
Core	1 cm	70,0	53.8	77.1	14.4	31.7	16.8	24,0	55.8	

Table 4: Variance component (%) for feeding mode assemblage data (Bray-Curtis matrix), compute after a hierarchical PERMANOVA, in the Laurentian Channel (LC), the Mille-Vaches Bay (MVB) and Betsiamites (BET). *: significant (<0.05); **: significant (<0.001). bold = spatial scale participating the most to the total variability. grey = inexistent spatial scale. “ - “ = pooled scale due to negative value. Var.comp = Variance component.

Source	Scale	Var.Comp.(%) on feeding modes		
		LC	MVB	BET
Area	10 km	12.3 **		
Zone	1 km	-	53.6 *	
Station	500 m	-	0.7	-
Quadrat	200-300 m	10.7 **	25.7 **	52.8 **
Core	1 cm	77.0	20.1	47.2

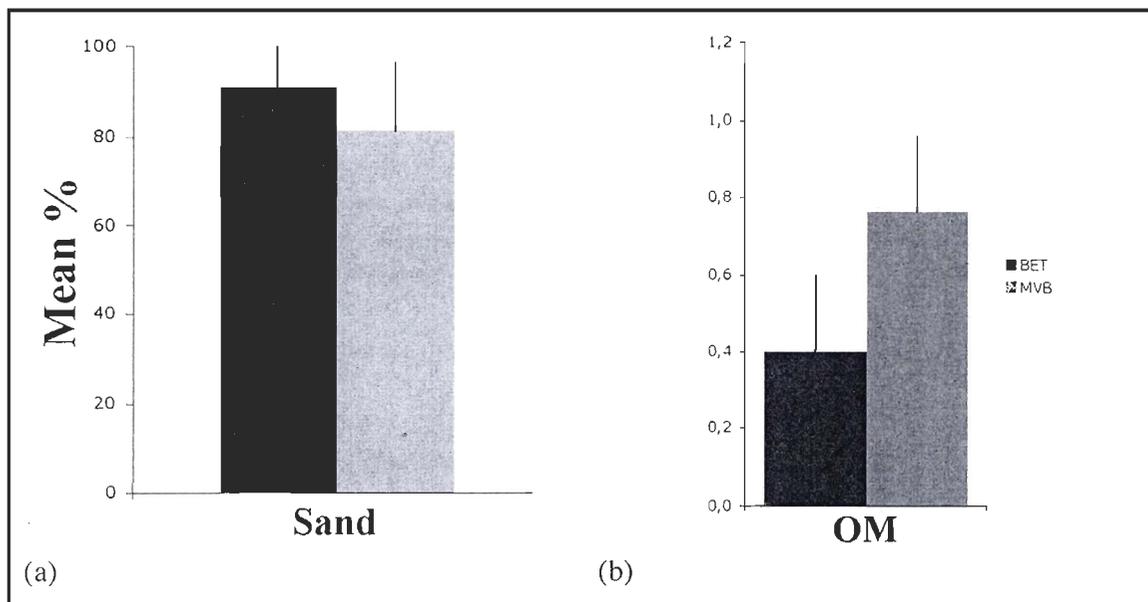


Figure 3: Mean percentage (+ SD) of sediment characteristics, (a) Sand % and (b) Organic Matter (OM)%, for Mille-Vaches Bay (MVB) and Betsiamites Bank (BET).

Table 5: Hierarchical PERMANOVA for differences in the sediment characteristics (grain size, sand %, organic matter (OM%)) data (euclidean matrix) for Mille-Vaches Bay and Betsiamites Bank. *: significant (<0.05); **: significant (<0.001). bold = spatial scale participating the most to the total variability. “ – “ = pooled scale due to negative value. Zo = Zone; Sta = Station; Qu = Quadrat; Res = Residuals. Var.comp = Variance component, df = degree of freedom, MS = mean square.

Source	Scale	Mille-Vaches Bay						Betsiamites Bank							
		Grain size %			Sand %		OM %		Grain size %			Sand %		OM %	
		df	MS	Var. Comp. (%)	MS	Var. Comp. (%)	MS	Var. Comp. (%)	df	MS	Var. Comp. (%)	MS	Var. Comp. (%)	MS	Var. Comp. (%)
Zo	1 km	1	90.9	41.6 *	36.4	51.5 *	6.5	15.7							
Sta(Zo)	500 m	2	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	55.9	19.4 *
Qu(Sta(Zo))	200-300 m	12	9.8	34.5 **	2.3	34.6 **	2	48.7 **	6	38.5	97.8 **	6.2	99.1 **	26.4	65.9 **
Res	1 cm	48	1.5	23.9	0.3	13.9	0.3	35.6	24	0.2	2.2	0.0	0.9	1.4	14.7
Total		63							31						

1.5 DISCUSSION

We used the same spatial scales in three different habitats, a deep habitat and two intertidal habitats in order to find if any trend was present in terms of scale of greatest spatial variability. For all indices, a given scale had a higher variability compared to the other scales. Going through the different indices used, differences occurred between habitats, as well as between variables.

The hierarchical sampling design used allows studying multiple spatial scales. Our design takes into account two aspects of the spatial analyses, the extent (lag-distance between samples) and the grain (sampling unit size) (Legendre and Legendre, 1983; Isaacks and Srivastava, 1989; Wiens, 1989). Those two aspects vary depending on the scale in this study (i.e.: quadrat: extent of 200 m and grain of 20 cm; zone: extent of 0 km and grain of 2.5-3.5 km; area: extent of 10 km; grain of 7 km); at the lower scale we are mostly changing the extent value and at the higher scale, the grain, due to the PERMANOVA averaging the values from the nested scale into the one above. Changing the extent determines the amount and type of heterogeneity encompassed. Changing the grain value have an effect on the variability found between each sampling unit, increasing the size should decrease the variability. Those effects have to be known.

Moreover due to a lack of space in the intertidal habitats, zone and station could be quite similar (same extent, grain almost similar (1.2 to 2.4 km in intertidal habitats), this could be a reason why in our analyses the station level shows most of the time a negative value of variation component.

1.5.1 Relations between sediment and organisms

We found that the scale with the largest variability of the organisms' densities using the benthic community assemblage data was different depending on the habitat (the cm scale for the deep habitat and largest variability at the km and 200-300 m scale (MVB and

BET respectively) for the two intertidal habitats). Those scales are similar as for the total abundance variability and the sediment grain size variability. Even if we do not have sediment data for the deep habitat, it has been shown that the sediment characteristics of those habitats are very heterogeneous at a very small scale (Jumars, 1976; Snelgrove and Smith, 2002). Those results supported a well-known knowledge, being that sediment and organisms are dependant and related. Results from the literature show different responses from ours, the scale of largest variability vary from meter scale (Norèn, 2004) to 10's of meters scale (Morrisey, 1992) for the total abundance and from 100's of meters scale (Norèn, 2004) to 100's kilometers scale (Tataranni and Lardicci, 2009) for the benthic community assemblage data based on density. No information on sediment characteristics or variability is given in those three studies; except for Tataranni and Lardicci (2009) where we know that this is a sandy sediment habitat with low OM and low silt percentage. Thus it is difficult to compare our results to those ones, as we do not have any base of comparison. Another example from Barros et al. (2001) in a sandy subtidal habitat, showed differences at the centimeter scale between the crest and the through of a micro-wave ridge, but in our case, it seemed that such differences didn't occur. The differences observed are possibly caused by the differences inside each habitat, as hydrodynamics. It is very important when studying soft-sediment habitat to measure the characteristics of the sediment. Sediment can give information on the hydrodynamics, the production present with the organic matter and on the types of soil (i.e.: sand with quartz, sand created from shells), giving clues to understand the community patterns.

In intertidal habitats, altitude is also an important environmental factor determining species repartition. Our intertidal area is flat for MVB, unlike BET where large ripples are present. But we do not sample into the throughs, as those areas did not empty of waters at low tide. Thus we decided to focus on sediment even if this variable must have an effect on our variability.

1.5.2 Comparison between indices

Shannon-Wiener index and species richness were most variable at the smallest scale (cm) for all three habitats, even though they sustained really different communities. But those scales were different from the ones coming from the organisms' densities. The diversity of the indices and variables we used brings complexity, but also showed the importance in the choice of the variables. Archambault and Bourget (1996) showed also different responses to spatial scales depending on the indices. Total abundance was most variable at the scale of 1 km and species richness was most variable at the scale inferior to 20 cm in an intertidal rocky shore of the St Lawrence estuary, major scale of variability comparable to our results. In the same order, Bevilacqua et al. (2009) used several indices to detect changes following perturbations and showed that depending on the biodiversity indices the sensitivity varied. The choice of the indices used is then really important, but which one is the best for our purpose. Several indices have been created for different needs (i.e.: Shannon-Wiener, Pielou indices), could they be applied in a community long-term survey or during a pollution impact diagnostic? When reviewing this area of ecological research, no author uses the same indices, how could we compare? Here, there is a need for a consensus.

1.5.3 Spatial variability of feeding mode and specific species

Feeding mode is an indicator of trophic level and mobility of the organisms; mobility determines the spatial scale at which organism density is associated to sediment properties (Schneider et al., 1987). Feeding mode largest scale of variability was similar to the one of the sediment, corroborating the previous sentence. In the three habitats, organisms are mostly deposit and suspension feeders in a general view; they are thus dependent of the sediment as a habitat and for nutritional uses, which is a simple explication to this relation.

When looking into the species variability, the observations varied. The species *M. heeri* (Sabellidae), *A. acutifrons* (Ampharetidae), *Dacrydium sp.* (Bivalvia), *M. balthica*

(Bivalvia) and *M. arctatum* (Bivalvia) show the same scale of largest variability as the feeding mode. Those species could be considered as sessile or non-motile organisms as they are burrowing into the sediment to feed. On the other hand, *P. nobilis* (Amphipoda) and *H. minuta* (Gasteropoda) (intertidal species), two motile species and grazers, showed greater variability in their density at centimeter scale. Motile organisms and higher trophic levels are most variable at a local scale; non-motile organisms and lower trophic levels (suspension feeders) at larger scale (Rule and Smith, 2005; Broitman and Kinlan, 2006, Rhoads & Young 1970, Levinton 1972), larger scale or scale of variability of the sediment in our study. The variability of the motile species at the centimeter scale could be due to their preys' aggregation (Underwood and Chapman, 1996). Those results could support the hypothesis of a local biotic control but only for the motile species; they are following the aggregation and repartition of their prey. The non-motile species are, in our results, dependant of the sediment and of its movements; if there is a biotic control for these species, we cannot observe it with our studies. Comitto et al. (2008) do not use feeding mode but separate the species between epifauna and infauna with or without larvae, in a mussel bed habitat et look at the correlation between types of sediment and the species; their results show that both biotic and abiotic factors controlled the repartition of the species, but their relative importance is different depending on how they live. Thus species, depending on their life traits, do not answer the same way to sediment and to environment in a global view. Consequently, a specific species could not be used as a good spatial indicator especially if it was a motile organism, as those species have a repartition in function of their preys and not in function of the environment.

1.6 CONCLUSION

Major variability at small scale (cm) was observed for the Laurentian Channel and at 200-300 m to 1 km for the intertidal soft sediment habitats. Those results are for a specific area, being the St Lawrence estuary. For other habitats from the literature, patterns of distribution were different, each having specific sediment, climate properties; and these patterns could also change over time (Lindegarh, 1995; Norèn, 2004, Tataranni and

Lardicci, 2009). Those changes could come from community variations as well as from variations in sampling location (Morrisey et al., 1992). Due to the large set of spatial scales taken into account in all studies, including rocky and soft-sediment habitats, we are not able to compare, principally because of a lack of sediment or substrate variability measures. Studying multiple habitats is still a need to improve our knowledge. Further studies would have to be cautious in the determination of the spatial scale used in their design, since a relevant scale for a study could not apply to another one.

CHAPITRE 2

EVOLUTION DE LA POPULATION DE LA MYE (*Mya arenaria*) ET DE SA VARIABILITE SPATIALE ENTRE 1967 ET 2009 DANS L'ESTUAIRE DU SAINT-LAURENT

2.1 RESUME

Il a été montré que les perturbations ponctuelles causent une augmentation dans la variabilité spatiale des communautés benthiques. Ce résultat pouvant être un outil d'aide aux diagnostics, nous nous sommes intéressés à une espèce en particulier, *Mya arenaria*, qui est exploitée commercialement depuis une quarantaine d'année au niveau de la Haute-Côte-Nord (Québec, Canada). Nous considérons cette pêche comme une perturbation ponctuelle. Des données de densité par classe de taille sur une grille de 50 x 50 m provenant d'un recensement de 1967 à 1969 sont comparées aux recensements effectués en 2002 et 2009, pour cinq gisements de myes (mollusque, bivalve). En parallèle, nous avons cherché à déterminer l'échelle spatiale de plus grande variabilité de la densité de myes dans deux baies de la même région à l'aide d'un plan d'échantillonnage hiérarchique. L'échelle spatiale de plus grande variabilité dans la densité des myes est celle de 200-300 mètres, que ce soit pour l'échantillonnage hiérarchique que systématique. La pêche aurait entraîné une diminution des tailles ainsi qu'un déplacement des gisements vers des zones à temps d'émergence plus court. La variabilité spatiale n'a, par contre, pas été affectée dans les cinq baies. Les résultats montrent que la densité en quarante ans a beaucoup diminué, malgré la présence d'une gestion de ces gisements, ainsi il convient de continuer à surveiller ces gisements afin que la ressource ne s'épuise pas et se renouvelle.

2.2 INTRODUCTION

La quantification de la variabilité spatiale d'une communauté peut être un outil dans le suivi et le diagnostic de la présence de perturbations (Gray, 1997). En effet, la variabilité spatiale d'une communauté est dépendante de facteurs biotiques et abiotiques (Comitto *et al.*, 2008). Lors d'une perturbation, certains de ces facteurs sont modifiés, pouvant créer des changements dans la variabilité. Par exemple, la pêche à pied de la coque *Cerastoderma edule* (L.) modifie la structure du sédiment de surface (Kaiser *et al.*, 2001). Dans le cas d'une perturbation ponctuelle, la variabilité spatiale de la communauté augmente (Caswell et Cohen, 1991 ; Chapman *et al.*, 1995 ; Cervin *et al.*, 2004 ; Terlizzi *et al.*, 2005a, 2005b ; Séguin et Archambault, soumis). Comme démontré dans le chapitre précédent, la prise en compte de l'échelle spatiale est indispensable.

Nous voulons tester l'effet d'une perturbation ponctuelle, à différentes échelles spatiales, sur une espèce unique, ici la mye, *Mya arenaria*, mollusque bivalve comestible. Cette espèce fait l'objet d'une pêche à pied à but principalement commercial au Québec (Canada) (Brulotte *et al.*, 2006). Le nombre limité de permis, la taille maximale autorisée (51 mm, sachant que atteint la maturité sexuelle est atteinte à 38,4 mm en moyenne), le type d'engins de récolte qui cantonne à une pêche manuelle, une clause de participation et surtout la saison d'ouverture restreinte (avril à juin) en raison de la présence de la banquise et de la période de reproduction (MPO, 2008) sont autant de caractéristiques qui permettent de considérer cette pêche à pied comme une perturbation ponctuelle.

Ce type de pêche comme toute perturbation par prélèvement est connu pour provoquer une diminution de la biomasse totale et une diminution de la taille moyenne des individus (Rochet et Trenkel, 2003 ; Giguère *et al.*, 2004). Elle peut aussi avoir un impact sur la répartition des espèces, ces dernières se déplaçant vers des zones où la perturbation est moins marquée. Giguère *et al.* (2004, 2008) ont montré que, bien que cette pêche soit réglementée au Québec, l'impact est visible sur le gisement de myes. Dans la continuité de ces études, nous avons continué le recensement.

Dans ce contexte, nous avons utilisé des données détaillées de recensements de populations de myes provenant de Lavoie (1968, 1969). Ce dernier a effectué ses recensements de manière systématique en suivant une grille de maille de cinquante mètres et cela sur tout le littoral québécois concerné par la pêche où la présence des myes avait été signalée. La période 1967-69 se situe juste avant l'essor de la pêche commerciale (MPO, 2008). Lamoureux, (1977) montre que les impacts de cette pêche sont sensibles dès les années 1970. Ainsi, la période 1967-69 peut être considérée comme peu affectée par cette perturbation ponctuelle. En 2009, nous avons réalisé des prélèvements selon un plan d'échantillonnage le plus proche possible de celui de Lavoie dans quatre baies différentes (baie Blanche, cap Colombier, havre Colombier, îlets à Jérémie). Le choix des baies a été effectué sur les trois critères suivant : absence de recensement récent, accessibilité par la route et situées dans la même zone d'échantillonnage que celle de l'étude du premier chapitre. À ces quatre baies, une cinquième (la baie du Moulin à Baudes) a été ajoutée. La fermeture de la pêche en 1991 dans cette baie permet ainsi d'avoir un point de référence pour les quatre autres baies. Le recensement de la baie du Moulin à Baudes ne montre aucune variation des valeurs de rendement, de biomasse et de densité moyennes (Giguère *et al.*, 2008).

Dans toute étude sur la variabilité spatiale et de plan d'échantillonnage, la question de l'échelle à laquelle est effectué l'échantillonnage est primordiale. Si celui-ci n'est pas effectué à la bonne échelle, les variations dans la répartition de la communauté peuvent être masquées (Bishop *et al.*, 2002). C'est pourquoi nous avons utilisé un plan d'échantillonnage hiérarchique afin de connaître l'échelle pour laquelle la variabilité de la densité de la mye est la plus importante. Ce plan a été appliqué dans les deux baies de la Haute-Côte-Nord échantillonnées dans le cadre du chapitre un (baie des Mille-Vaches et le banc de Betsiamites). L'objectif était également d'identifier les relations entre la mye et le sédiment en déterminant l'échelle pour laquelle plusieurs caractéristiques du sédiment (granulométrie, pourcentage de matière organique) étaient les plus variables. Nous avons choisi les baies en fonction de la superficie accessible à marée basse (nécessaire pour mettre en place l'échantillonnage) et de l'hydrodynamisme, celui-ci pouvant jouer sur

l'échelle spatiale à laquelle la plus grande variabilité est observée (cf Chapitre 1). Cette échelle de plus grande variabilité, selon Underwood et Chapman (1996) et Reichert (2008), correspond à l'échelle où les processus écologiques majeurs jouent un rôle clef dans la répartition des organismes. Ne pouvant pas refaire le plan d'échantillonnage de Lavoie, connaître cette échelle nous donne un outil pour l'interprétation des résultats.

Les hypothèses posées sont :

- (1) existe-t-il une différence dans l'échelle de plus grande variabilité entre la baie des Mille-Vaches et le banc de Betsiamites, avec la densité de myes du banc de Betsiamites ayant une variabilité plus importante que celle de la population de la baie des Milles-Vaches ?
- (2) la variabilité spatiale pour la période 2002-2009 est-elle plus importante que celle de 1967-69 à cause d'un effet de l'exploitation ?
- (3) la taille des gisements a-t-elle diminué entre 1967-69 et 2002-09 ?
- (4) la taille moyenne des organismes a-t-elle diminué entre 1967-69 et 2002-09 ?
- (5) la position des bancs de myes est-elle différente entre 1967-69 et 2002-09 ?

Pour répondre à ces questions, plusieurs outils statistiques sont utilisés, la PERMANOVA, l'interpolation, les semi-variogrammes, la corrélation du Dutilleul, le test de Kolmogorov-Smirnov. La PERMANOVA (Analyse de la variance par permutation) (Anderson, 2001) est utilisée pour identifier les échelles où les plus grandes variabilités sont présentes et les différences entre populations dans les baies. Cet outil permet d'éviter la transformation des données pour répondre aux postulats de base d'une ANOVA classique qui est la normalité des résidus et l'homogénéité de la variance à laquelle la PERMANOVA est plus robuste (Chapman, 2008). Ceci a été déterminant dans le choix de la PERMANOVA du fait que nos données ne répondaient pas à ces postulats.

L'interpolation est utilisée largement dans les études spatiales. Elle permet à partir d'un échantillonnage ponctuel d'étendre les données à une couverture générale de la zone d'étude selon un quadrillage dont la maille est déterminée selon les besoins. Cet outil est utile dans notre étude afin de comparer la répartition spatiale des bancs de myes et de comparer les deux périodes entre elles après utilisation de la méthode des moyennes K. Ceci nous permet de former des groupes utiles pour la comparaison. Le nombre de groupes devant être déterminé *a priori* en fonction des connaissances du milieu, cela rend la méthode subjective (Legendre et Legendre, 2000).

Les semi-variogrammes, en sus de fournir les paramètres nécessaires pour l'interpolation, sont utilisés afin de comparer la variabilité spatiale de la densité de myes à l'intérieur de chaque baie. Ce test examine la variance au sein du groupe d'échantillons positionnés spatialement afin de déterminer la structure spatiale (échelle spatiale des agrégats située au niveau du maximum de variabilité) (Fortin et Dale, 2005).

2.3 MATERIEL ET METHODES

2.3.1 Zone d'étude

Le site d'étude est situé le long de la rive nord de l'estuaire du Saint-Laurent (Québec, Canada), entre la baie du Moulin à Baude et le banc de Betsiamites (Figure 4). Cette zone côtière est rocheuse avec de nombreuses baies à l'embouchure des rivières. Les baies possèdent des caractéristiques hydrodynamiques différentes suivant leur géomorphologie, au vu des différents types de sédiment présent.

Pour la variabilité à différentes échelles spatiales, la baie des Mille-Vaches et le banc de Betsiamites ont été échantillonnés du 15 Juin au 15 Juillet 2009. La baie des Mille Vaches est composée d'une large zone intertidale à pente faible. Elle se découvre sur une grande distance (supérieur à un kilomètre en marée de vives-eaux). Cette baie est caractérisée par la présence de nombreux blocs rocheux. Le sédiment de surface présent est

principalement de l'argile dans la moitié sud-ouest de la baie (80%) et un mélange de sable grossier et gravier (74%) dans la moitié nord-est. Sous les 5-15 cm de surface, une couche dense limono-argileuse est présente (Cusson et Bourget, 1997 ; Dionne *et al.*, 2004). Le banc de Betsiamites par contre est une large zone intertidale de sable fin ou moyen avec la présence marquée de rides de courant. Ces rides favorisent la présence de canaux de plus bas niveau au sein du gisement mais aussi le long de la zone de déferlement des vagues où la couche de glaise dense est visible. Les myes sont principalement présentes dans ces zones de bas niveau (Lavoie, 1970).

Pour l'évolution temporelle des gisements, les données proviennent de trois sources différentes, de Lavoie (1970, 1969), de Giguère *et al.* (2008) et de l'échantillonnage effectué entre le 1 juillet et le 10 août 2009. La période, où la pêche commerciale était peu ou pas développée, est représentée par les données de Lavoie (1969, 1970), avec la baie du Moulin à Baude en 1967 et avec la baie Blanche, le cap Coulombier, le havre Coulombier, et les îlets à Jérémie en 1969. Les données, correspondant à « après 40 ans de pêche », proviennent de Giguère *et al.* (2008) pour la baie du Moulin à Baude (prélèvements effectués durant les marées de vives eaux de août-septembre 2002) ; pour les autres baies, les données ont été recueillies lors de l'été 2009. Toutes ces baies sont ouvertes à la pêche ou ont été ouvertes régulièrement à la pêche au cours des sept dernières années, mis à part la baie du Moulin à Baude, faisant partie du Parc marin Saguenay - Saint-Laurent, qui est fermée à la pêche depuis 1991 pour cause de contamination bactérienne due à la présence humaine et agricole (Giguère *et al.*, 2008). La baie Blanche est un milieu argileux ; le cap Coulombier, le havre Coulombier ainsi que les îlets à Jérémie sont des milieux sablo-vaseux (voir 2.4 *RESULTATS*).

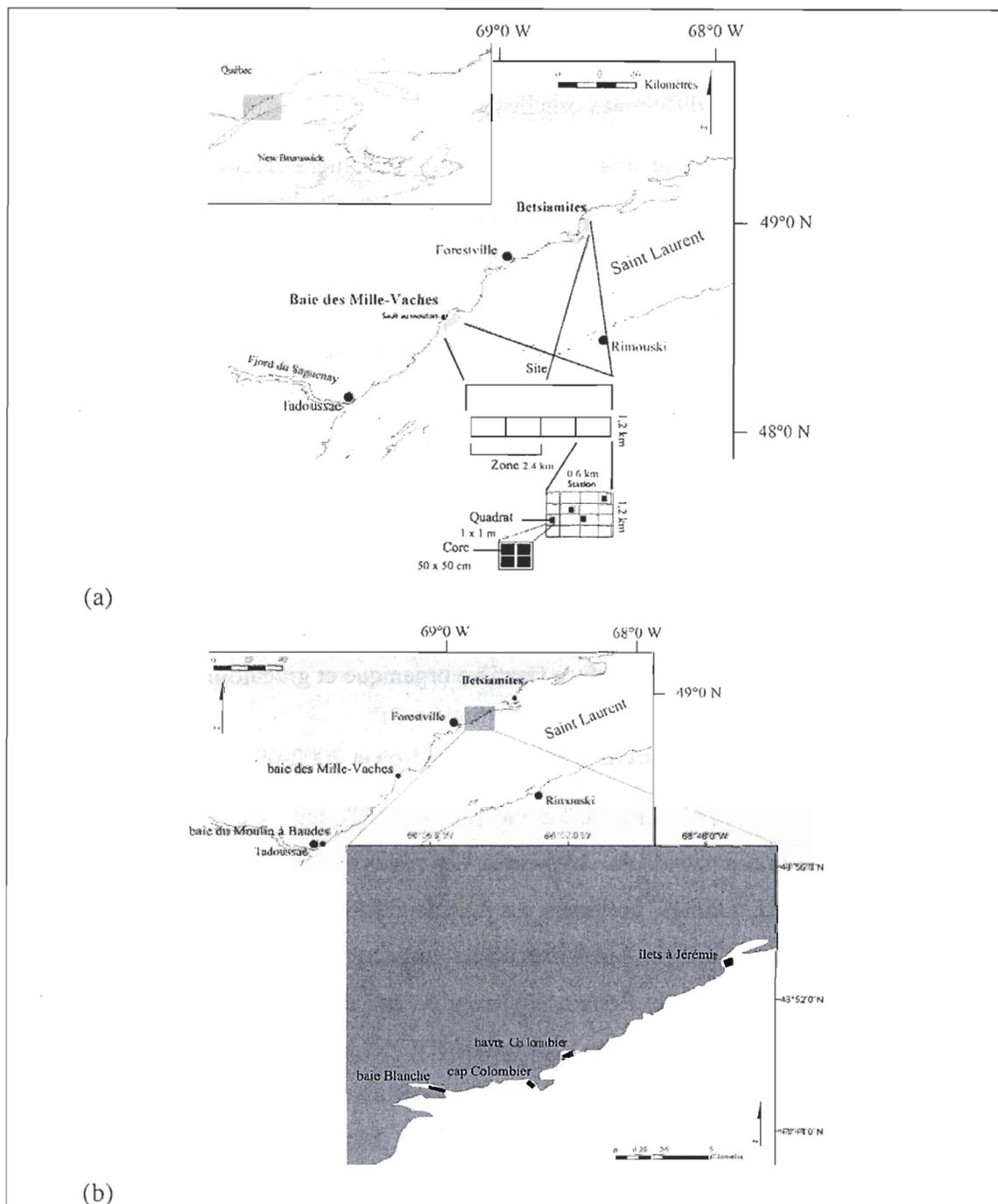


Figure 4 : (a) Zone d'étude pour la variabilité spatiale de la mye et schéma du plan d'échantillonnage hiérarchique utilisé dans la baie des Mille-Vaches et le banc de Betsiamites. (b) Zone d'étude de l'évolution des gisements de myes (baie du Moulin à Baudes, baie Blanche, cap Colombier, havre Colombier et îlets à Jérémie) entre 1967-69 et 2002-09.

2.3.2 Plan d'échantillonnage

2.3.2.1 Variabilité à différentes échelles spatiales

Le plan d'échantillonnage mis en place est un plan hiérarchique à trois ou quatre niveaux (Figure 4). L'échelle spatiale la plus élevée est la zone (2,4 x 0,6 km, échelle du kilomètre), présente seulement dans la baie des Mille-Vaches avec deux zones. Ensuite chaque zone est divisée en deux stations (1,2 x 0,6 km ; échelle \approx 500 m) ; Pour le banc de Betsiamites, l'échelle station avec deux stations représente l'échelle spatiale la plus élevée. Chaque station est divisée en 16 carrés (0,3 x 0,15 km) desquels quatre sont tirés aléatoirement. Dans chacun de ces carrés, quatre quadrats ont été positionnés aléatoirement (100 x 100 cm ; échelle des 200-300 m). L'échelle la plus fine correspond à la carotte (quatre carottes ; 50 x 50 x 20 cm ; échelle du centimètre), ce qui fait un total de 32 échantillons par zones, pour un total de 64 échantillons pour la baie des Mille-Vaches et de 32 échantillons pour Betsiamites. Les variables sont la densité de myes par classe de taille de un centimètre et le sédiment de surface (matière organique et granulométrie).

2.3.2.2 Évolution des bancs de myes entre 1967-69 et 2002-09

Dans le cas des prélèvements de Lavoie (1969, 1970), les zones étudiées étaient la partie découverte lors des marées de vives-eaux. Les zones échantillonnées en 2009 sont le plus possible identiques à celles, couvertes par Lavoie (1969, 1970). Giguère *et al.* (2008) ont couvert les zones de la ligne haute intertidale jusqu'au zéro de marée. Les baies sont échantillonnées selon une grille d'échantillonnage de pas de 50 m pour la baie Blanche (BB), le cap Colombier (CC), le havre Colombier (HC) et les îlets à Jérémie (IJ) pour les deux périodes. La baie du Moulin à Baudes (MB) avait un pas de 60 m de la côte vers le large et la distance entre chaque transect est de 120 m en 2002 et un pas de 50 m en 1967.

Pour toutes les sources de données, une carotte de 50 x 50 x 20 cm a été échantillonnée à chaque station, afin de quantifier la population de myes. Pour les échantillons de 2009, le sédiment de surface a été aussi échantillonné à l'extérieur de la

carotte (5 x 5 cm ; à 5 cm de profondeur). En 2009 et 1967-69, nous avons un total de 48 stations pour BB, 28 stations pour HC, 33 stations pour CC et 32 stations pour IJ pour chaque année, pour un total de 121 stations. Pour MB, nous avons 66 stations en 1967-69 et 85 stations en 2000 ; la différence dans le nombre de stations est considérée comme ayant un effet minime, étant donné que seul le test de Kolmogorov-Smirnov est appliqué sur cette baie, en raison de la différence entre les grilles d'échantillonnage.

2.3.3 Traitement des échantillons

2.3.3.1 Variables biologiques

Les prélèvements de Lavoie, 1969 et ceux de 2009 ont été effectués à la pelle. Giguère *et al.* (2008) ont effectué les prélèvements avec un appareil aspirant de type Venturi lorsque les sédiments sont malléables ou que la couche d'eau dépasse les 10 cm et à la pelle dans les autres cas.

Le sédiment des carottes est tamisé sur 0,8 cm de vide de maille et les myes récupérées sont mesurées à l'aide d'un pied à coulisse (à ± 1 mm) par classe de taille de pas de 1 cm. Lorsque la coquille est cassée lors des manipulations, sa taille est estimée vis à vis des autres coquilles entières ; si la mesure est non réalisable, elle est comptée comme faisant partie de la classe 5-6 cm ou 3-4 cm en fonction de la coquille restante mais seulement si le siphon est présent. Les coquilles sont ensuite relâchées dans le milieu conformément au permis scientifique délivré.

2.3.3.2 Variables sédimentaires

Les variables environnementales mesurées sont le pourcentage de matière organique (MO%) et la granulométrie. Le sédiment est congelé à -20°C le plus rapidement possible après le prélèvement. Au laboratoire, les échantillons sont mis sous étuve à 60°C pendant 48h afin d'obtenir le poids sec. Puis 10 ml de défloculant sont ajoutés pour aider au tamisage humide à $63\ \mu\text{m}$. Une fois la fraction fine enlevée, le sédiment est remis à l'étuve

pour une durée de 48 h à 60°C puis pesé (on obtient le poids de la fraction fine). Les échantillons sont alors tamisés sur colonne de tamis pendant 10 min sur 2, 1, 0,5, 0,25 et 0,125 mm.

Pour le pourcentage de MO, les échantillons sont placés à l'étuve à 60°C pendant 48 h puis mis au four à 500°C pendant 5 heures. Ils sont ensuite pesés à 0,01 g ($\pm 0,01$ g).

2.3.4 Analyses statistiques

2.3.4.1 Variabilité à différentes échelles spatiales

Pour chaque site, l'échelle de plus grande variabilité a été déterminée, pour les variables biologiques et sédimentaires séparément. Les facteurs (qui sont les échelles spatiales) sont hiérarchisés et aléatoires, à l'exception de la plus grande échelle spatiale, étant fixée car sa position a été choisie. Pour BMV, nous avons trois facteurs avec zone, station et quadrat et pour BET, nous avons deux facteurs avec station et quadrat. Les caractéristiques de chaque facteur sont :

- zone, échelle du kilomètre, deux unités hiérarchisées;
- station, échelle des 500 m, deux unités hiérarchisées dans le facteur zone ;
- quadrat, échelle des 200-300 m, quatre niveaux hiérarchisés dans les facteurs zone et station ;
- carotte, n = 4 réplicats, échelle du centimètre

Une matrice de Bray-Curtis sur des données non transformées est utilisée pour les analyses multivariées des données d'abondance par classe de taille et les analyses univariées biologiques (densité de myes de taille commerciale, densité de myes de taille non-commerciale). Une matrice euclidienne est utilisée pour les analyses univariées de pourcentages de sable et de MO et pour les analyses multivariées (granulométrie du sédiment). Les variables sédimentaires sont normalisées et standardisées. Les analyses de

variance par permutation (PERMANOVA, Anderson, 2001; McArdle et Anderson, 2001) sont effectuées avec permutations des résidus (9999) sous un modèle réduit ou sous un nombre non restreint de permutations dans le cas de la présence du seul facteur quadrat en raison d'estimés des composants de la variance négatifs. Les composants de la variance sont calculés indépendamment à partir des estimées des moindres carrés pour chaque variable et facteur (Underwood, 1997). Si les estimés des composants de la variance sont négatifs, nous effectuons un groupement des facteurs selon la technique du « Pool-the-minimum-violator », comme suggéré par Fletcher et Underwood (2002).

2.3.4.2 Évolution des bancs de myes entre 1967-69 et 2002-09.

Calcul de la biomasse

En utilisant la courbe de poids/taille de Giguère (2008) provenant de la population de myes du Moulin à Baudes, la biomasse par classe de taille est estimée. La taille prise pour estimer le poids d'une mye correspond à l , la valeur médiane en millimètre de la classe de taille i correspondante (ex : 1,5 cm pour la classe de taille 1-2 cm). L'équation utilisée, pour un poids, p_i (g) est : $0,000064 * (l_i^{3,15})$ (Giguère, 2008). Une mye de 1,5 cm a alors un poids de 0,32 g. L'erreur n'est pas quantifiée pour cet indice comme pour les suivants, au vu qu'ils ne sont utilisés que pour avoir un ordre d'idée et un point de comparaison de leurs valeurs

La biomasse par classe de taille est obtenue en multipliant chaque p_i par la densité d de la classe de taille i correspondante. La biomasse totale par carotte ($g/0,25 \text{ m}^2$) est alors calculée en additionnant la biomasse de chaque classe de taille. Les données sont présentées, dans tout le reste des analyses, en poids ou densité par $0,25 \text{ m}^2$ afin de respecter la superficie étudiée, au vu que le sujet de l'étude est les échelles spatiales. Interpoler à 1 m^2 reviendrait à assumer que prélever sur $0,25 \text{ m}^2$ donnerait le même résultat que sur 1 m^2 .

Calcul du rendement

Le rendement, en myes de taille commerciale par baie ($g/0,25 \text{ m}^2$), est estimé sur la superficie du ban de mye où nous avons noté la présence de myes de taille commerciale. La

superficie associée à une carotte est de 2500 m², soit un carré centré sur la carotte de 50 x 50 m. La superficie totale du banc de myes, q , est estimée alors en multipliant le nombre de carottes possédant des myes de taille commerciale par 2500 q .

$$\text{Rendement (g/0,25 m}^2) = (q \text{ (m}^2) * p_{>5} \text{ (g)})$$

où $p_{>5}$ correspond à la biomasse de myes de taille commerciale présentes dans la baie.

Calcul de la production

La production totale (g/0,25 m²/an) est calculée à partir de la biomasse par classe de taille (g) et du taux de croissance (g/an) (Brey et Clarke, 1993). La courbe de croissance est tirée de Giguère *et al.* (2008).

$$\text{Croissance (mm/an)} = 118,45 * (1 - \exp(-0,0616 * (l_i + 1 + 0,91)))$$

où l_i = taille médiane pour la classe de taille, i (mm)

La biomasse pour une mye au temps t et pour une mye au temps t_+ , est calculée de la manière décrite précédemment (*Calcul de la biomasse*). La différence de biomasse, correspond à la production d'une mye pour une classe de taille donnée.

$$\text{Croissance (g/an)} = p_{i(t_+)} - p_{i(t)}$$

Et la production correspond à :

$$\text{Production (g/0,25 m}^2/\text{an)} = \sum (c_i * d_i)$$

où c_i correspond à la croissance et d_i à la densité de mye pour la classe de taille i .

Comparaisons des densités entre baies et par années

Les baies concernées par cette comparaison sont BB, HC, CC et IJ pour 1968 et 2009. Pour ce faire, des analyses de variance par permutation sont réalisées (PERMANOVA, Anderson, 2001; McArdle et Anderson, 2001). La PERMANOVA utilisée est une PERMANOVA croisée avec pour facteurs, le facteur baie et le facteur année. Le niveau réplicat correspond aux carottes. Nous avons effectué trois analyses univariées avec matrice de Bray-Curtis (densité totale, densité de myes de taille commerciale, densité de myes de taille non commerciale) et deux analyses univariées avec matrice de distance euclidienne (pourcentage de vase et pourcentage de MO). Une analyse multivariée avec matrice de Bray-Curtis (par classe de taille) a été effectuée. Les données sédimentaires sont normalisées. Si, des différences significatives sont identifiées entre les deux années, celles-ci sont examinées à l'aide des tests de comparaison deux à deux (un pseudo test de t multivarié). Le seuil de significativité est de 0,05 avec 9999 permutations. Toutes les PERMANOVA sont réalisées avec le programme PRIMER (Clarke et Gorley, 2006).

Comparaison des courbes de distribution

Afin de savoir si les courbes de distribution par classe de taille sont significativement différentes entre les deux périodes, un test de Kolmogorov-Smirnov est effectué pour BB, CC, HC et IJ et sur MB sur la distribution moyenne par classe de taille, par baie (Frank et Massey, 1951). MB sert de point de comparaison pour l'évolution des courbes de distributions entre les deux périodes. Le seuil de significativité est fixé à 0,05.

Détermination de la variabilité spatiale et des paramètres nécessaire à l'interpolation

Des semi-variogrammes sont utilisés pour identifier l'échelle de plus grande variabilité au sein de chaque baie et de chaque année mais aussi dans le but de modéliser la densité sur toute la surface échantillonnée, pour CC, HC, BB et IJ. Les semi-variogrammes sont utilisés largement pour décrire les structures spatiales de variables écologiques (Legendre et Fortin, 1989). Ils sont réalisés avec le logiciel SAM (Analyses Spatiale en Macroécologie ; Rangel *et al.*, 2010). Nous avons utilisé un modèle sphérique. La valeur

maximale de la variabilité obtenue par le semi-variogramme correspond au maximum de variance de la variable étudiée dans la zone d'étude. Deux modèles sont réalisés, pour chaque année et pour chaque baie, un pour la densité de mye de taille commerciale et un pour la densité totale. Les données sont normalisées et standardisées afin de pouvoir comparer les variogrammes des différentes baies entre elles. Celles-ci ne présentent pas toute le même ordre de grandeur dans la densité de mye. Huit classes de distances égales ont été utilisées pour chaque baie et par année (Tableau 6). Le semi-variogramme sur la densité de myes de taille commerciale est utilisée uniquement dans le cadre de l'interpolation. Ces huit classes sont choisies afin d'obtenir un nombre de paires de pointes supérieur à 30 pour un maximum de classes de distance. Pour les classes de distance avec un nombre inférieur de paire de pointe, celles-ci n'ont pas été représentées, ni utilisées dans les résultats.

Tableau 6 : Valeurs des classes de distance (km) utilisées pour les semi-variogrammes et la corrélation de Dutilleul.

Classes de distance (km)		
	<u>1967-69</u>	<u>2009</u>
baie Blanche	0,078	0,079
cap Colombier	0,053	0,056
havre Colombier	0,040	0,047
îlets à Jérémie	0,044	0,057

Détermination de la répartition spatiale des bancs de myes.

Les données sont interpolées avec ArcGIS 9.1, avec les valeurs obtenues à partir des semi-variogrammes. Les données ainsi interpolées sont regroupées à l'aide du test des K-mean en 5 groupes (MacQueen, 1967), avec la méthode d'optimisation de classification des cassures naturelles de Jenks (Jenks, 1967). Le groupe avec la plus forte densité est gardé pour la comparaison entre les années.

Relation environnement-myes

Une corrélation de Dutilleul entre les variables biologiques (densité totale et densité de myes de taille commerciale) et le pourcentage de sable est réalisée afin d'identifier les corrélations potentielles entre les deux variables. Les mêmes huit classes de distance égale, que pour les analyses de semi-variogrammes, sont utilisées pour chacune des baies (BB, CC, HC et IJ). Le seuil de significativité est de 0,05 après correction du degré de liberté du test de Pearson (Dutilleul *et al.*, 1993). L'analyse est réalisée avec le logiciel SAM.

2.4 RESULTATS

2.4.1 Variabilité à différentes échelles spatiales.

2.4.1.1 Sédiment

Le sédiment de la baie des Milles-Vaches est plus hétérogène que celui du banc de Betsiamites, bien que les deux baies possèdent une proportion importante de sable (plus de 80%). La moyenne en MO% était de 0,7 % pour la baie des Mille-Vaches et de 0,3 % pour Betsiamites (Figure 5).

Les échelles de plus grande variabilité dans la proportion de sable et de la granulométrie sont identiques. Ce sont les échelles les plus grandes, soit la zone (km) pour BMV et l'échelle du quadrat (200-300 m) pour BET. Les résultats pour le pourcentage de vase sont identiques à ceux pour le pourcentage de sable, étant donné que dans nos analyses, ce qui n'est pas du sable est de la vase. L'échelle la plus fine (carotte, cm) a la plus petite contribution dans les deux baies. Pour BET, elle est inférieure à 1% et pour BMV, elle est de 13 %. La variabilité de la proportion de MO% provient principalement de l'échelle du quadrat dans le cas de BMV comme de BET (Tableau 7).

2.4.1.2 *Mya arenaria*

La baie des Mille-Vaches a une densité moyenne totale de 10,5 myes/0,25 m², avec absence totale de myes de taille commerciale. Betsiamites, par contre, a une densité totale moindre (8,8 myes/0,25 m²), avec présence de myes de taille commerciale mais dans seulement deux carottes (> 5 cm, 0,1 myes/0,25 m²) (Figure 6).

D'après l'analyse multivariée sur les données de densité par classe de taille comme pour les données sur la densité de myes de taille non-commerciale, ce qui correspond à la densité totale, la population de myes de BMV a une échelle de plus grande variabilité à l'échelle du centimètre (carotte) alors que pour Betsiamites, celle-ci est à l'échelle du quadrat (Tableau 8). Nous n'avons pas calculé la variabilité spatiale des myes de taille commerciale étant donné qu'elles ne sont présentes que dans deux carottes.

2.4.2 **Évolution des bancs de myes entre 1967-69 et 2002-09.**

2.4.2.1 Évolution de la forme des bancs de myes

La baie Blanche montre une diminution importante de la densité totale maximale de myes (59-73 myes / 0,25 m² en 1969, pour 25-40 myes / 0,25 m² en 2009) et une forte diminution de la densité maximale de myes de taille commerciale (> 5 cm) de 35-41 myes / 0,25 m² en 1969 à 4-6 myes / 0,25 m² en 2009). La surface avec une forte densité de myes montre une augmentation de sa superficie contrairement à celle des myes de taille commerciale, qui montre une diminution de sa surface et une fragmentation (Annexe 1).

Le cap Colombier montre une augmentation de la densité totale maximale de myes (32-42 myes / 0,25 m² et 45-74 myes / 0,25 m²) et une forte diminution de la densité maximale de myes de taille commerciale (> 5 cm) (17-19 myes / 0,25 m² et 1,5-3 myes / 0,25 m²) entre 1969 et 2009. La surface de plus forte densité montre un déplacement vers l'Est dans les deux cas avec une conservation de la superficie de l'aire mais une fragmentation de cette surface est visible pour les myes de taille commerciale (Annexe 1).

Tableau 7 : PERMANOVA hiérarchique sur la granulométrie, sable/vase % et la MO% (matrice euclidienne, 9999 permutations) pour la baie des Mille-Vaches et le banc de Betsiamites. Les valeurs des composantes de la variance sont incluses. * : significatif ($p < 0,05$) ; ** : significatif ($p < 0,001$). Gras = échelle spatiale participant le plus à la variabilité totale. Gris = échelle spatiale inexistante. “ - “ = échelle groupée à cause de valeurs négatives. Zo = Zone, Sta = Station, Qu = Quadrat, Res = Résidus, dl = degrés de liberté, SC = somme des carrés, Comp.Var. = composant de la variance

Source	Échelle	baie des Mille-Vaches									Betsiamites								
		Granulométrie %			Sable %			MO %			Granulométrie %			Sable %			MO %		
		dl	SC	Comp. Var. (%)	MS	Var. Comp. (%)	MS	Var. Comp. (%)	MS	Var. Comp. (%)	dl	SC	Comp. Var. (%)	MS	Var. Comp. (%)	MS	Var. Comp. (%)	MS	Var. Comp. (%)
Zo	1 km	1	90.9	41.6 *	36.4	51.5 *	6.5	15.7											
Sta(Zo)	500 m	2	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	55.9	19.4 *			
Qu(Sta(Zo))	200-300 m	12	9.8	34.5 **	2.3	34.6 **	2	48.7 **	6	38.5	97.8 **	6.2	99.1 **	26.4	65.9 **				
Res	1 cm	48	1.5	23.9	0.3	13.9	0.3	35.6	24	0.2	2.2	0.0	0.9	1.4	14.7				
Total		63								31									

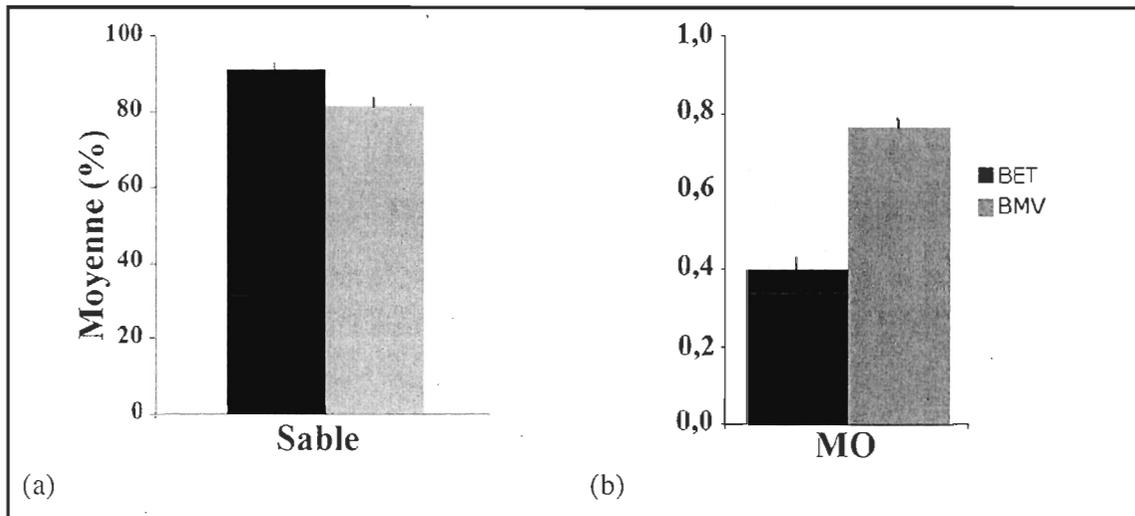


Figure 5 : Valeurs moyennes (+ erreur type) des caractéristiques du sédiment, (a) pourcentage en sable, (b) pourcentage de MO, pour la baie des Mille-Vaches (BMV, gris) et le banc de Betsiamites (BET, noir)

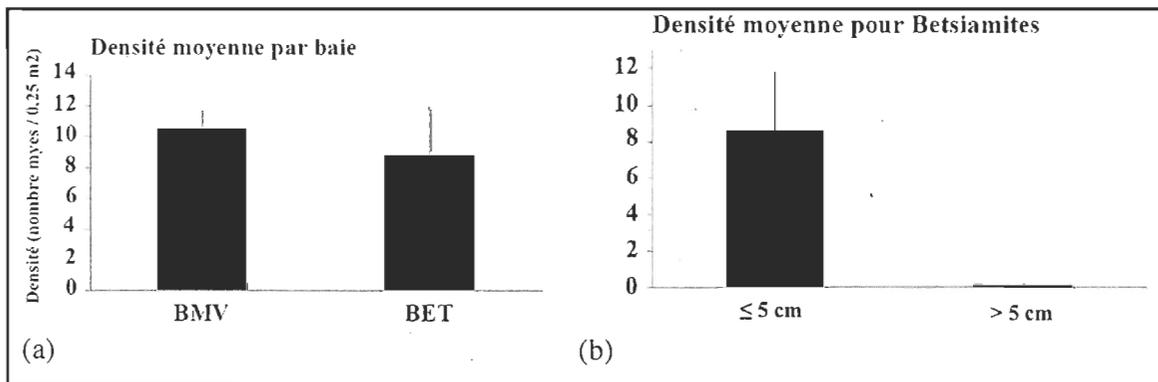


Figure 6 : (a) Densité moyenne par baie (+ erreur type) de myes, pour le banc de Betsiamites (BET) et la baie des Mille-Vaches (BMV) et (b) densité moyenne de myes de taille commerciale et de taille non-commerciale pour le banc de Betsiamites (+ erreur type).

Tableau 8 : PERMANOVA hiérarchique sur les classes de taille de mye, les myes non-commerciales et les myes commerciales (matrice de Bray-Curtis), 9999 permutations. Valeurs des composantes de la variance sont incluses. ** : significatif ($p < 0,001$), * : significatif ($p < 0,05$). Gras = échelle spatiale participant le plus à la variabilité totale. Gris = échelle spatiale inexistante. “ - “ = échelle groupée à cause de valeurs négatives. Zo = Zone, Sta = Station, Qu = Quadrat, Res = Résidus, dl = degrés de liberté, SC = somme des carrés, Comp.Var. = composant de la variance

Source	Échelle	baie des Mille-Vaches					Betsiamites							
		Par classe de taille %			Total Abond = Inf 5		Par classe de taille %			Inf 5				
		dl	SC	Comp. Var.(%)	SC	Comp. Var.(%)	dl	SC	Comp. Var.(%)	SC	Comp. Var.(%)			
Zo	1 km	0	-	-	-	-								
Sta(Zo)	500 m	2	2267	18,9	21238	21,2	0	-	-	-	-			
Qu(Sta(Zo))	200-300 m	12	901,3	39,5	** 30466	36,9	*	7	2400	89,9	**	53285	55,7	**
Res	1 cm	48	187,9	41,6	26931	41,9	**	24	269,3	10,1		30276	44,3	
Total		63						31						

Le havre Colombier montre une augmentation de la densité totale maximale par carotte de myes (5-6 myes / 0,25 m² et 6-8 myes / 0,25 m²) et une diminution de la densité maximale par carotte de myes de taille commerciale (> 5 cm) (4,5-6 myes / 0,25 m² et 1-3 myes / 0,25 m²) entre 1969 et 2009. La surface avec une forte densité de myes montre une diminution de sa superficie et un déplacement à l'ouest du havre dans les deux cas (Annexe 1).

Les îlets à Jérémie présentent une augmentation de la densité totale maximale par carotte de myes (35-48 myes / 0,25 m² et 66-122 myes / 0,25 m²) et une diminution de la densité maximale par carotte de myes de taille commerciale (> 5 cm) (22-27 myes / 0,25 m² et 5-6 myes / 0,25 m²) entre 1969 et 2009. La surface avec une forte densité de myes montre une augmentation de sa superficie entre 1969 et 2009 avec une fragmentation au niveau de la densité totale. Dans le cas des myes de taille commerciale, la surface avec une forte densité de myes montre un déplacement vers le Nord avec une conservation de sa superficie entre les deux années (Annexe 1).

2.4.2.2 Production et rendement

Les surfaces, des bancs de myes contenant des myes de taille commerciale, échantillonnées sont de 0,11 km² en 1969 et de 0,07 km² en 2009 pour la baie Blanche, de 0,082 km² en 1969 et de 0,042 km² en 2009 pour le cap Colombier, de 0,062 km² en 1969 et de 0,017 km² en 2009 pour le havre Colombier, et de 0,072 km² en 1969 et de 0,065 km² en 2009 pour les îlets à Jérémie.

Tous les bancs de myes entre les deux périodes ont évolué vers une diminution de la production et du rendement, à l'exception de la production de IJ qui augmente de 112 ± 14 g / 0,25 m² / an à 133 ± 12 g / 0,25 m² / an (production \pm erreur type). En 1968, la production allait de 18 ± 4 g / 0,25 m² / an pour HC à 112 ± 14 g / 0,25 m² / an pour IJ. En 2009, la production la plus basse est pour HC avec $11,5 \pm 5$ g / 0,25 m² / an et la plus haute pour IJ avec 133 g / 0,25 m² / an (Annexe 2).

Toutes les baies montre une diminution allant jusqu'à 6 fois le rendement de 1967-69 (CC avec 113,8 g / 0,25 m² / an en 1968 et 19,4 g / 0,25 m² / an en 2009) (Annexe 2).

2.4.2.3 Population de *Mya arenaria*

En 1969, 36 myes/0,25 m² pour BB est la densité moyenne la plus élevée ; par contre en 2009, IJ est la baie avec la densité moyenne la plus élevée avec 60 myes / 0,25 m² (Figure 7). En regardant les tests de comparaison deux à deux, IJ et BB montre des différences significatives entre années. Pour chaque baie, le nombre de myes commerciales diminue significativement en 2009 tandis que le nombre de myes non-commerciales augmente en 2009 à l'exception de BB (seuls CC et IJ ont des différences significatives) (Figure 7). La PERMANOVA sur les classes de taille présente une interaction significative entre les facteurs année et baie ($p=0,01$), ainsi que pour les myes de taille non-commerciale (<5 cm), les myes de taille commerciale (>5 cm) et la densité totale (Tableau 9).

Pour BB, les densités les plus importantes ainsi que les myes de taille commerciale sont situées principalement à l'embouchure de la baie que ce soit en 1969 qu'en 2009, one contenant plus de sable qu'à l'intérieur de la baie en 2009. Dans le cas du cap Colombier, aucune tendance nette ne se démarque pour les deux années. Dans le cas des îlets à Jérémie, les densités les plus importantes sont plutôt sur la bordure Est du banc de myes, suivant la rivière en ce qui concerne les myes de taille commerciale. La densité globale y est relativement plus homogène. Le havre Colombier montre une répartition assez homogène des myes en 2009. Les myes de taille commerciale sont présentes seulement sur la partie ouest du banc de myes, zone moins sableuse en 2009 (Annexe 2).

Les différences de densité entre myes commerciales et non-commerciales sont visibles sur les histogrammes par classe de taille. Les distributions montrent seulement un mode pour BB, CC, HC et IJ, tandis que MB montre deux modes (Figure 8). Le maximum de fréquence de densité entre 1967-69 et 2002-2009 est passé de 4-5 cm à 2-3 cm, à l'exception de MB qui ne montre aucune différence. Toutes ces différences sont

significatives d'après le test de Kolmogorov-Smirnov ainsi que pour MB. Mais les différences de MB sont situées au niveau des classes de taille 1-2 cm (Figure 8).

Tableau 9 : PERMANOVA croisée sur la densité par classe de taille de *M. arenaria* (matrice de Bray-Curtis, 9999 permutations). dl = degrés de liberté, SC = somme des carrés, P(perm) = probabilité calculée par permutation

Source	Densité par classe de taille			
	dl	SC	Pseudo-F	P(perm)
Année	1	35567,0	41,876	0,001
Baie	3	24177,0	28,466	0,001
Année x Baie	3	9540,3	11,233	0,001
Res	275	849,3		

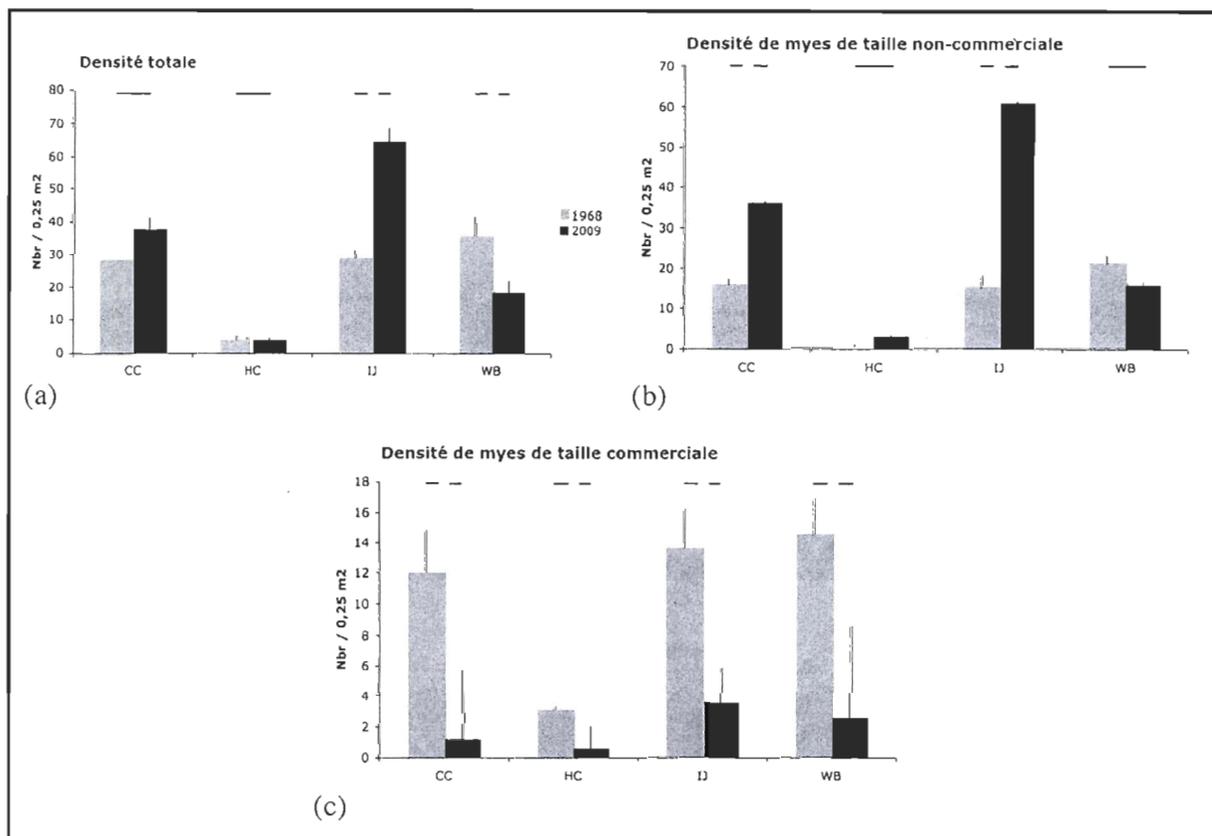


Figure 7 : (a) Densité totale, (b) densité de myes de taille non commerciale et (c) densité de mye de taille commerciale (+ erreur type) de *M. arenaria*, pour le cap Colombier (CC), le havre Colombier (HC), les îlets à Jérémie (IJ) et la baie Blanche (BB) et par année, 1969 (gris) et 2009 (noir). Résultats des tests deux à deux de la PERMANOVA (matrice euclidienne, 9999 permutations), ligne divisée : différence significative ($p < 0.05$), ligne continue : différence non significative ($p > 0.05$).

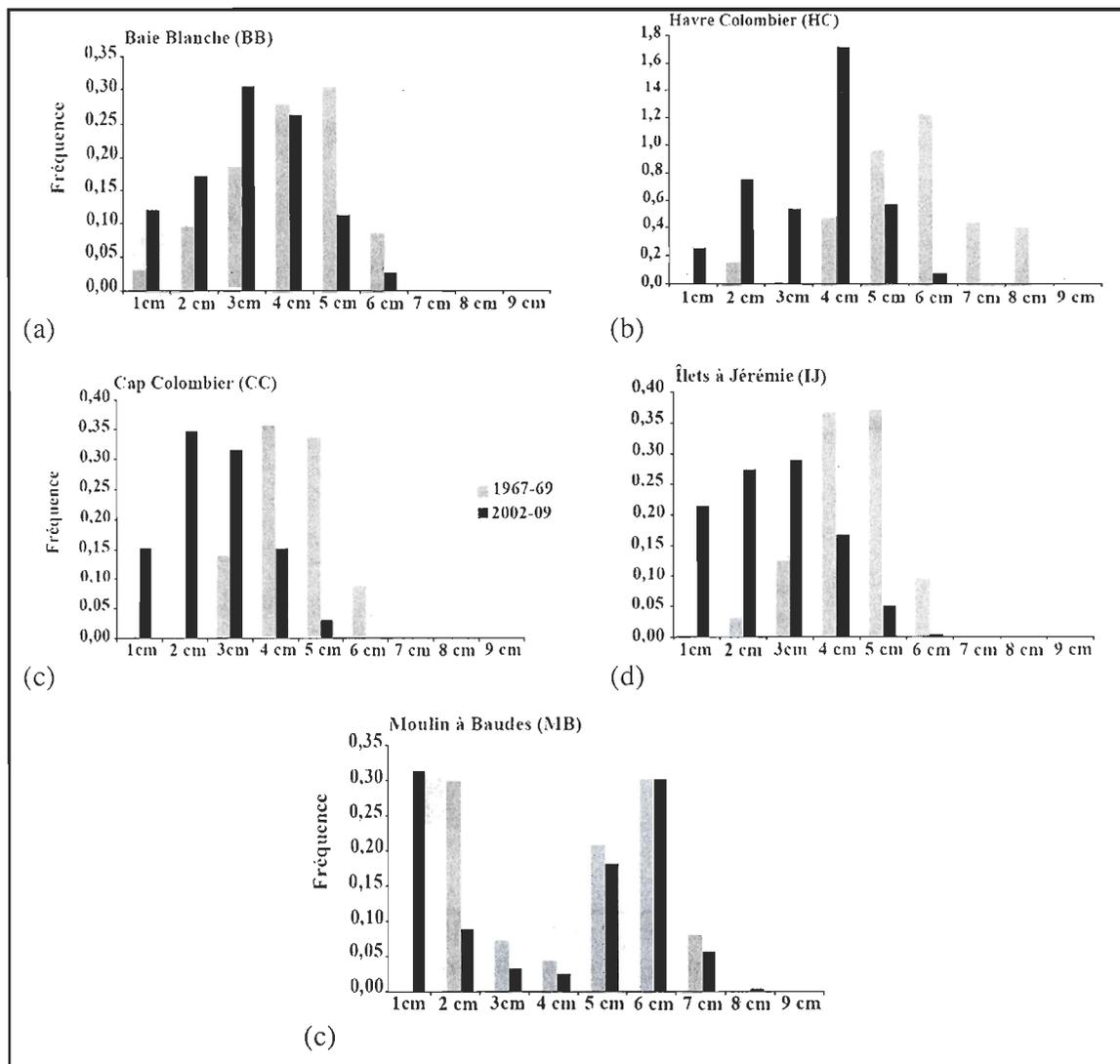


Figure 8 : Densité de myes en fréquence par classe de taille de 1 cm, par baie (a) baie Blanche, (b) havre Colombier, (c) cap Colombier, (d) îlets à Jérémie et (e) Moulin à Baudes et par année : 1967-69 (gris), 2002-09 (noir).

2.4.2.4 Variation spatiale de la population

Nous n'avons pas remarqué visuellement de différence notable entre les années sauf pour HC, où le maximum de variabilité est plus important en 2009 qu'en 1969 (Figure 9). La baie Blanche, le cap Colombier et les îlets à Jérémie montrent un maximum de variance autour de 0,3 - 0,4 km. Ce maximum est absent pour le havre Colombier dont la distance spatiale ne s'étend que jusqu'à 0,35 km (Figure 9).

2.4.2.5 Sédiment

La baie Blanche est la baie possédant les taux de vase (60%) et de MO (2,7%) les plus élevés. HC, CC et IJ possèdent des taux de vase inférieurs à 30% et sont donc principalement sableuses. Pour le taux de MO, les pourcentages vont de 0,5% (HC) à 1,5% (CC) (Figure 10). Les caractéristiques sédimentaires des baies sont significativement différentes pour le pourcentage de MO ($p = 0,01$) et pour le pourcentage de vase ($p = 0,01$). La densité totale de myes comme seulement les myes de taille commerciale ne sont pas corrélées avec le pourcentage de sable à l'exception des myes de taille commerciale de la baie Blanche et du cap Colombier avec une valeur de p proche de 0,05 pour une corrélation positive et la densité totale de myes du cap Colombier avec un p de 0,007 pour une corrélation négative (Tableau 10).

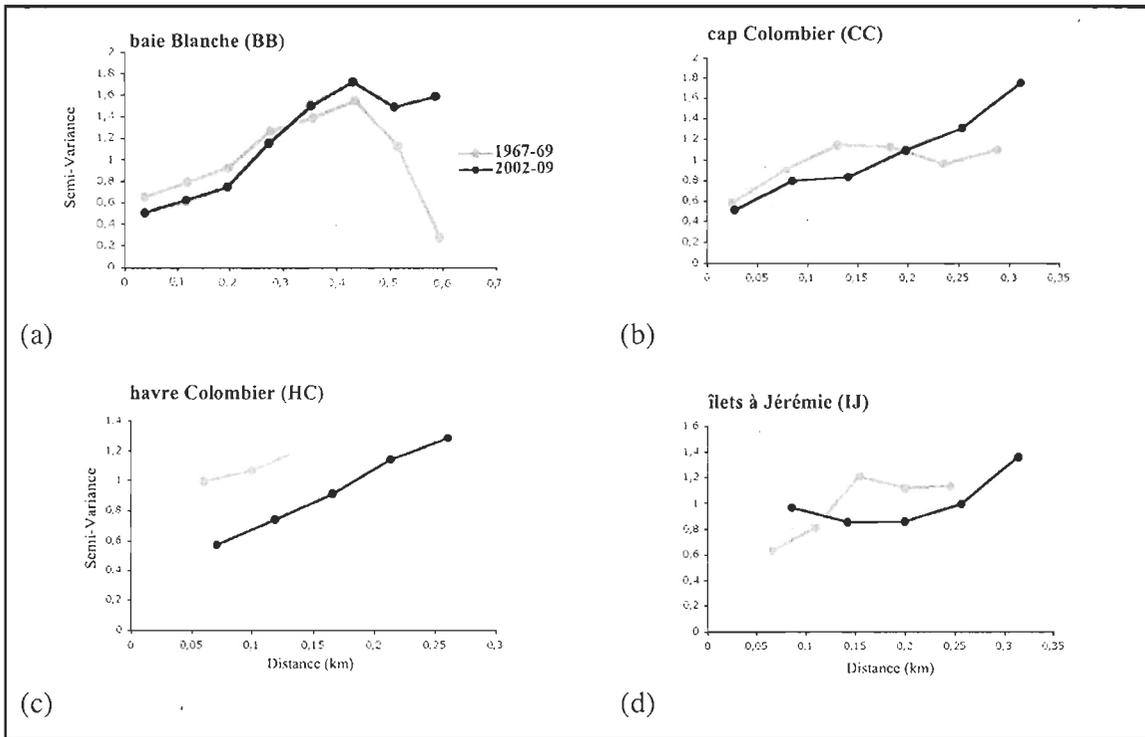


Figure 9 : Semi-Variogramme sur la densité totale de myes par carotte pour (a) la baie Blanche (BB), (b) le cap Colombier (CC), (c) le havre Colombier (HC) et (d) les îlets à Jérémie (IJ).

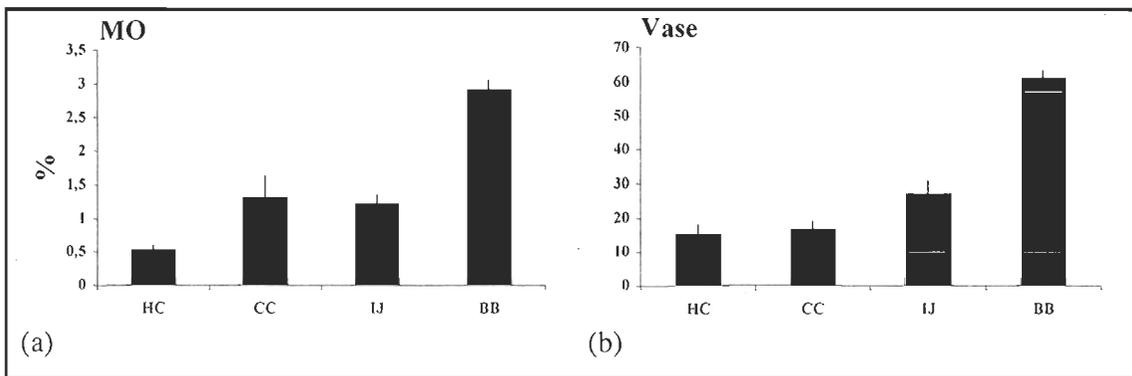


Figure 10 : Moyenne (+ erreur type) du (a) pourcentage de MO (matière organique) et du (b) pourcentage de vase, en 2009 pour la baie Blanche (BB), le cap Colombier (CC), le havre Colombier (HC) et les îlets à Jérémie (IJ).

Tableau 10 : Probabilités associées de Dutilleul (1993) aux coefficients de Pearson entre le pourcentage de sable et les variables biologiques (densité totale et myes de taille commerciale) pour la baie Blanche (BB), le cap Colombier (CC), le havre Colombier (HC) et les îlets à Jérémie (IJ). Gras = valeurs significatives $\alpha = 0,05$

	Corrélation de Dutilleul			
	BB	CC	HC	IJ
Mye > 5cm / sable	0,049	0,382	0,024	0,097
Densité / sable	0,086	0,351	0,007	0,195

2.5 DISCUSSION

Nous avons utilisé deux types de plan d'échantillonnage afin de répondre à deux questions :

Quelle est l'échelle de variabilité spatiale de la mye et du sédiment associé ?

Quelle est la réponse de la mye dans sa répartition et variabilité face à une perturbation ponctuelle, de type pêche ?

2.5.1 Variabilité spatiale de la densité de myes

L'échelle de plus grande variabilité de la densité de myes se trouve à deux échelles différentes dans les deux habitats intertidaux, l'échelle du centimètre pour la baie des Mille-Vaches et l'échelle des 200-300 mètres pour le banc de Betsiamites. L'échelle des 200-300 mètres est aussi celle, indiquée par les semi-variogrammes, même si ces résultats sont à prendre avec précaution (nous nous trouvons aux extrêmes et la relation y est plus faible). Nous ne pouvons déduire les facteurs causant ces différences car nous ne pouvons observer de relation entre le sédiment et la mye dans la baie des Mille-Vaches, étant donné

que l'échelle spatiale avec la grande variabilité dans le sédiment correspond à la plus grande échelle prise en compte dans chaque baie (kilomètre pour la baie des Mille-Vaches et 200-300 mètres pour le banc de Betsiamites). Au niveau des baies, aucune tendance dans les relations sédiment-myes n'a non plus pu être déduite. Des facteurs biotiques particuliers pourraient potentiellement jouer sur cette variabilité. D'autant plus que la variabilité de la densité de myes a déjà été étudiée et il a été montré que la variabilité était majoritairement à l'échelle des 100-200 mètres (Thrush *et al.*, 1991 ; Günther, 1992), une échelle spatiale inférieure à la notre mais qui n'est pas celle du centimètre.

En considérant que l'échelle spatiale de plus grande variabilité de la mye est de 200-300 mètres, le plan d'échantillonnage systématique suit un pas de taille inférieure. Nous observons donc la variabilité intra et inter bancs. Il est probable d'après les cartes de répartition des myes, que cette échelle corresponde à la superficie d'un banc de mye.

La variabilité inter-gisement est importante spatialement, de manière saisonnière et annuelle (Lamoureux, 1977 ; Roseberry, 1988 ; Brulotte et Giguère, 2003 ; Giguère *et al.*, 2007), alors même si nous pouvons émettre des suppositions sur les échelles spatiales, nous pourrions bien trouver des résultats différents en retournant échantillonner ces mêmes baies. Ces variations peuvent être aussi dues à l'échantillonnage (Emerson et Grant, 1991 ; Giguère *et al.*, 2007 ; Chapman *et al.*, 2010). Il est important de garder ces variations spatiales et temporelles en mémoire, car elles peuvent affecter nos conclusions.

2.5.2 Évolution des bancs de myes entre 1967-69 et 2002-2009

Après une période de 40 ans, nous avons observé une modification au niveau de quatre gisements de *Mya arenaria* de la côte nord, la baie Blanche, le cap Colombier, le havre Colombier et les îlets à Jérémie. La densité des myes de taille commerciale montre une diminution dans les quatre baies. Nous observons aussi une augmentation des individus de taille inférieure à 51 mm et une diminution du rendement. Ces observations correspondent aux effets de la pêche (Rochet et Trenkel, 2003). En effet, la pêche à la mye a

été pratiquée dans toutes les baies étudiées, annuellement (le cap Colombier et les îlets à Jérémie) ou de manière discontinue (le havre Colombier) entre 2003 (année de début de suivie des taux de capture) et 2008. Le poids de capture a aussi nettement diminué pendant cette période (MPO, 2008). La baie Blanche, bien que fermée à la pêche commerciale, est soumise à une cueillette récréative pour des raisons de dépurations (Brulotte, MPO, communication personnelle). Cette évolution des gisements est similaire à celle observée pour les autres de la Haute-Côte-Nord, (MPO, 2008). Cela pourrait alors être une raison notable des modifications observées au niveau des bancs de myes comme l'ont déjà fait remarquer Giguère *et al.* (2008) et Brulotte (MPO, communication personnelle).

Un point supplémentaire, appuyant notre hypothèse, est la comparaison avec la baie du Moulin à Baudes qui est fermée à la pêche depuis 1991 (Giguère *et al.*, 2008). Le rendement et la distribution par classe de taille du Moulin à Baudes ne montrent pas de différences notables (Giguère *et al.*, 2008). La différence de mode au niveau des myes de 1-2 cm peut être causée par l'utilisation d'un tamis différent. Cette baie a par contre une particularité vis à vis des autres qui est la présence de deux modes plutôt qu'un seul. Cette particularité a aussi été observée dans la baie des Chevaux et l'Anse Noire pour la Haute-Côte-Nord et les Îlets d'Amours et la batture de Tobin pour la rive Sud (Giguère *et al.*, 2007, 2008). Le minimum, observé entre les deux maxima, laisse à penser qu'un problème dans le recrutement est survenu pendant quelques années, celui-ci étant très variable (Ripley et Caswell, 2006) ou alors qu'une mortalité importante due à une perturbation de la batture a entraîné la mort des jeunes myes (3-4 cm) ou bien encore à une prédation sélective présente seulement dans certains bancs (Brulotte, MPO, communication personnelle). La raison précise de ces deux modes n'est pas encore établie.

Nous avons aussi observé des signes de fragmentation des bancs de myes dans deux baies (le cap Colombier et la baie Blanche) et un déplacement des bancs vers des zones au temps d'émergence plus court (le cap Colombier, les îlets à Jérémie et le havre Colombier). Bien que n'ayant pas de données d'altitude, nous avons visuellement à chaque échantillonnage pu observer la descente de la marée, ce qui nous permet d'en discuter. La

pêche pourrait être responsable du déplacement des gisements vers les zones ayant un temps d'immersion plus long. En effet, hormis une pression de pêche potentielle plus importante dans les zones à temps d'émersion plus long, lors de la pêche à la mye, le sédiment en place est perturbé. Les myes peuvent être brisées ou peuvent affleurer à la surface du sédiment, leur temps d'enfoncement restant relativement faible (Giguère *et al.*, 2004). Si les myes sont à la surface, la prédation, par les oiseaux et par la plie rouge (*Pseudopleuronectes americanus*), sera probablement un facteur important de la mortalité des coquillages (Lamoureux, 1977 ; Thrush *et al.*, 1994 ; Beal, 2006). Les myes vont alors être retrouvées plus probablement dans les zones à taux d'émersion plus court. Il faut ajouter que l'effort de pêche n'est pas homogène sur toute la baie et peut être concentré sur certaines zones de la baie. Un pêcheur possède un déplacement limité dans ces baies, les déplacements étant la majorité du temps difficiles en raison du sédiment vaseux présent. Il aura alors tendance se restreindre sur une zone restreinte avec présence de myes de taille commerciale. Ces déplacements limités peuvent expliquer la fragmentation dans la répartition des myes de taille légale dans certaines des baies. L'addition de toutes ces observations rend la pêche comme étant la perturbation la plus probable responsable de ces modifications au cours des quarante dernières années

Nous n'avons, par contre, pas trouvé de différences évidentes dans la variabilité spatiale de la mye au sein des baies pour les deux périodes. Des différences existent peut-être mais nous n'avons pas pu les mesurer. Nous ne pouvons donc pas corroborer l'hypothèse d'une augmentation de la variabilité de la densité de mye en raison de la présence d'une perturbation ponctuelle.

2.5.3 Synthèse de la situation de chaque baie

Nous avons synthétisé l'état de chaque banc de myes afin de donner les informations nécessaires au recensement.

2.5.3.1 La baie Blanche

La baie Blanche est une baie relativement fermée et majoritairement composée de sédiment vaseux avec une forte concentration en matière organique, comparativement aux autres baies. Les myes de taille commerciale y sont corrélées positivement avec la teneur en sable du sédiment. Le sable permet de diminuer la densité du sédiment et alors permet aux myes d'atteindre des tailles plus importantes (Swan, 1952 ; Giguère *et al.*, 2008). La surface de forte densité de mye de taille commerciale montre une diminution de sa superficie ainsi qu'une diminution importante en densité en 40 ans. Cette diminution est suivie par une diminution de la densité de myes de taille non commerciale. De ces diminutions, nous observons le passage du mode de distribution de 5 cm à 3 cm et une diminution de la production et du rendement du gisement. La zone avec les fortes présences de myes de taille commerciale montre aussi des signes de fragmentation.

2.5.3.2 Le cap Colombier

Le sédiment du cap Colombier est composé à plus de 80 % de sable. La surface de forte densité totale montre une conservation de sa superficie avec un déplacement à l'est de la baie, zone où la période d'émersion est plus courte. La densité totale moyenne montre une augmentation. La densité des myes de taille commerciale montre par contre une forte diminution avec une fragmentation du gisement. Cette diminution s'est traduite par le passage du mode de distribution de 4 cm à 2 cm et par une diminution de la production et du rendement du gisement.

2.5.3.3 Le havre Colombier

Le sédiment du havre Colombier est celui qui comporte la plus faible proportion de vase et celle-ci est située principalement à l'ouest de celui-ci. Les surfaces de forte densité totale et de myes de taille commerciale montre une diminution de leur superficie avec un déplacement à l'ouest de la baie. Les myes de taille commerciale du havre Colombier sont les seules à être corrélées négativement au pourcentage de sable, bien que d'après Poulton *et al.* (2003) et Giguère *et al.* (2008), les myes de grande taille sont plus présentes dans les

sédiments contenant le plus de sable. La densité totale moyenne montre une augmentation. La densité des myes de taille commerciale montre par contre une diminution entre les deux années. Cette densité est marquée par le passage du mode de distribution de 6 cm à 4 cm et par une diminution de la production et du rendement du gisement.

2.5.3.4 Les îlets à Jérémie

Le sédiment est composé principalement de vase dans la partie centrale de la zone et de sable dans les parties nord et sud. Sur la bordure Est du gisement, une rivière circule. Les myes de taille commerciale sont principalement présentes dans les zones plus sableuses du gisement, principalement le long de la rivière. La courbe de distribution montre un décalage du mode de 5 cm à 3 cm. La surface de forte densité totale montre une forte augmentation avec une fragmentation ainsi qu'une augmentation de densité de myes de taille non commerciale. La densité de myes de taille commerciale a par contre fortement diminué bien que conservant une superficie de la zone de densité maximale identique. Celui-ci s'est déplacé vers le Nord de la baie. Cette baie est la seule à montrer une augmentation de sa production.

2.6 CONCLUSION

L'échelle de plus grande variabilité spatiale de la mye est située autour de 200-300 mètres et nous n'avons pas pu observer de relation claire entre le sédiment et *Mya arenaria*. Pendant la période d'étude, les bancs de myes de la Haute-Côte-Nord ont évolué vers des myes d'une taille moyenne inférieure à celles des années précédentes et donc d'un rendement et d'une production moindre, similairement à ceux recensés par Giguère *et al.* (2008), en raison de la présence de la pêche à pied. La variabilité spatiale ne semble, par contre, pas avoir été affectée par la pêche. Cette hypothèse est peut-être valide pour des études sur la communauté du type du chapitre un. Il est donc difficile d'utiliser cette hypothèse comme un outil de diagnostic car les effets peuvent différer suivant le type de perturbation et les espèces (Salt, 1979 ; Sousa, 1980 ; Barbour *et al.*, 1996 ; Kaiser *et al.*,

2001). Il serait intéressant de regarder la variabilité spatiale de la communauté associée et de la comparer avec d'autres zones non exploitées.

Au niveau de la diminution des myes de taille légale, Botsford *et al.* (1997) ont montré que les méthodes traditionnelles de gestion des pêcheries (quotas de pêche, limites de taille, choix des outils de prélèvement, période d'ouverture) ne sont pas suffisantes au maintien des stocks. Une rotation des aires d'ouverture et de fermeture, comme c'est aussi le cas des gisements de la Haute-Côte-Nord, serait une méthode plus efficace pour la conservation des stocks présents et le renouvellement de la population (ex : Fogarty et Murawski, 1998 pour les stocks de poissons). Effectuer une surveillance régulière de ces gisements au vu de la diminution de la taille moyenne afin de veiller à la présence d'un recrutement semble un point important à la conservation de la ressource.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Notre analyse de la variabilité spatiale a mis en avant des points importants. Ceux-ci concernent d'une part les facteurs influençant la répartition spatiale des organismes et d'autre part, les moyens à mettre en œuvre pour étudier ces mêmes organismes. La variabilité et la répartition spatiales sont analysées, ici, non seulement à différentes échelles spatiales mais également dans un cadre temporel, pour plusieurs paramètres qui sont : indices de biodiversité ; densité des communautés ; densité d'une espèce unique ; densité par traits de vie ; caractéristiques du sédiment.

La variabilité de la densité des organismes de la communauté est dépendante de l'habitat. L'échelle à laquelle la variabilité de la densité des organismes est la plus élevée diffère selon les habitats. Nous avons montré ici une tendance qui se traduit par :

(1) les communautés des habitats intertidaux montrent une plus grande variabilité dans la répartition des espèces à des échelles comprises entre 200 m et 1 km ;

(2) les communautés des habitats profonds montrent une plus grande variabilité à une échelle locale, le centimètre.

Ces résultats pour l'habitat profond sont similaires à ceux de la littérature (Jumars, 1976 ; Belley *et al.*, 2010 ; Fonseca *et al.*, 2010). Pour le milieu intertidal meuble, les résultats varient suivant les régions étudiées (Fraschetti *et al.*, 2005 et références à l'intérieur). Ainsi, la variabilité de la densité totale peut être plus importante à l'échelle spatiale du mètre dans le nord de la Suède ou de la dizaine de mètres en Toscane, Italie (Norèn et Lindegarth, 2004 ; Tataranni et Lardicci, 2009), alors que nous avons trouvé ici une variabilité plus importante à l'échelle de la centaine de mètres dans l'estuaire du Saint-Laurent.

Lors de la comparaison de la variabilité des indices de biodiversité, les résultats diffèrent. En effet, dans notre étude, nous avons une variabilité de l'indice de Shannon-Wiener plus importante à l'échelle du centimètre et une variabilité de l'abondance totale plus importante à l'échelle de la centaine de mètres. Nos résultats sont en accord avec les observations effectuées par Archambault et Bourget, (1996). Ces derniers ont été les premiers à montrer pour le milieu benthique, que des paramètres de structure des communautés, aussi importants que l'abondance et la diversité, ne peuvent être représentés adéquatement par les mêmes données d'échantillonnage pour en obtenir une représentation juste.

L'analyse de la variabilité de la densité par type de mode d'alimentation montre que celui-ci joue un rôle sur les relations qu'entretiennent les espèces entre elles et avec leur environnement. Ainsi, une espèce prédatrice, qui sera dans la majorité des cas motile, dépendra de ces proies alors qu'une espèce non-motile et non prédatrice aura sa répartition plutôt influencée par la nature du substrat à une échelle locale (Rule et Smith, 2005 ; Underwood et Chapman, 1996). En revanche, pour les espèces motiles, nous pourrions supposer que l'environnement a un effet sur leur répartition à une échelle régionale. En effet, les faibles variations spatiales des conditions environnementales à une échelle locale ne les influencent que faiblement. Par contre à une échelle régionale, les conditions environnementales varient plus fortement, influençant dans ce cas l'établissement de l'espèce. Nos résultats sont à l'opposé de ces observations. *Mya arenaria*, espèce dépendante du sédiment, a un comportement différent dans des habitats intertidaux relativement similaires et sa densité ne montre pas de corrélation franche avec le sédiment. Dans toutes les baies où nous avons constaté cette absence de corrélation avec le sédiment, la mye est exploitée par la pêche à pied. Pour récolter les pêcheurs bêchent le sédiment (MPO, 2008). Ainsi les modifications engendrées par le bêchage pourraient masquer le lien entre la densité de la mye et le sédiment.

Dans les zones intertidales, l'altitude est également un facteur abiotique important. Ce paramètre joue sur la durée d'émersion que subissent les organismes. De ce fait, il est

un facteur déterminant pour l'établissement et la survie d'une espèce. Dans ce mémoire, nous ne l'avons pas étudié en raison d'un manque de temps. Mais celui-ci aurait pu expliquer une partie de la variation observée dans notre étude. Ce facteur devrait être pris en compte dans des études futures.

L'étude de la population de la mye a mis en évidence des modifications sur la période de temps étudiée. Ces modifications sont similaires à celles causées par des perturbations par prélèvement. Ces modifications se traduisent par un changement de mode vers des classes de taille plus petite et une diminution de la biomasse, de la production et du rendement. L'exploitation de la mye par une pêche à pied commerciale est la cause de ces modifications. Une autre modification causée par la pêche est la concentration de la mye dans des zones où la pression de perturbation est moindre. La densité de myes est la plus forte dans les zones immergées plus longtemps. Par contre, la variabilité spatiale de la densité de mye ne semble pas avoir été affectée par cette perturbation ponctuelle qu'est la pêche à pied, au long des quarante dernières années. Ces résultats sont opposés à ceux émis à partir de l'hypothèse de départ : la variabilité spatiale devrait augmenter suite à une perturbation ponctuelle (Caswell et Cohen, 1991 ; Chapman *et al.*, 1995 ; Cervin *et al.*, 2004 ; Terlizzi *et al.*, 2005a, 2005b, ; Séguin et Archambault, soumis). Cette hypothèse ne serait applicable que sous certaines conditions ; la condition principale serait que l'analyse doit se faire sur la communauté entière. Il semble donc difficile d'utiliser cet outil de diagnostic dans le cas d'une perturbation, car les effets semblent différer suivant le type de perturbation et probablement suivant les espèces (Salt, 1979 ; Sousa, 1980 ; Barbour *et al.*, 1996 ; Kaiser *et al.*, 2001).

Les plans d'échantillonnage analysent la variabilité spatiale de deux manières, l'une avec un même grain (unité d'échantillonnage) couplé à un changement d'extension (superficie d'échantillonnage, distance entre échantillons) et l'autre où le grain et l'extension changent. L'intérêt d'utiliser un échantillonnage avec un même grain est qu'il permet d'observer le comportement d'une communauté à travers les échelles spatiales sans que l'unité d'échantillonnage influe sur le résultat. Par exemple, Underwood et Chapman

(1996) ont échantillonné des quadrats consécutifs le long de transects d'une centaine de mètres de longueur. Ils ont calculé la variabilité de la densité des organismes entre quadrats séparés de différentes distances à l'aide de semi-variogrammes. À l'opposé le plan d'échantillonnage hiérarchique utilisé ici fait varier les deux paramètres. Un plan de ce genre permet d'échantillonner sur une large gamme d'échelles spatiales sans que l'effort d'échantillonnage ne soit trop important. À petite échelle, nous avons majoritairement un changement d'extension, alors qu'à large échelle, nous avons un changement de grain.

La comparaison de nos résultats avec la littérature montre que de fortes disparités existent : différences suivant les habitats et les échelles spatiales prises en compte; différences entre les indices utilisés (Fraschetti *et al.*, 2005 et références à l'intérieur). Il serait intéressant de poursuivre en effectuant d'autres études utilisant les mêmes échelles spatiales dans plusieurs types d'habitat. Mais lors de ces comparaisons, il serait important de qualifier la composition du substrat (rocheux, sédimentaire, granulométrie etc.), en parallèle des variables biotiques.

Un point intéressant serait d'étudier la variabilité d'une communauté dans deux ou plus habitats où la variabilité du sédiment et ses caractéristiques sont très similaires. Cet axe de recherche permettrait de définir si le facteur abiotique prime sur les facteurs biotiques et sur la composition de la communauté.

En termes d'étude de perturbations, les résultats sont opposés à l'hypothèse d'une augmentation de la variabilité de la communauté face à une perturbation ponctuelle. Il pourrait être intéressant d'étudier la biodiversité présente, sa répartition et sa variabilité spatiale et de la comparer entre baies où l'effort de pêche est différent voir absent.

Pour finir, cette étude montre qu'il est important de considérer la variabilité à travers les échelles spatiales et pour des espèces différentes, afin d'avoir la possibilité de comprendre les écosystèmes.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Allen, T. F. H. and T. W. Hoekstra (1991). Role of heterogeneity in scaling of ecological systems under analysis. In: Kolasa J., S.T.A. Pickett (Eds.), *Ecological Heterogeneity*, Springer-Verlag, New York, pp. 47-68.
- Allen, T. F. H. and T. B. Starr (1982). *Hierarchy: Perspectives for Ecological Complexity*. I. U. o. C. Press, Chicago.
- Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* **26**(32-46).
- Anderson, M. J. (2008). Animal-sediment relationships re-visited: Characterising species' distributions along an environmental gradient using canonical analysis and quantile regression splines. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **366**(1-2): 16-27.
- Archambault, P. and E. Bourget (1996). Scales of coastal heterogeneity and benthic intertidal species richness, diversity and abundance. *Marine Ecology Progress Series* **136**: 111-121.
- Armonies, W. (2000). On the spatial scale needed for benthos community monitoring in the coastal North Sea. *Journal of Sea Research* **43**: 121-133
- Barbour, M. T., J. Gerritsen, G. E. Griffith, R. Frydenborg, E. McCarron, J. S. White and M. L. Bastian (1996). A framework for biological criteria for Florida streams using benthic macroinvertebrates. *Journal of the north American Benthological Society* **15**: 185-211.
- Barros, F., C. A. Borzone and S. Rosso (2001). Macroinfauna of six beaches near Guaratuba Bay. Southern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* **44**: 351-364.
- Barry, J. P. and P. K. Dayton (1991). Physical heterogeneity and the organization of marine communities. *Ecological Studies* **86**: 270-320.

- Beal, B. F. (2006). Relative importance of predation and intraspecific competition in regulating growth and survival of juveniles of the soft-shell clam, *Mya arenaria* L., at several spatial scales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **336**: 1-17.
- Belley, R., P. Archambault, B. Sundby, F. Gilbert and J.-M. Gagnon (2010). Effects of hypoxia on benthic macrofauna and bioturbation on the Estuary and Gulf of St. Lawrence, Canada. *Continental Shelf Research* **30**: 1302-1313.
- Benedetti-Cecchi, L., I. Bertocci, F. Micheli, E. Maggi, T. Fosella and S. Vaselli (2003). Implications of spatial heterogeneity for management of marine protected areas (MPAs): examples from assemblages of rocky coasts in the northwest Mediterranean. *Marine Environmental research* **55**: 429-458.
- Bevilacqua, S., S. Frascetti, A. Terlizzi and F. Boero (2009). The use of taxonomic distinctness indices in assessing patterns of biodiversity in modular organisms. *Marine Ecology* **30**: 151-163 pp.
- Bishop, M. J., A. J. Underwood and P. Archambault (2002). Sewage and environmental impacts on rocky shores: necessity of identifying relevant spatial scales. *Marine Ecology Progress Series* **236**: 121-128.
- Botsford, L. W., J. C. Castilla and C. H. Peterson (1997). The management of fisheries and marine ecosystems. *Science* **277**: 509-515.
- Bourque, M. (2007). Variabilité spatio-temporelle de la macrofaune endobenthique du Saint-Laurent (Québec, Canada) au cours d'un événement hypoxique. Master. Rimouski, Université du Québec à Rimouski.
- Brey, T. and A. Clarke (1993). Population dynamics of marine benthic invertebrates in Antarctic and subantarctic environments: are there unique adaptations? *Antarctic Science* **5** 3: 253-266.
- Broitman, B. R. and B. P. Kinlan (2006). Spatial scales of benthic and pelagic producer biomass in a coastal upwelling ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* **327**: 15-25 pp.

- Brulotte, S. and M. Giguère (2003). Évaluation d'un gisement de mye commune (*Mya arenaria*) de l'embouchure de la rivière Mingan, Québec. *Rapport technique canadien des sciences halieutiques et aquatiques* **2511**: xi + 58 p.
- Brulotte, S., M. Giguère, S. Brillon and F. Bourque (2006). Évaluation de cinq gisements de mye commune (*Mya arenaria*) aux Îles-de-la-Madeleine, Québec. de 2000 à 2003. *Rapport technique canadien des sciences halieutiques et aquatiques* **2640**: xii + 92 p.
- Bunnell, F. L. and D. J. Huggard (1999). Biodiversity across spatial and temporal scales: problems and opportunities. *Forest Ecology and Management* **115**: 113-126.
- Canadian hydrographic service (2008, revised on July, 8th 2008). "Fisheries and Ocean Canada." from <http://www.lau.chs-shc.gc.ca>.
- Caswell, H. and J. E. Cohen (1991). Communities in patch environments: a model of disturbance, competition, and heterogeneity. In: Kolasa J., S.T.A. Pickett (Eds.), *Ecological Heterogeneity*, Springer-Verlag, New York, pp. 97-122.
- Cervin, G., M. Lindegarth, R. M. Viejo and P. Aberg (2004). Effects of small scale disturbance of canopy and grazing on intertidal assemblages on the Swedish west coast. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **302**(1): 35-49.
- Chapman, M. G. and T. J. Tolhurst (2007). Relationships between benthic macrofauna and biogeochemical properties of sediments at different spatial scales and among different habitats in mangrove forests. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **343**: 96-109 pp.
- Chapman, M. G., T. J. Tolhurst, R. J. Murphy and A. J. Underwood (2010). Complex and inconsistent patterns of variation in benthos, micro-algae and sediment over multiple spatial scales. *Marine Ecology Progress Series* **398**: 33-47.
- Chapman, M. G. and A. J. Underwood (2008). Scales of variation of gastropod densities over multiple spatial scales: comparison of common and rare species. *Marine Ecology Progress Series* **354**: 147-160.
- Chapman, M. G., A. J. Underwood and G. A. Skilleter (1995). Variability at different spatial scales between a subtidal assemblage exposed to the discharge of sewage

- and two control assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **189**: 103-122.
- Clarke, K. R. and R. N. Gorley (2006). *PRIMER v6: user manual/tutorial*. Plymouth, PRIMER-E.
- Comitato, J. A., S. Como, B. M. Grupe and W. E. Dow (2008). Species diversity in the soft-bottom intertidal zone: biogenic structure, sediment, and macrofauna across mussel bed spatial scales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **366**(1-2): 70-81.
- Connell, J. H. (1972). Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Annual Review of Ecology and Systematics* **3**: 169-192.
- Cushman, S. A. and K. McGarigal (2004). Hierarchical analysis of forest bird species-environment relationships in the Oregon Coast range. *Ecological Applications* **14**(4): 1090-1105.
- Dionne, J.-C., J.-M. M. Dubois and P. Bernatchez (2004). La terrasse Mitis à la Pointe de Mille-Vaches (péninsule de Portneuf), rive nord de l'estuaire maritime du Saint-Laurent: nature des dépôts et évolution du niveau marin relatif à l'holocène. *Géographie Physique et Quaternaire* **58**(2-3): 281-295.
- Dutilleul, P., P. Clifford, S. Richardson and H. D. (1993). Modifying the t test for assessing the correlation between two spatial processes. *Biometrics* **49**(1): 305-314.
- El-Sabh, M. (1979). The lower St. Lawrence estuary as a physical oceanographic system. *Naturalist Canadian* **106**: 55-73.
- Ellis, J. I., A. Norkko and S. F. Thrush (2000). Broad-scale disturbance of intertidal and shallow sublittoral soft-sediment habitats; effects on the benthic macrofauna. *Journal of Aquatic Ecosystem Stress and Recovery* **7**: 57-74.
- Emerson, C. W. and J. Grant (1991). The control of soft-shell clam *Mya arenaria* recruitment on intertidal sandflats by bedload sediment transport. *Limnology and Oceanography* **36**: 1288-1300.

- Fletcher, D. J. and A. J. Underwood (2002). How to cope with negative estimates of components of variance in ecological field studies. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **273**: 89-95.
- Fogarty, M. J. and S. A. Murawski (1998). Large-scale disturbance and the structure of marine systems: fishery impacts of Georges Bank. *Ecological applications* **8**: S6-S22.
- Fonseca, G., T. Soltwedel, A. Vanreusel and M. Lindegarth (2010). Variation in nematode assemblages over multiple spatial scales and environmental conditions in Arctic deep seas. *Progress in Oceanography* **84**: 174-184.
- Fortin, M.-J. and M. R. T. Dale (2005). *Spatial analysis: a guide for ecologists*. Cambridge, UK, Cambridge University Press.
- Frank, J. and J. Massey (1951). The Kolmogorov-Smirnov test for goodness of fit. *Journal of the American Statistical Association* **46**(253): 68-78 pp.
- Fraschetti, S., A. Terlizzi and L. Benedetti-Cecchi (2005). Patterns of distribution of marine assemblages from rocky shores: evidence of relevant scales of variation. *Marine Ecology Progress Series* **296**: 13-29 pp.
- Fraschetti, S., A. Terlizzi, S. Bevilacqua and F. Boero (2006). The distribution of hydroids (Cnidaria, Hydrozoa) from micro- to macro-scale: spatial patterns on habitat-forming algae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **339**: 148-158.
- Fujii, T. (2007). Spatial patterns of benthic macrofauna in relation to environmental variables in an intertidal habitat in the Humber estuary, UK: Developing a tool for estuarine shoreline management. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **75**: 101-119.
- Giguère, M., S. Brulotte, M. Boudreau and M.-F. Dréan (2008). Évaluation de huit gisements de mye commune (*Mya arenaria*) de la rive nord de l'estuaire du Saint-Laurent de 2002 à 2008. *Rapport technique canadien des sciences halieutiques et aquatiques* **2821**: x + 91 p.
- Giguère, M., S. Brulotte and F. Hartog (2007). Évaluation de quelques gisements de mye commune (*Mya arenaria*) de la rive sud de l'estuaire du Saint-Laurent en 2005 et

2006. *Rapport technique canadien des sciences halieutiques et aquatiques* **2738**: xi + 107 p.
- Giguère, M., S. Brulotte and D. Leblanc (2004). Aperçu de l'exploitation de la mye commune (*Mya arenaria*) entre le rivièrè Betsiamites et Baie-trinité, Côte-Nord, Québec. *Rapport technique canadien des sciences halieutiques et aquatiques* **2539**: viii + 31 p.
- Gilbert, D. (2004). Propagation of temperature signals from the northwest Atlantic continental shelf edge into the Laurentian Channel. *ICES Journal of Marine Science* **7**.
- Gray, J. S. (1974). Animal-sediment relationships. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* **12**: 223-261.
- Gray, J. S. (1981). *The ecology of marine sediments*, Cambridge University Press.
- Gray, J. S. (1997). Marine biodiversity: patterns, threats and conservation needs. *Biodiversity and Conservation* **6**: 153-175.
- Gray, J. S. (2000). The measurement of marine species diversity, with an application to the benthic fauna of the Norwegian continental shelf. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **250**(1-2): 23-49.
- Griffin, J. N., S. R. Jenkins, L. Gamfeldt, D. Jones, S. J. Hawkins and R. C. Thompson (2009). Spatial heterogeneity increases the importance of species richness for an ecosystem process. *Oikos* **118**: 1335-1342.
- Günther, C. P. (1992). Settlement and recruitment of *Mya arenaria* L. in the Wadden sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **159**: 203-215.
- Isaacs, E. and R. M. Srivastava (1989). *An Introduction to Applied Statistics*. New York, Oxford University Press.
- Jenks, G. F. (1967). The data model concept in statistical mapping. *International Yearbook of Cartography* **7**: 186-190.

- Jumars, P. A. (1976). Deep-sea species diversity: does it have a characteristic scale ? *Journal of Marine Research* **34**: 217-246.
- Kaiser, M. J., G. Broad and S. J. Hall (2001). Disturbance of intertidal soft-sediment benthic communities by cockle hand ranking. *Journal of Sea Research* **45**: 119-130 p.
- Lamoureux, P. (1977). Estimation des stocks commerciaux de myes (*Mya arenaria* L.) au Québec - Biologie et aménagement des pêcheries. *Cahiers d'information* **78**: 109 pp.
- Lavoie, R. (1969). Inventaire des populations de mye commune (*Mya arenaria*) de Grandes-Bergeronnes à Portneuf-sur-mer, été 1968. *Station Biologique Marine de Grande Rivière Rapport Annuel 1968*: 103-118.
- Lavoie, R. (1970). Inventaire des populations de coques (*Mya arenaria*) de Forestville-Papinachois, été 1969. *Station Biologique Marine de Grande Rivière Rapport Annuel 1969*: 107-125.
- Legendre, P. (1993). Spatial autocorrelation: Trouble or new paradigm ? *Ecology* **74**(6): 1659-1673.
- Legendre, P. and L. Legendre (1983). *Numerical Ecology*. Amsterdam, Elsevier Scientific.
- Legendre, L. and P. Legendre (2000). *Numerical ecology: Developments in Environmental Modeling*. Amsterdam, Elsevier Science.
- Legendre, P. and F. M.-J. (1989). Spatial pattern and ecological analyses. *Vegetation* **80**: 107-138.
- Levin, S. A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology: the Robert H. MacArthur Award lecture. *Ecology* **73**(6): 1943-1967.
- Levin, S. A. (1994). Patchiness in marine and terrestrial systems: from individual to populations. *Philosophical Transactions of Royal Society of London B* **343**: 99-103.
- Levin, S. A., J. E. Dushoff and J. E. Keymer (2001). Community assembly and the emergence of ecosystem pattern. *Scientia Marina* **65**(2): 171-179.

- Levinton, J. S. (1972). Stability and trophic structure in deposit-feeding and suspension feeding-communities. *American Naturalist* **106**: 472-386.
- Lindgarth, M., C. André and P. R. Jonsson (1995). Analysis of the spatial variability in abundance and age structure of two infaunal bivalves, *Cerastoderma edule* and *C. lamarcki*, using hierarchical sampling programs. *Marine Ecology Progress Series* **116**: 85-97.
- Liuzzi, M. G. and J. L. Gappa (2008). Macrofaunal assemblages associated with coralline turf: species turnover and changes in structure at different spatial scales. *Marine Ecology Progress Series* **363**: 147-156.
- MacQueen, J. (1967). Some methods for classification and analysis of multivariate observations. *Berkeley Symposium* **5th**: 281-297.
- Martins, G. M., R. C. Thompson, S. J. Hawkins, A. I. Neto and S. R. Jenkins (2008). Rocky intertidal community structure in oceanic islands: scales of spatial variability. *Marine Ecology Progress Series* **356**: 15-24.
- McArdle, B. H. and M. J. Anderson (2001). Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology* **82**(290-297).
- Meentemeyer, V. and E. O. Box (1987). Scale effects in landscape studies. In: M.G. Turner, Landscape heterogeneity and disturbance, Springer-Verlag, New-York, pp.15-36.
- Morrisey, D. J., L. Howitt, A. J. Underwood and J. S. Stark (1992). Spatial variation in soft-sediment benthos. *Marine Ecology Progress Series* **81**: 197-204.
- MPO (2008). Évaluation des stocks de mye commune des eaux côtières du Québec en 2007. *Secr. can. de consult sci. du MPO, Avis sci. 2007/051*: 13 p.
- Nehr, M.-O. (1991). Etude des échelles de variabilité spatiale de la macrofaune benthique du chenal de l'estuaire maritime du Saint laurent (Québec). Master. Université d'Aix-Marseille II. Rimouski, Université du québec à Rimouski.

- Norèn, K. and M. Lindegarth (2004). Spatial, temporal and interactive variability of infauna in swedish coastal sediments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **317**: 53-68.
- O'Dwyer, J. P. and J. L. Green (2010). Field theory for biogeography: a spatially explicit model for predicting patterns of biodiversity. *Ecology letters* **13**: 87-95.
- Ouellet, G. (1982). Etude de l'interaction des animaux benthiques avec les sédiments du Chenal Laurentien. Master. Rimouski, Université du Québec à Rimouski.
- Poulton, V. K., J. R. Lovvorn and J. Y. Takekawa (2003). Spatial and overwinter changes in clam populations of San Pablo Bay, a semi-arid estuary with highly variable freshwater inflow. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **59**(3): 459-473 pp.
- Rabalais, N. N., R. J. Díaz, L. A. Levin, R. E. Turner, D. Gilbert and J. Zhang (2010). Dynamics and distribution of natural and human-caused hypoxia. *Biogeosciences* **7**: 585-619.
- Ramey, P. A. and P. V. R. Snelgrove (2003). Spatial patterns in sedimentary macrofaunal communities on the south coast of Newfoundland in relation to surface oceanography and sediment characteristics. *Marine Ecology Progress Series* **262**: 215-227.
- Rangel, T. F., A. F. Diniz-Filho and L. M. Bini (2010). SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography* **33**: 46-50.
- Reichert, K., F. Buchholz, I. Bartsch, T. Kersten and L. Giménez (2008). Scale-dependent patterns of variability in species assemblages of the rocky intertidal at Helgoland (German Bight, North Sea) *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **88**(7): 1319-1329.
- Rhoads, D. C. and D. C. Young (1970). The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure. *Journal of Marine Research* **28**: 150-177.
- Rochet, M.-J. and V. M. Trenkel (2003). Which community indicators can measure the impact of fishing? A review and proposals. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **60**: 86-99 p.

- Roseberry, L. (1988). Étude de la croissance et de la reproduction chez *Mya arenaria* (Bivalva: Mollusca) dans la zone intertidal de l'estuaire du Saint-Laurent. Master. Rimouski, Université du Québec à Rimouski.
- Rule, M. J. and S. D. A. Smith (2005). Spatial variation in the recruitment of benthic assemblages to artificial substrata. *Marine Ecology Progress Series* **290**: 67-78 pp.
- Salt, G. W. (1979). A comment on the use of the term emergent properties. *American Naturalist* **113**(145-148).
- Schneider, D. C. (1994). *Quantitative ecology: spatial and temporal scaling*. San Diego, Academic Press.
- Séguin, A. and P. Archambault (2009). Impact of press and pulse disturbance on biodiversity and spatial variability. *Waiting for acceptance*.
- Silverberg, N., H. V. Nguyen, G. Delibrias, M. Koide, B. Sundby, Y. Yokoyama and L. Chesselet (1986). Radionuclide profiles, sedimentation rates, and bioturbation in modern sediments of the Laurentian Trough, Gulf of St. Lawrence. *Oceanologica Acta* **9**: 285-290.
- Snelgrove, P. V. R. (1997). The importance of marine sediment biodiversity in ecosystem processes. *Ambio* **26**: 578-583.
- Snelgrove, P. V. R. and C. R. Smith (2002). A riot of species in an environmental calm: The paradox of the species-rich deep-sea floor. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* **40**: 311-342.
- Sousa, W. P. (1980). The responses of a community to disturbance: The importance of successional age and species 'life stories'. *Oecologia* **45**(1): 72-81.
- Sundby, B., N. Silverberg and R. Chesselet (1981). Pathways of manganese in an open estuarine system. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **45**(3): 293-307.
- Swan, E. F. (1952). The growth of the clam *Mya arenaria* as affected by substratum. *Ecology* **33**: 530-534.

- Tataranni, M. and C. Lardicci (2009). Performance of some biotic indices in the real variable world: A case study at different spatial scales in North-Western Mediterranean Sea. *Environmental Pollution* **158**: 26-34.
- Terlizzi, A., L. Benedetti-Cecchi, S. Bevilacqua, S. Fraschetti, P. Guidetti and M. J. Anderson (2005). Multivariate and univariate asymmetrical analyses in environmental impact assessment: a case study of Mediterranean subtidal sessile assemblages. *Marine Ecology Progress Series* **289**: 27-42 pp.
- Terlizzi, A., D. Scuderi, S. Fraschetti and M. J. Anderson (2005). Quantifying effects of pollution on biodiversity: a case study of highly diverse molluscan assemblages in the Mediterranean. *Marine Biology* **148**: 293-305 pp.
- Thibodeau, B., A. D. Vernal and A. Mucci (2006). Recent eutrophication and consequent hypoxia in the bottom waters of the Lower St. Lawrence Estuary: micropaleontological and geochemical evidence. *Marine Geology* **231**: 37-50.
- Thrush, S. F., J. E. Hewitt, P. M. J. Herman and T. Ysebaert (2005). Multi-scale analysis of species-environment relationships. *Marine Ecology Progress Series* **302**: 13-26.
- Thrush, S. F., R. D. Pridmore, J. E. Hewitt and V. J. Cummings (1991). Impact of ray feeding disturbances on sandflat macrobenthos: do communities dominated by polychaetes or shellfish respond differently. *Marine Ecology Progress Series* **69**(3): 245-252.
- Thrush, S. F., R. D. Pridmore, J. E. Hewitt and V. J. Cummings (1994). The importance of predators on a sandflat: interplay between seasonal changes in prey densities and predator effects. *Marine Ecology Progress Series* **107**: 211-222.
- Thrush, S. F., R. B. Whitlatch, R. D. Pridmore, J. E. Hewitt, V. J. Cummings and M. R. Wilkinson (1996). Scale-dependent recolonization: the role of sediment stability in a dynamic sandflat habitat. *Ecology* **77**(8): 2472-2487.
- Turner, M. G., V. H. Dale and R. H. Gardner (1989). Predicting across scales: Theory development and testing. *Landscape Ecology* **3**(3/4): 245-252.

- Underwood, A. J. (1997). Environmental decision-making and the precaution principle: What does this principle mean in environmental sampling practice ? *Landscape Urban Planning* **37**(3-4): 137-146.
- Underwood, A. J. and M. G. Chapman (1998). Spatial analyses of intertidal assemblages on sheltered rocky shores. *Australian Journal of Ecology* **23**: 138-157.
- Underwood, A. J. and P. S. Petraitis (1993). Structure of Intertidal Assemblages in Different Locations: How can local processes be compared? In: *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives* (eds R. E. Ricklefs & D. Schluter) pp. 38-51. University of Chicago Press, Chicago.
- Whittaker, R. J., K. J. Willis and R. Field (2001). Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* **28**: 453-470.
- Wiens, J. A. (1989). Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* **3**: 385-397.
- Zajac, R. N. (2008). Macrobenthic biodiversity and sea floor landscape structure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **366**: 198-203.
- Zajac, R. Z., R. S. Lewis, L. J. Poppe, D. C. Twichell, J. Vozarik and M. L. DiGiacomo-Cohen (2000). Relationships among sea-floor structure and benthic communities in long island sound at regional and benthoscape scales. *Journal of coastal research* **16**(3): 627-640.

**ANNEXE 1 : CARTE DES ZONES AVEC LES DENSITES LES PLUS FORTE (LA DENSITE TOTALE
ET LA DENSITE DE MYES DE TAILLE COMMERCIALE), POUR LA BAIE BLANCHE, LE CAP
COLOMBIER, LE HAVRE COLOMBIER ET LES ILETS A JEREMIE.**

Cartes obtenues après interpolation et test des K-mean.

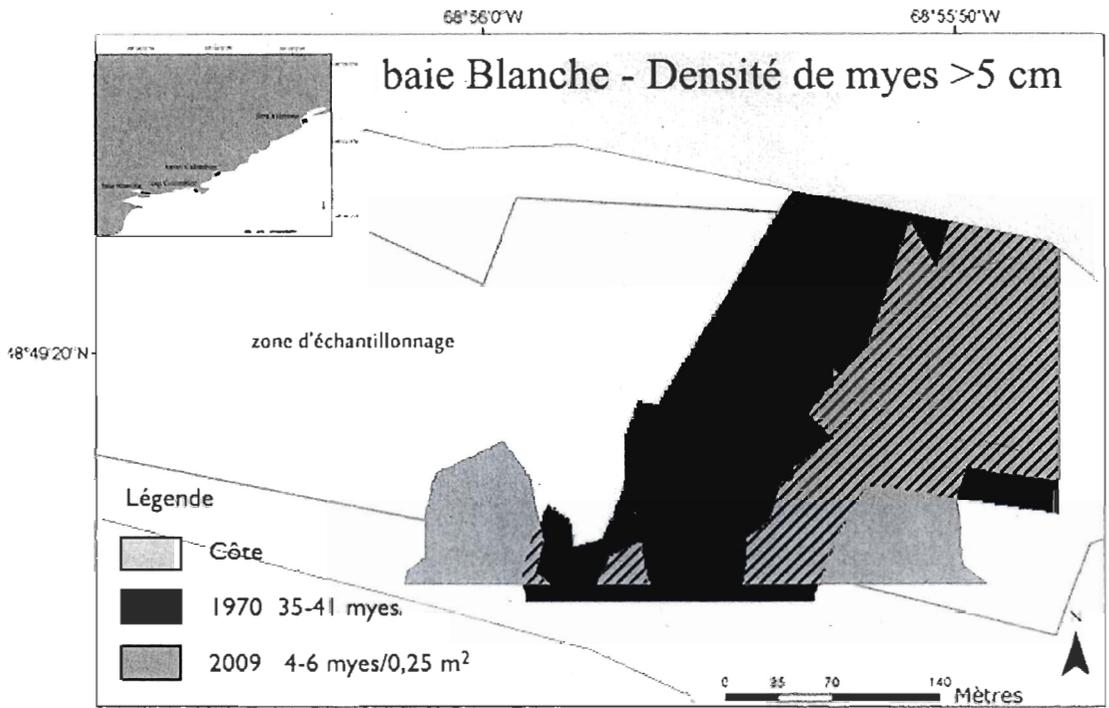
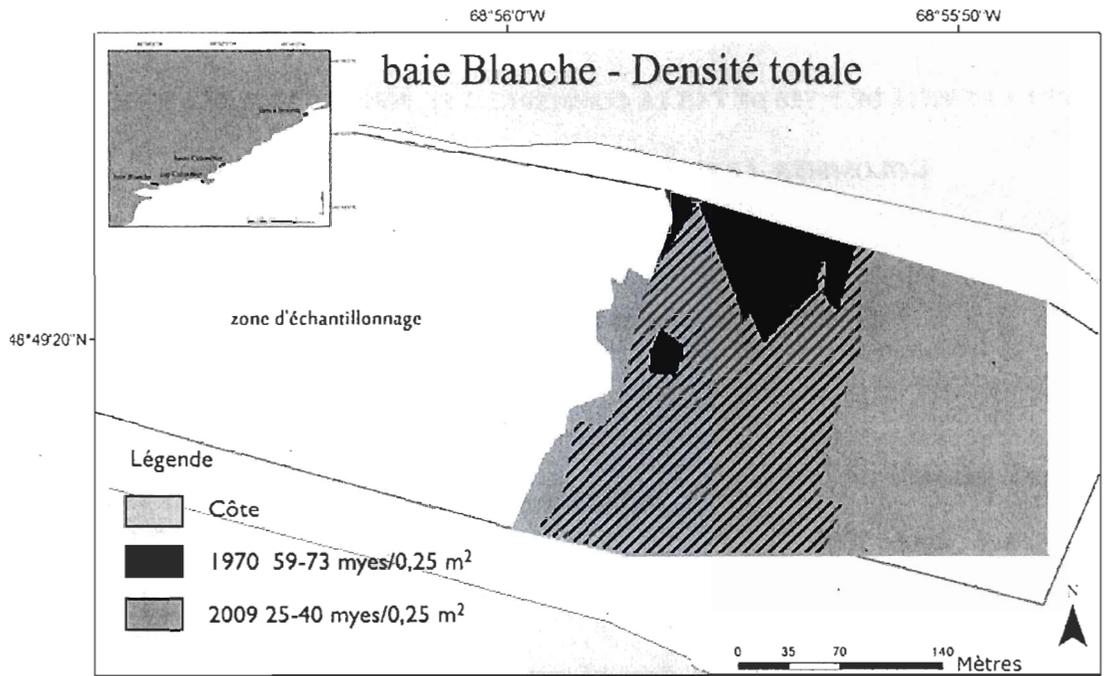
Légende générale :

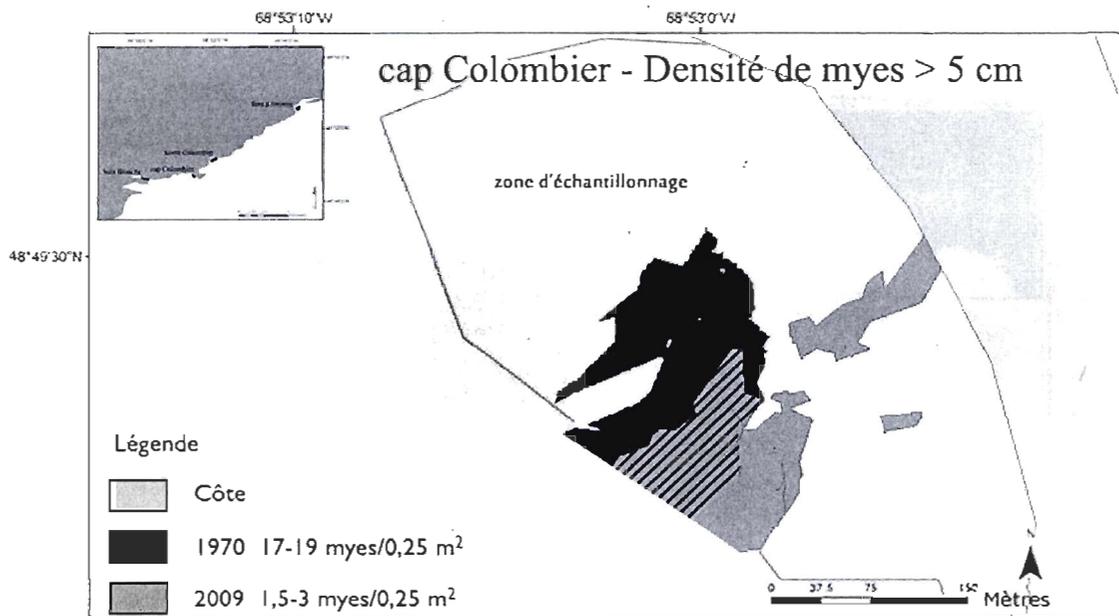
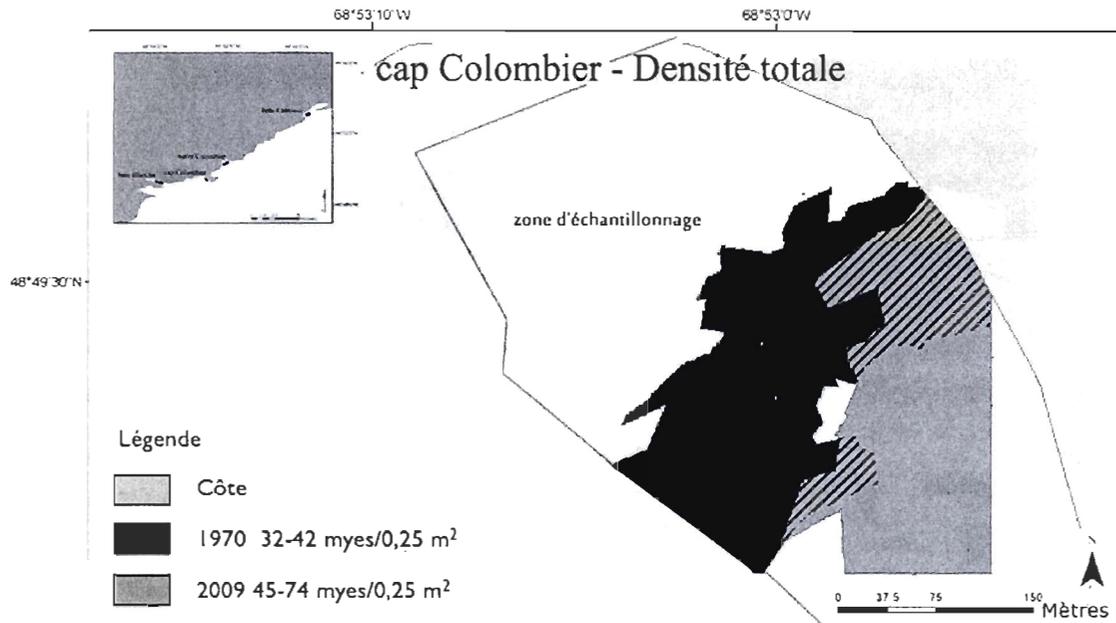
Gris foncé : année 2009

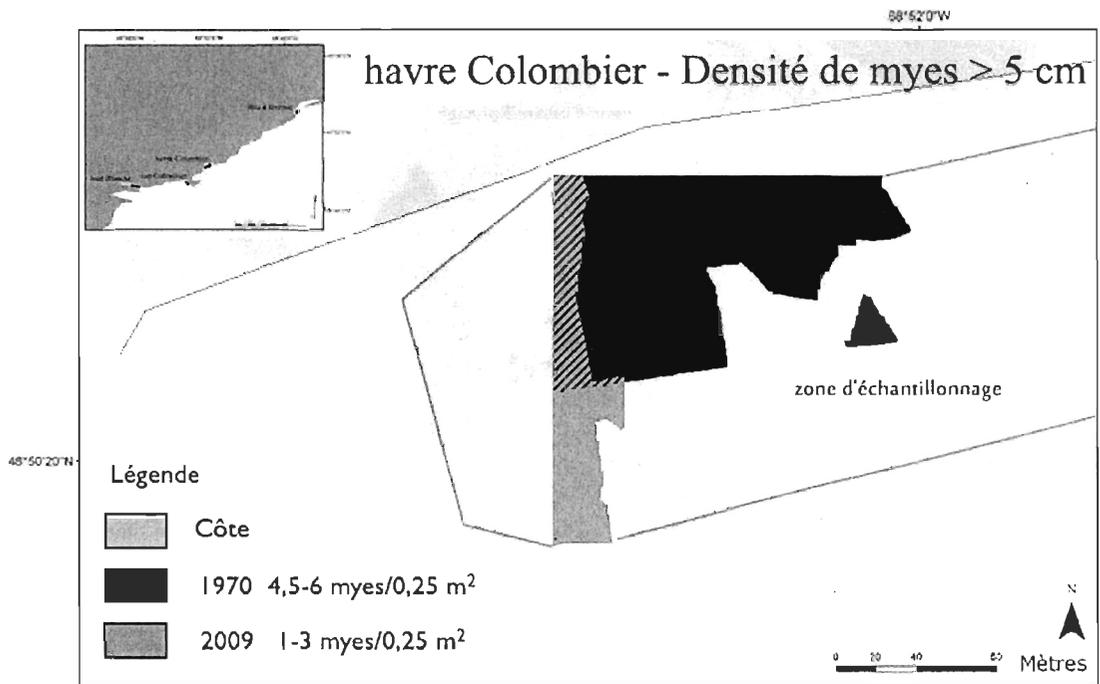
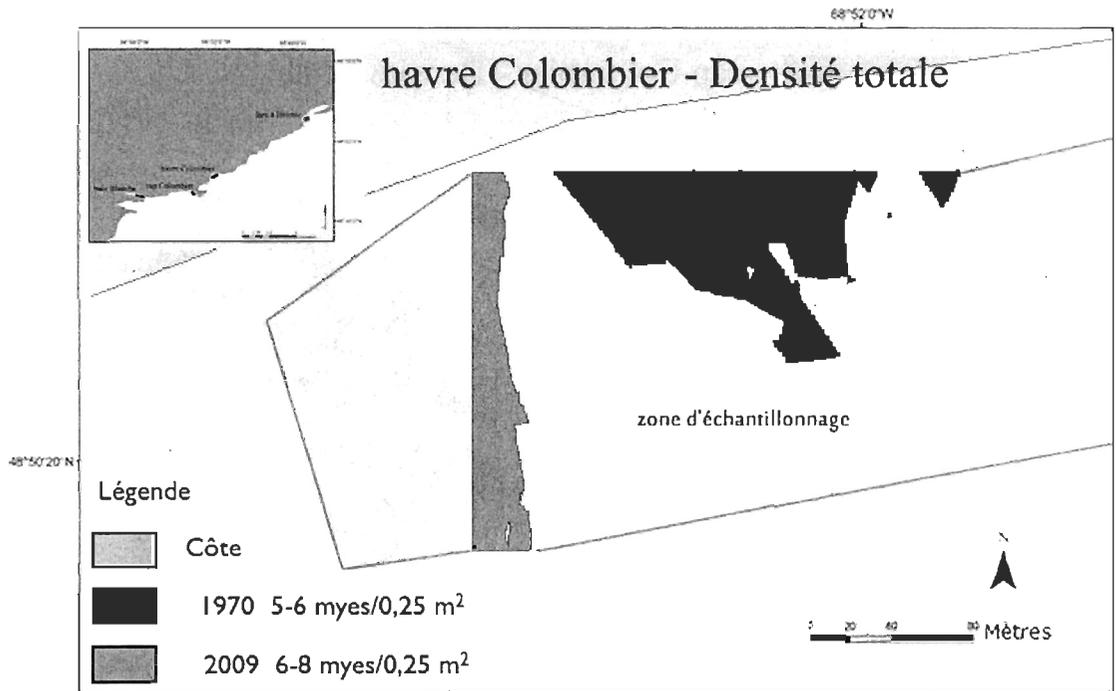
Noir : période 1968-69

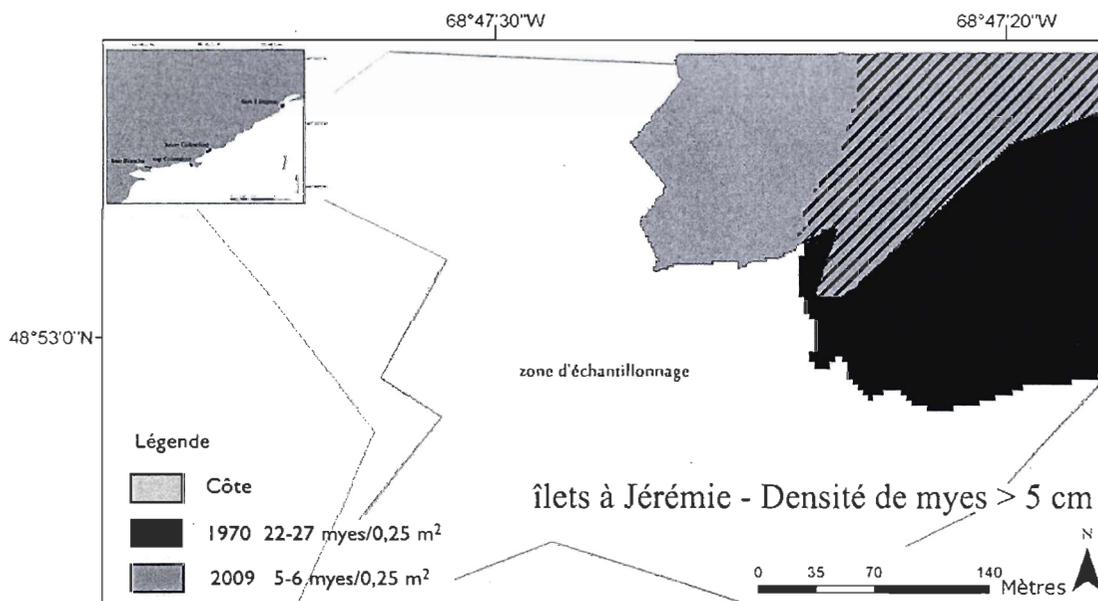
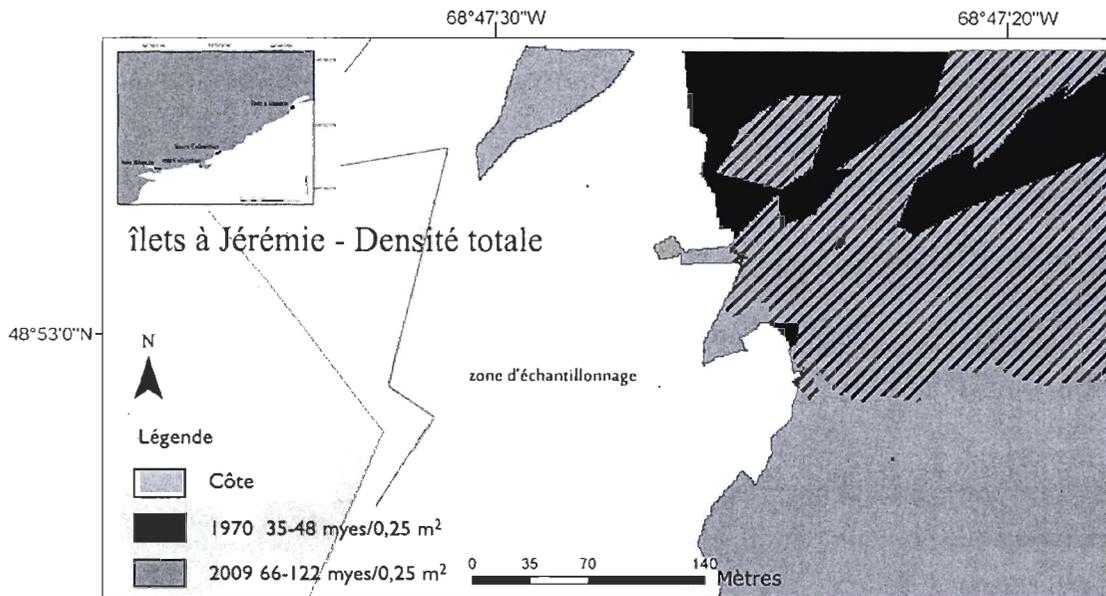
Hachuré : zone correspondant aux deux périodes

Gris clair : la côte



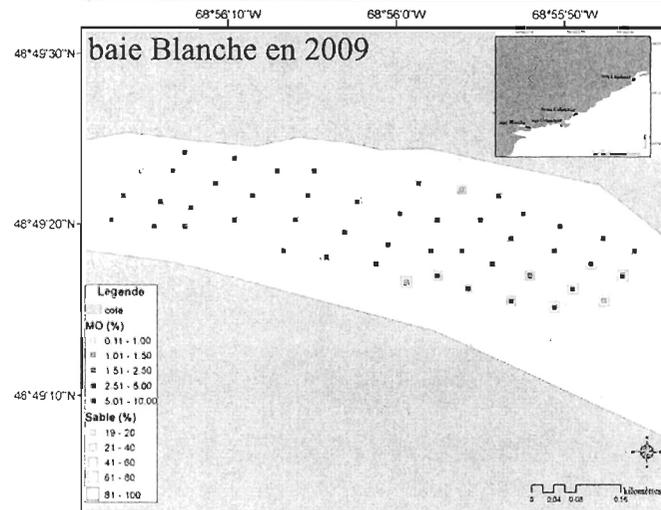
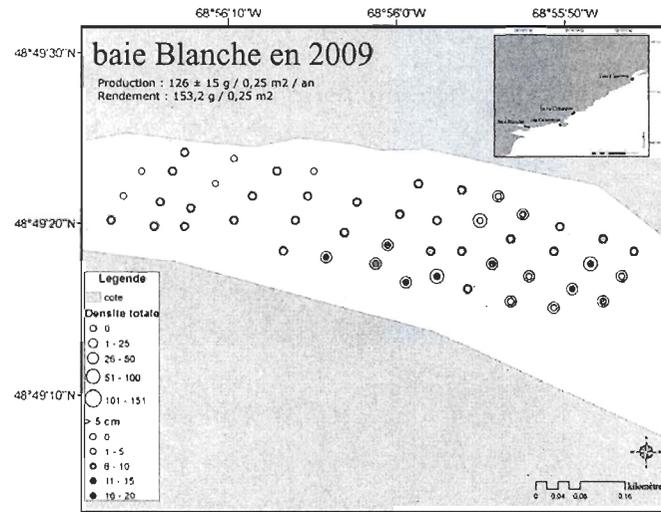
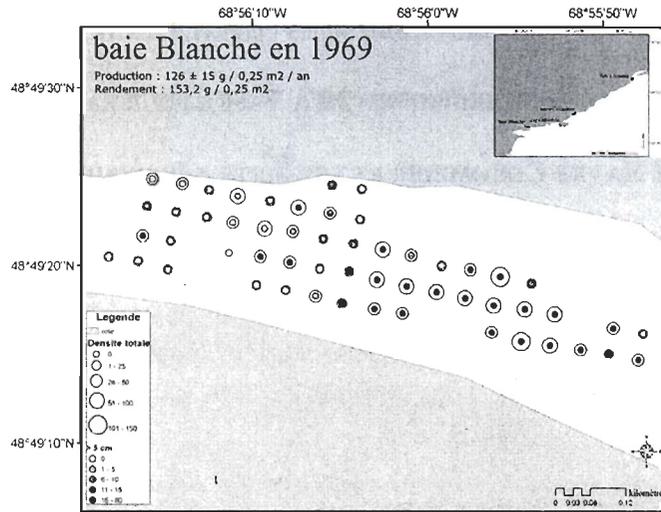


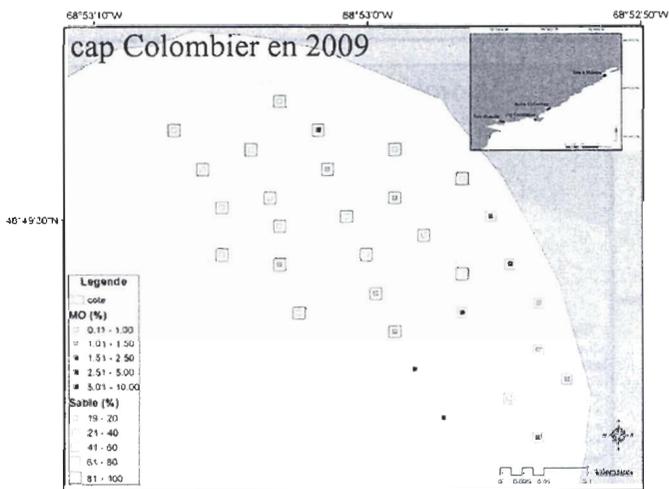
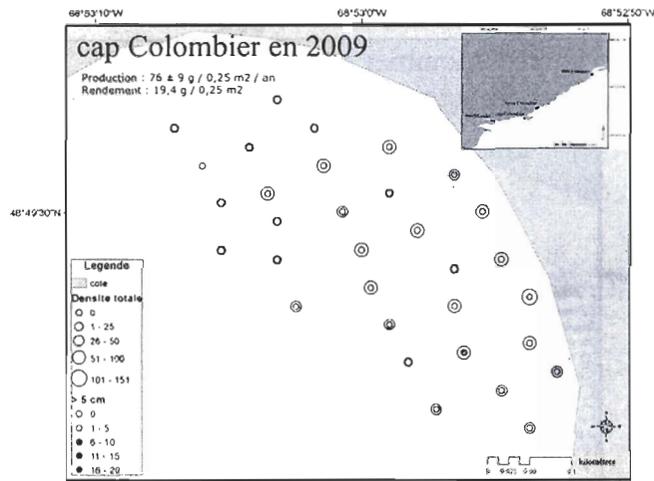
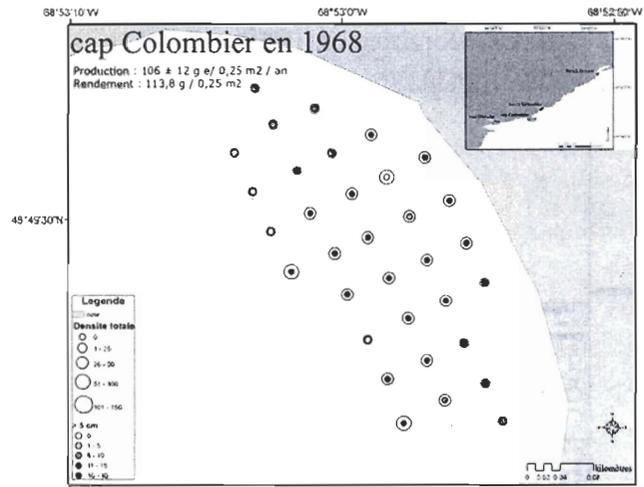


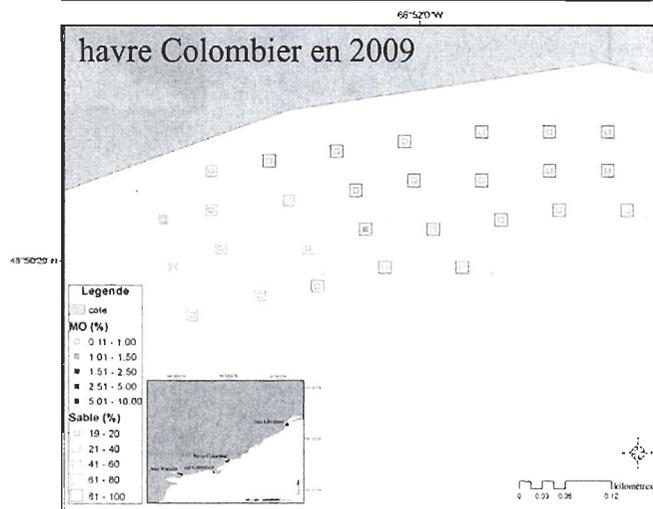
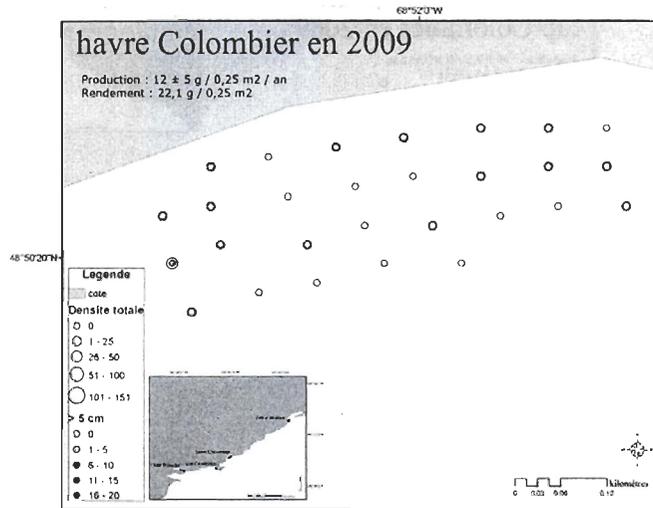
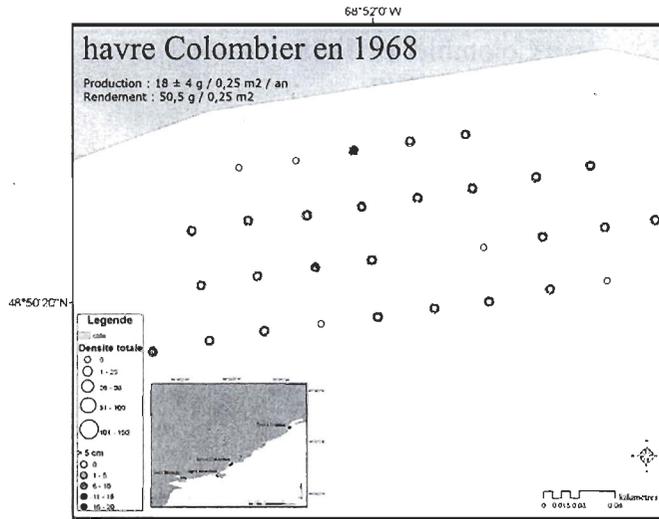


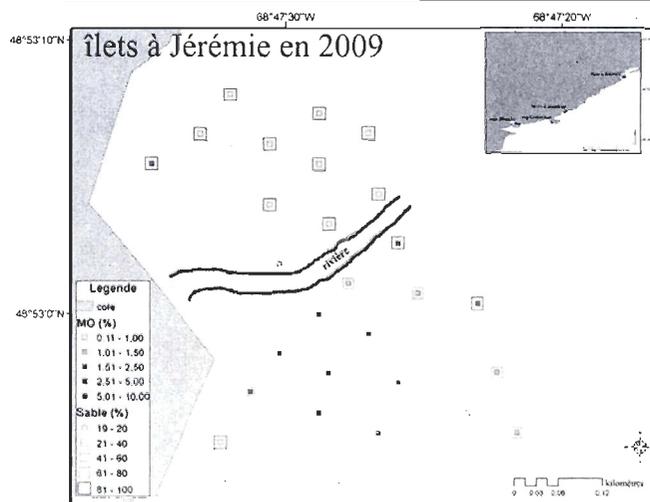
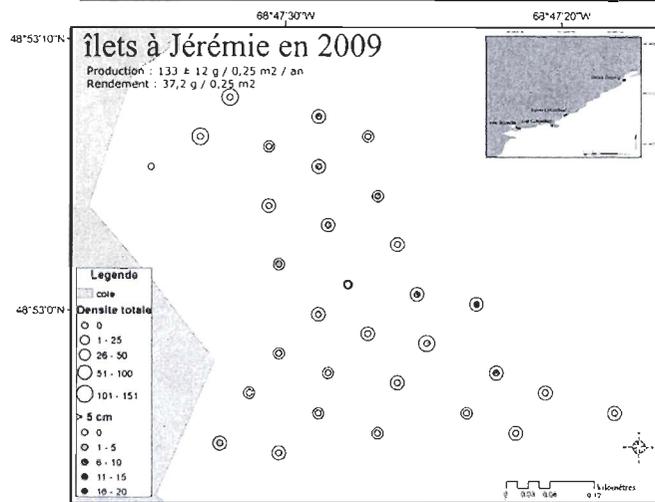
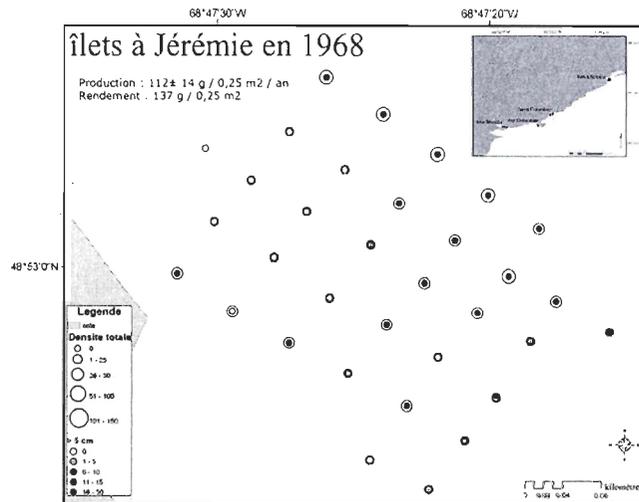
**ANNEXE 2 : CARTES DES ABONDANCES DE MYES (TOTALE ET DE TAILLE COMMERCIALE)
ET DES CARACTERISTIQUES DU SEDIMENT (MO, VASE), POUR LA BAIE BLANCHE, LE CAP
COLOMBIER, LE HAVRE COLOMBIER ET LES ÎLETS A JEREMIE, POUR 1968 ET 2009.**

Production : valeur \pm erreur type.









**ANNEXE 3 : CARTES DES STATIONS POUR LA BAIE BLANCHE, LE CAP COLOMBIER, LE
HAVRE COLOMBIER ET LES ILETS A JEREMIE, POUR 1968 ET 2009.**

