

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**Impact de perturbations sporadique et constante de matière
organique sur l'écosystème benthique**

Mémoire présenté
dans le cadre du programme de maîtrise en Océanographie

PAR
© CÉCILE RENAULT

Mai 2013

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

Composition du jury :

Gesche Winkler, présidente du jury, UQAR-ISMER

Philippe Archambault, directeur de recherche, UQAR-ISMER

Christian Nozais, codirecteur de recherche, UQAR

Gwenaëlle Chaillou, codirectrice de recherche, UQAR

Pascal Riera, examinateur externe, UMPC Université Paris 6

Dépôt initial [07-09-2012]

REMERCIEMENTS

Je remercie mon directeur de recherche, Philippe Archambault, pour m'avoir donné l'opportunité de réaliser ce projet de Maîtrise. Également pour son écoute, ses conseils et son soutien tout on long de ce projet.

Je remercie mes codirecteurs, Gwenaëlle Chaillou et Christian Nozais, pour m'avoir épaulée durant ce projet. Pour toujours avoir été à l'écoute, pour tous leurs conseils prodigués et pour leur soutien de tous les jours.

Merci à ma collaboratrice, Aurélia Mouret, pour tous les moments, les bons comme les difficiles, traversés ensemble. Également pour ses conseils et son soutien dans ce projet

Merci à Dany Lechasseur, pour son aide musclée dans la réalisation du système de benthocosmes.

Un grand merci à tout l'équipage du Coriolis II, marins, scientifiques et technicien, pour leur aide précieuse lors du prélèvement des benthocosmes. Ainsi que pour tous les moments inoubliables passés en leur compagnie pendant ces 15 jours de mission en mer.

Je remercie toute l'équipe du laboratoire d'écologie benthique pour leur aide lors de l'échantillonnage des benthocosmes et l'identification de la macrofaune. Mais aussi pour leur soutien pendant ma maîtrise.

Merci à toutes les personnes qui ont participé de près ou de loin à ce projet par leur soutien technique, matériel ou moral, en particulier Cédric Magen.

Pour finir, je souhaite remercier tous mes amis et ma famille qui m'ont suivie dans ce projet et pour leur soutien de tous les instants.

RÉSUMÉ

La communauté macrofaunique benthique est étroitement liée aux apports de matière organique sur le fond et subit des pressions environnementales d'origine naturelle ou anthropique de plus en plus fortes. L'étude de l'impact des perturbations sur l'écosystème benthique devient essentielle afin d'évaluer les changements potentiels des communautés benthiques pour une meilleure gestion et préservation des ressources naturelle du St-Laurent. L'impact de deux fréquences de perturbations de matière organique, constante et sporadique, a été évalué sur une communauté benthique du Chenal Laurentien (Québec, Canada). L'expérience a été menée en laboratoire sur deux séries de 4 benthocosmes (une série pour chaque fréquence de perturbation) provenant de l'estuaire maritime du Saint-Laurent. La perturbation constante a consisté en un ajout quotidien de matière organique, tandis que pour la perturbation sporadique, toute la matière organique a été ajoutée en une fois au début de l'expérience. La quantité de matière organique totale ajoutée dans chaque perturbation équivaut à l'apport d'une floraison phytoplanctonique. L'expérience a duré 21 jours, un benthocosme de chaque série a été échantillonné avant, puis à 3, 6, 15 et 21 jours après le début des ajouts. L'utilisation des isotopes stables du carbone et de l'azote a permis le suivi de la matière organique ajoutée dans les benthocosmes. Les résultats montrent que l'ajout de matière organique ($300 \text{ mg.C.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$) n'a pas d'influence sur la composition du sédiment qui est déjà un réservoir naturel de carbone organique. La composition en espèces de la communauté benthique reste similaire quelle que soit la fréquence de la perturbation. Les analyses isotopiques révèlent que l'assimilation par la macrofaune de la matière ajoutée reste faible dans les deux cas. Cette étude montre que la communauté benthique du Chenal Laurentien est capable de supporter un apport de matière organique bien plus important que celui expérimenté avant que celui-ci ne vienne véritablement perturber la communauté macrofaunique benthique.

Mots clés : Perturbation constante ; Perturbation sporadique ; Matière organique ; Communauté benthique ; Benthocosme ; Analyses isotopiques

ABSTRACT

On the sea floor, benthic community is closely linked to the input of organic matter and is exposed to increasing environmental pressure. Influence of disturbance need to be studied for a better understanding of sea floor systems, in future. Two types of organic matter perturbation, press and pulse, were evaluated for the benthic community of the Laurentian Chanel (Quebec, Canada). The experiment was done on two series of 4 benthocosms (one for each type of disturbance): coming from the St. Lawrence Lower Estuary. Concerning the press disturbance, organic matter was added every day on the first serie of benthocosms. In the second serie of benthocosm experiments the total amount of organic matter was added at once as a pulse disturbance in the beginning of the experiment. Organic matter amount added in each benthocosm is equivalent to phytoplanktonic bloom input. In each series, a benthocosm was sampled before the disturbances, then at 3, 6, 15, and 21 days. The use of stable isotopes of carbon and nitrogen has allowed the monitoring of the organic matter added in the benthocosm. Results showed that organic matter added ($300 \text{ mg.C.m}^{-2}\text{.jour}^{-1}$) did not alter the composition of the sediment, because it already contained significant amount of natural organic matter. Species composition of the benthic community is similar regardless of the frequency of the disturbance. Isotopic analysis revealed low organic matter assimilation by macrofauna in both cases. This study highlights the capacity of the Laurentian Chanel benthic community to support higher organic matter inputs than those used in the experiment.

Key words: Press disturbance; Pulse disturbance; Organic matter; Benthic community; Benthocosm; Isotopic analysis

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	V
RÉSUMÉ.....	VII
ABSTRACT.....	IX
TABLE DES MATIÈRES.....	XI
LISTE DES TABLEAUX.....	XIII
LISTE DES FIGURES.....	XV
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES.....	XVII
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
MATERIELS ET METHODES.....	13
CHAPITRE 1: IMPACT DE PERTURBATIONS SPORADIQUES ET CONSTANTES DE MATIERE ORGANIQUE SUR LA COMMUNAUTE MACROFAUNIQUE BENTHIQUE.....	27
1.1 INTRODUCTION.....	27
1.2 MATERIEL ET METHODES.....	30
1.3 RESULTATS.....	30
1.4 DISCUSSION.....	54
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	62
ANNEXES.....	71
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	80

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Récapitulatif du mode d'échantillonnage, des traitements et des analyses des 5 différents compartiments. A= Acidifié et NA= Non Acidifié	21
Tableau 2. Signature isotopique $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (en ‰) et pourcentage d'azote total et de carbone organique des différentes sources de matière organique (moyenne \pm écart-type)	31
Tableau 3. Tableau des similarités (%) entre les benthocosmes basé sur la composition de la macrofaune.....	42
Tableau 4. Abondance (nb d'individus/m ²) et richesse spécifique (nb d'espèce) des carottes de références et des benthocosmes	43
Tableau 5. Estimation des facteurs de fractionnement Δ (‰ \pm écart-type) pour chaque espèce en fonction de son régime alimentaire selon la formule : $\Delta_{\text{espèce}} = \delta_{\text{espèce}} \text{ à T0} - \delta_{\text{mélange}} \text{ à T0}$ (voir <i>Les facteurs de fractionnement</i> dans la partie Matériels et Méthodes). Les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ sont des moyennes exprimées en ‰	45
Tableau 6. Amplitude maximale (‰) du signal isotopique de chaque espèce pour la PC et la PS	46
Tableau 7. Estimation de la contribution (%) des différentes sources de MO à la diète des consommateurs basée sur un modèle de mélange linéaire.....	52

LISTE DES FIGURES

- Figure 1.** Schéma représentant les changements d'abondance et d'espèces présentes le long d'un gradient de matière organique (Pearson et Rosenberg, 1978).....4
- Figure 2.** Croissance de la population québécoise (ligne fine), achat local d'engrais (ligne pointillée) et contenu en oxygène dissous dans les eaux de fond de l'estuaire maritime du Saint-Laurent (ligne épaisse) depuis 1930 (Thibodeau *et al.*, 2006, tiré de Statistics Canada, Fertilizer Trade, Catalogue 46, 207; Quebec manufacturers association report, 2001; Gilbert et al, 2005).....6
- Figure 3.** Localisation de la station 23 dans le Chenal Laurentien, Québec, Canada 14
- Figure 4.** Photographies (a) du système de benthocosmes et (b) et (c) de deux exemples de benthocosmes..... 14
- Figure 5.** Schéma de l'expérience de perturbation de matière organique pour la perturbation constante et sporadique. R1 et R2 correspondent aux carottes Références prélevées et échantillonnées à la station 23. T0, T3, T6, T15 et T21 représentent les temps auxquels les benthocosmes des séries constante et sporadique ont été échantillonnés, soit avant, puis 3, 6, 15 et 21 jours après le début des perturbations respectivement. 16
- Figure 6.** Signature isotopique (‰) en carbone et azote de la MOPS des benthocosmes lors de la perturbation (a) constante et (b) sporadique et du sédiment (de 0 à 0,5 cm) des benthocosmes lors de la perturbation (c) constante et (d) sporadique et des différentes sources de matière organique. Les barres horizontales et verticales sur les mesures représentent les écart-types33
- Figure 7.** Profil de la signature isotopique en carbone et azote (en ‰) sur les 2 premiers centimètres du sédiment des benthocosmes de la perturbation constante. La ligne en pointillée représente la valeur du sédiment naturel ($\delta^{13}\text{C} = -24,24\text{‰}$ et $\delta^{15}\text{N} = 6,19\text{‰}$). Les barres d'erreurs représentent les écart-types34

Figure 8. Profil de la signature isotopique en carbone et azote (en ‰) sur les 2 premiers centimètres du sédiment des benthocosmes de la perturbation sporadique. La ligne en pointillée représente la valeur du sédiment naturel ($\delta^{13}\text{C} = -24,24\text{‰}$ et $\delta^{15}\text{N} = 6,19\text{‰}$). Les barres d'erreurs représentent les écart-types	35
Figure 9. Abondance des 9 principales espèces de la macrofaune pour la PC et la PS. Un échantillon d'une des carottes de référence de <i>Harpinia sp.</i> et <i>Thyasira sp.</i> a été perdu	39
Figure 10. Composition (%) de la macrofaune des carottes de références (valeurs moyennes) et des différents temps pour les deux types de perturbations	40
Figure 11. Composition (%) des principaux groupes de mode alimentaire de la macrofaune des carottes de références (valeurs moyennes) et des différents temps pour les deux fréquences de perturbations.....	41
Figure 12. Signatures isotopiques $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (moyenne \pm écart-type) des sources de MO (\bullet Δ \diamond \square \circ) et des neuf espèces principales de la macrofaune (\bullet) de T0 à T21 pour la PC et la PS. La signature isotopique de chaque espèce a été corrigée avec le facteur de fractionnement correspondant (Tableau 6). La ligne en pointillée représente l'ensemble du mélange des sources. Pour chaque espèce, le mode alimentaire a été indiqué : dépositivore de surface (D), suspensivore (S), filtreur (F) et omnivore (O). 51	
Figure 13. Abondance bactérienne dans la couche de surface (0-0,5 cm) et la couche de subsurface (3-4 cm) pour la PS (rouge) et la PC (vert)	72
Figure 14. Abondance de la méiofaune dans la couche de surface (0-0,5cm). L'abondance moyenne a été prise pour la référence (R1 et R2)	74
Figure 15. Photographie du système d'incubation sur un benthocosme	78
Figure 16. Flux biogéochimiques du dernier benthocosme (T21) pour la perturbation Constante (en vert) et la perturbation Sporadique (en rouge)	79

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

C	Carbone
HCl	Acide Chlorhydrique
MO	Matière Organique
MOPS	Matière Organique Particulaire en Suspension
N	Azote
PC	Perturbation Constante
PS	Perturbation Sporadique
TEF	Facteur d'Enrichissement Trophique (<i>Trophic Enrichment Factor</i>) ou Facteur de fractionnement

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Le milieu marin est soumis en permanence à différents types de perturbations naturelles qui permettent une grande variété d'écosystèmes possédant une communauté marine adaptée. Ce milieu à un joue un rôle essentiel dans l'écosystème à l'échelle planétaire (circulation de l'eau, climat), il représente aussi une ressource importante et se retrouve largement exploité par l'homme. Toutefois, le milieu marin subit également de plus en plus de pressions anthropiques liées au développement humain, aux changements environnementaux induits par le réchauffement climatique et au déclin de la biodiversité. L'impact de ces perturbations diffère selon la nature et l'intensité de la perturbation ainsi que selon l'écosystème affectée. Dans ce contexte, l'étude de l'impact des perturbations sur l'écosystème marin devient essentielle afin d'évaluer les changements de l'environnement et des communautés marines.

Perturbations constantes et sporadiques

Par définition, une perturbation est un bouleversement d'une magnitude suffisamment importante pour induire une réponse du système : altération de la densité ou de la composition spécifique d'une population ou d'un assemblage (Glasby et Underwood 1996). Glasby et Underwood (1996) distinguent également deux aspects dans une « perturbation » : son application (la cause) et la réponse du système (la conséquence). Dans notre étude, le terme de « perturbation » est utilisé uniquement pour définir la cause de la perturbation (par exemple : tempête, déversement de pétrole, floraison phytoplanctonique). Ces auteurs définissent deux types de perturbations selon la fréquence : les perturbations constantes et les perturbations sporadiques. Une perturbation sporadique est une perturbation intense qui survient pendant une période de temps court. Elle peut être d'ordre statistiquement

imprédictible telle que les tempêtes ou un déversement de pétrole (Crowe *et al.* 2000); prédictible telle que les cycles de marée ou une hypoxie saisonnière (Diaz et Rosenberg 1995); ou bien d'ordre biologique comme la sédimentation des floraisons phytoplanctoniques (Zakardjian *et al.* 2000). Une perturbation constante, quant-à-elle, peut être plus ou moins intense, mais va perdurer dans le temps, on parle donc d'une perturbation à long terme. Parmi les perturbations constantes, on retrouve les rejets d'égout (Archambault *et al.* 2001), les installations et les rejets aquicoles (Richard *et al.*, 2007a,b) ou encore une hypoxie persistante (Gilbert *et al.*, 2005, 2007). L'impact de perturbations sur la communauté peut varier selon la nature de la perturbation. Certaines études ont montré que les perturbations sporadiques et les perturbations constantes pouvaient avoir un effet différent sur la variabilité de la communauté benthique. Les perturbations constantes entraîneraient une homogénéisation, c'est à dire une diminution de la variation temporelle ou spatiale de la composition de la communauté (Archambault *et al.* 2001; Bishop *et al.* 2002; Séguin *et al.* soumis 2012), tandis que les perturbations sporadiques auraient tendance à augmenter l'hétérogénéité, c'est à dire une augmentation de la variation temporelle ou spatiale de la composition de la communauté (Caswell et Cohen 1991; Warwick et Clarke 1993; Séguin *et al.* soumis 2012).

Impact de perturbation de matière organique sur l'écosystème benthique

Sur les fonds marins, la matière organique (MO) qui sédimente depuis la colonne d'eau arrive sous forme de détritiques tels que des pelotes fécales, des organismes morts ou des phytodétritiques. Cette MO est considérée comme étant une source de nourriture majeure pour la faune benthique (Cocito *et al.* 1990). Toutefois, des arrivées de quantités trop massives de matière organique sur le fond peuvent avoir des impacts importants sur l'écosystème benthique. L'étude de Pearson et Rosenberg (1978) pose les bases de l'impact d'un gradient de MO sur la communauté benthique. Cette étude montre qu'un gradient de MO dans le sédiment, qu'il soit d'ordre temporel ou spatial, vient influencer la composition de la communauté benthique. La consommation d'oxygène du fond est directement liée au flux de matière organique consommée par les processus de respiration aérobie. Une arrivée

trop importante de MO peut donc entraîner une hypoxie voire une anoxie dans les cas extrêmes, ce qui affecte la communauté présente (Diaz et Rosenberg 1995; Diaz et Rosenberg 2008). Les différents changements induits par le gradient croissant de MO dans le sédiment sur la communauté benthique ont été qualifiés par état par (Pearson et Rosenberg 1978) (**Figure 1**). À partir de l'état normal (non perturbé), un enrichissement de MO engendre tout d'abord un état de transition où la composition de la communauté devient fluctuante. Puis c'est « l'écotone point », stade où la diversité biologique est encore élevée, mais l'abondance a diminué. Ensuite, on atteint le pic des opportunistes, où les espèces les plus résistantes et les mieux adaptées prennent le dessus sur les autres qui meurent ou qui migrent de la zone perturbée vers un milieu moins perturbé. Et enfin, le stade afaune où aucune faune n'est présente, c'est également le stade de l'anoxie. En plus de changements spécifiques, Pearson et Rosenberg (1978) ont constaté un changement fonctionnel des espèces avec le déclin des suspensivores et une augmentation des dépositivores avec l'augmentation des apports en MO. De nombreuses études se sont par la suite intéressées à l'impact de l'apport de MO sur la communauté benthique. Cependant, la majorité de ces études se sont concentrées sur les changements au niveau de la structure de la communauté benthique (abondance, diversité,...) (Aberle et Witte 2003; Witte *et al.* 2003b; Armenteros *et al.* 2010; Séguin *et al.* soumis 2012). Pourtant, l'apport de MO a tout d'abord une influence sur les relations trophiques et une arrivée importante de MO pourrait donc impliquer des changements dans la structure trophique. Toutefois, peu d'études sur les changements de la communauté benthique prennent en considération la structure trophique et les habitudes alimentaires des organismes benthiques (Pearson et Rosenberg 1978).

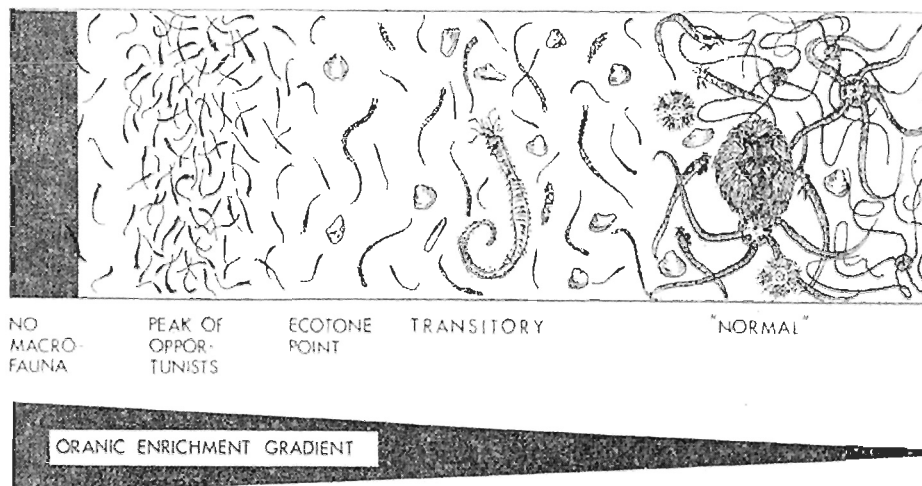


Figure 1. Schéma représentant les changements d'abondance et d'espèces présentes le long d'un gradient de matière organique (Pearson et Rosenberg, 1978)

La faune benthique se nourrit de la MO, la transforme, la redistribue, l'intègre à sa biomasse et la mélange ou l'incorpore dans le sédiment. Toutes ces activités font en sorte que les organismes benthiques jouent un rôle important dans la diagenèse précoce de la MO qui sédimente sur les fonds marins (Witte *et al.* 2003a). On peut diviser la communauté benthique en trois compartiments principaux qui ont chacun des fonctions distinctes dans l'environnement : les bactéries, la méiofaune et la macrofaune (incluant la mégafaune). La communauté bactérienne, bien qu'elle soit composée d'organismes microscopiques ($< 38\mu\text{m}$), peut parfois atteindre des biomasses équivalentes voire supérieures à la macrofaune. Leur place dans le fonctionnement des écosystèmes n'est donc pas négligeable. La méiofaune benthique (de $38\mu\text{m}$ à $500\mu\text{m}$) se compose de trois groupes principaux: les copépodes, les nématodes et les foraminifères. De par son abondance élevée dans les sédiments meubles et son métabolisme rapide, la méiofaune tient une place importante dans le fonctionnement de l'écosystème (Schratzberger *et al.* 2000). La méiofaune regroupe également une grande diversité de mode alimentaire, allant de la bactérivorie à la carnivorie. La macrofaune ($> 500\mu\text{m}$) peut se situer à différents niveaux du réseau trophique benthique. En effet, selon les espèces et les modes alimentaires, elle peut

se nourrir directement de matière organique, de bactéries ou de méiofaune, ou bien sur les trois à la fois. La macrofaune a également une fonction importante de bioturbation et de biodiffusion qui permet un mélange vertical de la MO dans la colonne de sédiment (Gilbert *et al.* 2003).

Des connaissances précises sur les temps de réponse des organismes benthiques à un apport de matière organique fraîche n'ont pas encore été établies (Aberle et Witte 2003). Le temps de réponse pouvant varier de quelques heures à plusieurs semaines en fonction des organismes (Blair *et al.* 1996; Aberle et Witte 2003; Witte *et al.* 2003a). En milieu profond (1265 m), Witte *et al.* (2003) ont évalué la réponse des bactéries à un ajout de MO enrichie en ^{13}C . Leurs résultats montrent une incorporation de la MO marquée au bout de 3 jours. Une expérience similaire d'enrichissement *in situ* a été réalisée par Aberle et Witte (2003) à 4850 m de profondeur afin de retracer l'incorporation de la MO dans la communauté macrofaunique benthique. Trois différents temps d'incubation en chambres benthiques ($0,04 \text{ m}^2$; $20 \times 20 \text{ cm}$) ont été choisis : 2,5, 8 et 23 jours. Les résultats ont montré que 77% de la macrofaune après 2,5 jours et 95% après 23 jours étaient marquée par l'enrichissement en ^{13}C de la MO apportée. Des temps similaires (3, 6, 15 et 21 jours) ont donc été choisis pour notre expérience afin d'évaluer la réponse de la communauté benthique dans les benthocosmes.

La communauté benthique de la station 23 dans l'Estuaire maritime du Saint-Laurent

Depuis les années 1930, les concentrations d'oxygène ont baissé de moitié dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent (Québec, Canada), à 300 m de profondeur (Gilbert *et al.* 2007). En 2003, environ 1300 km^3 du fond de l'estuaire maritime du Saint-Laurent connaissent des conditions d'hypoxie persistante ($< 62,5 \mu\text{m.L}^{-1}$) (Gilbert *et al.* 2005). Une partie de la baisse en oxygène (entre la moitié et les deux tiers) dans la couche d'eau profonde du Golfe et de l'estuaire du St-Laurent s'expliquerait par l'accroissement de la proportion d'eau chaude et pauvre en oxygène provenant du *Gulf Stream* au détriment de l'apport d'eau froide et bien oxygénée du courant du Labrador. Une hypothèse avancée

pour expliquer le reste de la baisse en oxygène serait un flux accru de MO vers le fond marin, où sa décomposition augmenterait la consommation d'oxygène (Benoit *et al.* 2006; Thibodeau *et al.* 2006; Gilbert *et al.* 2007). Ce flux de MO pourrait être dû à une augmentation de la production primaire liée à un enrichissement en nitrates et phosphates provenant du bassin versant du Saint-Laurent ou à une augmentation de la MO d'origine anthropique liée à la croissance démographique humaine (déforestation, érosion des sols, rejets d'eaux usées industrielles et municipales non traitées, épandage de fumier et utilisation accrue de fertilisants minéraux en agriculture) (**Figure 2**) (Gilbert *et al.* 2007). Dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent, l'étude de Thibodeau *et al.*, (2006) montre un changement dans le flux de MO par l'arrivée et l'établissement d'espèce opportunistes.

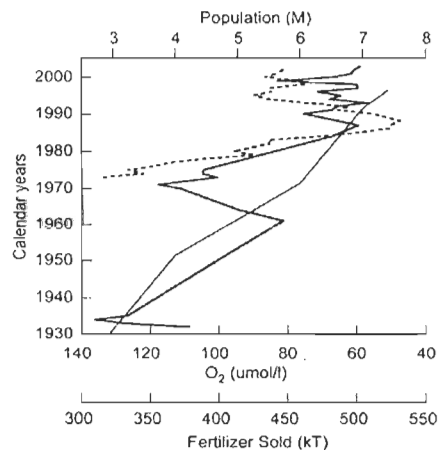


Figure 2. Croissance de la population québécoise (ligne fine), achat local d'engrais (ligne pointillée) et contenu en oxygène dissous dans les eaux de fond de l'estuaire maritime du Saint-Laurent (ligne épaisse) depuis 1930 (Thibodeau *et al.*, 2006, tiré de Statistics Canada, Fertilizer Trade, Catalogue 46, 207; Quebec manufacturers association report, 2001; Gilbert *et al.*, 2005)

L'hypoxie sévère (moins de 30% de saturation en O_2) cause des mortalités massives ou des émigrations de certains poissons ou invertébrés, des changements dans les communautés en favorisant les espèces plus tolérantes, ainsi qu'une baisse de biodiversité et de productivité des écosystèmes (Diaz et Rosenberg 1995; Wu 2002). Dans l'estuaire

maritime du Saint-Laurent, l'analyse des données historiques montre une diminution temporelle de la richesse spécifique et de la diversité de Shannon, ce qui est possiblement attribuable au développement de l'hypoxie dans l'Estuaire du St-Laurent (Bourque 2009). Des changements au niveau des communautés benthiques ont également été détectés, dont une augmentation de la densité de quelques espèces opportunistes vivant à la surface du sédiment. C'est le cas du polychète du genre *Myriochele* (famille des Oweniidae spp.), dont l'abondance a augmenté significativement (près de 8 fois depuis les années 80). Ce polychète est généralement présent dans les premières étapes d'un milieu perturbé par l'hypoxie, il est considéré comme une espèce associée à des milieux enrichis en MO (Lee *et al.* 2006; Gilbert *et al.* 2007; Bourque 2009). C'est également le cas de l'ophiure dépositivore de surface *Ophuira sp.* qui montre une activité importante à la surface du sédiment (Belley *et al.* 2010). De façon générale, la région hypoxique du fond de l'estuaire maritime du St-Laurent est dominée par des espèces dépositivores de surface tolérantes au faible taux d'oxygène (Bourque 2009; Belley *et al.* 2010). La station 23, située au milieu de l'estuaire maritime (**Figure 3**), est particulièrement influencée par la faible concentration en O₂. Elle possède une communauté benthique spécifique, différente de l'estuaire supérieur et du Golfe du Saint-Laurent, dominée principalement par de petits dépositivores de surface et quelques espèces omnivores (Gilbert *et al.* 2007; Bourque 2009).

Étude *in situ* versus en laboratoire

La station 23 dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent est un système adéquat pour évaluer l'impact de matière organique sur l'écosystème benthique. Deux approches sont possibles pour ce type d'étude : *in situ* ou en laboratoire. Si les études *in situ* permettent de travailler directement sur un système naturel, elles demandent cependant la mise en place d'un système et d'une logistique complexe souvent limitant pour pouvoir expérimenter et échantillonner à plusieurs centaines de mètres pendant plusieurs jours, voire plusieurs semaines. Elles peuvent également être influencées par des paramètres environnementaux dont les effets peuvent être difficiles à déconvoluer (température, salinité, abondance des espèces, sources de MO). Les études en laboratoire permettent un plus grand contrôle sur le

milieu expérimental. Le système de benthocosmes en particulier, permet de travailler sur de larges carottes de sédiment intactes qui sont ensuite rapportées au laboratoire. Les paramètres tels que la température, la salinité et la MO ajoutée peuvent donc être contrôlés. Toutefois, il est nécessaire de laisser une période d'adaptation aux organismes qui peuvent avoir été affectés par le stress du transport. Dans certains cas, la diminution de la pression pourrait également avoir un impact (seulement pour les carottes prises à de très grandes profondeurs) (U. Witte, communication personnelle). Afin de ne pas confondre l'impact de l'installation en benthocosmes avec l'hétérogénéité spatiale, il est préférable d'échantillonner également plusieurs carottes en milieu naturel servant de référence. De même, pour identifier l'impact de perturbations de MO, il est nécessaire de comparer les communautés benthiques à celles laissées non perturbées (Underwood 1992).

Le premier système de benthocosmes a été mis en place dans notre laboratoire (Laboratoire d'Écologie Benthique à l'ISMER, Québec, CANADA) par R. Belley et G. Chaillou à partir des travaux de Silverberg et al. (1995). Une série de 7 benthocosmes provenant de la station 23 a été conservée pendant 7 mois à la station aquicole de Pointe-au-Père selon un protocole d'entretien déterminé par R. Belley et G. Chaillou (communication personnelle). Le même système et le même protocole ont ensuite été appliqués pour l'installation et l'entretien d'une deuxième série de benthocosmes qui a été utilisée pour cette étude. À la différence près que le deuxième système d'installation a été divisé en deux circuits fermés afin de séparer les benthocosmes pour les deux fréquences de perturbation testées pendant l'expérience.

L'utilisation des isotopes stables pour l'étude du réseau trophique

Il existe plusieurs méthodes pour évaluer l'impact de perturbations de MO sur les relations trophiques au sein de la communauté benthique. Les méthodes traditionnelles telles que l'observation directe, l'analyse du contenu stomacal ou l'analyse des fèces sont restreintes en raison de l'accessibilité limitée au milieu et des efforts techniques et financiers nécessaires (Aberle et Witte 2003). De plus, elles permettent d'évaluer uniquement la MO ingérée et non la MO assimilée par les organismes. La mise en place des

techniques isotopiques (Peterson et Fry 1987) a permis de créer de nouvelles possibilités dans l'étude des interactions trophiques benthiques (Aberle et Witte 2003). Cette technique permet d'identifier le type de MO assimilée par les organismes en analysant la composition en isotopes stables naturels (C et N) des différents compartiments étudiés. Cette approche est basée sur l'existence d'une relation étroite entre la composition isotopique du consommateur et celle de sa source de nourriture. L'isotope stable du carbone est utilisé pour déterminer la source de MO car ses propriétés font que le ratio isotopique en carbone ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) du consommateur est similaire à celui de sa diète (DeNiro et Epstein 1978). C'est le principe de « on est ce qu'on mange ». À l'inverse, on constate un enrichissement en azote chez le consommateur par rapport à sa diète. Le ratio isotopique en azote ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) a, à la base, été utilisé comme traceur de source de MO en complément de celui du carbone. Par la suite, il a également été utilisé pour estimer la position trophique des consommateurs. L'utilisation de ces deux ratios isotopiques combinés représente donc un outil efficace pour l'étude du réseau trophique (Nadon et Himmelman 2010).

Il existe deux principaux types d'étude utilisant la différence de ratio isotopique entre le consommateur et sa ressource : l'étude des relations trophiques et la reconstitution de la diète animale (Caut *et al.* 2009). Chacun de ces deux types utilise la différence de ratio isotopique entre un consommateur et sa diète appelée facteur d'enrichissement trophique (TEF) ou facteur de fractionnement ($\Delta\delta^{13}\text{C}$ et $\Delta\delta^{15}\text{N}$ pour le carbone et l'azote respectivement). Habituellement, on utilise un facteur de fractionnement de 1‰ pour le $\delta^{13}\text{C}$ et de 3-4‰ pour le $\delta^{15}\text{N}$ (DeNiro et Epstein 1978; Peterson et Fry 1987). Toutefois, des études plus récentes ont mis en évidence que ces estimations des TEF sont sujettes à beaucoup d'incertitude, car la discrimination isotopique peut varier dépendamment de l'espèce, de l'âge et de la taille du consommateur, de l'extraction lipidique, de la composition et de la qualité de la diète et du tissu étudié (Minagawa et Wada 1984; Ben-David et Schell 2001; Vanderklift et Ponsard 2003; Caut *et al.* 2009). Il est donc préférable d'utiliser un TEF correspondant à l'espèce étudiée et à sa diète. C'est pourquoi dans notre

étude, les TEF ont été calculés pour chacune des espèces étudiées, plutôt que tirés de la littérature.

À partir des valeurs des ratios isotopiques, des modèles de mélange ont été développés. Ces modèles permettent d'estimer la contribution des différentes sources à la diète du consommateur. L'utilisation de modèle de mélange requiert des TEF précis (Phillips et Gregg 2001), car une petite variation dans la valeur du TEF utilisé peut induire d'importantes différences dans les résultats générés par le modèle de mélange (Ben-David et Schell 2001). Plusieurs types de modèle de mélange ont été développés et peuvent être utilisés pour l'estimation de la diète des consommateurs. Le modèle de mélange linéaire est basé sur des équations de bilan de masse (Phillips 2001). Ce modèle estime la proportion de chaque source indépendamment du fait que toutes les sources soient utilisées. Le nombre de ratios isotopiques n utilisé dans le modèle (ex. $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, $n=2$) détermine le nombre maximal $n+1$ de sources constituant la diète qui peuvent être prises en compte par le modèle (Phillips et Gregg 2001). Toutefois, ce modèle implique que les contributions en carbone et azote soient similaires pour les différentes sources utilisées (Phillips et Koch 2002), ce qui peut poser problème lorsque les sources composant la diète sont très différentes (chez les omnivores par exemple). Afin de résoudre ce problème, Phillips et Koch (2002) ont développé le modèle linéaire concentration-masse de mélange (« concentration-weighted linear mixing model » en anglais), qui suppose que la contribution de chaque source à la diète est proportionnelle à la masse multipliée par la concentration de l'élément de la source. Ces deux modèles (le modèle de mélange linéaire et le modèle linéaire concentration-masse de mélange) restent toutefois limités par le nombre de sources qui peuvent y être incluses. Pour faire face à ce problème, Phillips et Gregg (2003) ont développé le modèle de mélange IsoSource. Ce modèle évalue toutes les combinaisons de biomasse de chaque source (de 0 à 100%) pour identifier la combinaison dont la somme correspondrait à la valeur isotopique connue du mélange. Ce modèle donne des résultats sous forme de distribution de la fréquence et d'intervalle potentiel de contribution des sources au lieu d'une solution unique. La limitation majeure de tous ces modèles de mélange est qu'ils n'incluent pas l'incertitude et les intervalles de variation des

paramètres, car seule la valeur moyenne est prise en compte (Layman *et al.* 2011). Un autre type de modèle, le modèle Bayésien a donc été mis en place, basé sur une série d'équations linéaires liées et qui utilise la technique statistique Bayésienne pour identifier les proportions des contributions des différentes sources (Moore et Semmens 2008; Jackson *et al.* 2009; Parnell *et al.* 2010; Solomon *et al.* 2011). Le modèle Bayésien donne une distribution de probabilités des contributions des sources composant la diète. Le choix du modèle dépend des différents paramètres connus et de l'utilisation des résultats. Car si les modèles les plus complexes (IsoSource et modèle Bayésien) semblent plus proches de la réalité, leurs résultats sont également plus complexes et sont moins aisés à interpréter. Quel que soit le modèle choisi, la précision des paramètres utilisés, tels que le TEF est très importante afin d'obtenir des résultats concrets (Caut *et al.* 2008). Dans notre étude, le modèle de mélange linéaire a été utilisé pour sa facilité d'utilisation et d'interprétation.

Objectif et Hypothèses

Le St-Laurent est un écosystème important qui abrite une grande diversité d'espèce marine. Il est également une ressource essentielle pour la province du Québec. Comprendre l'impact de perturbation sur l'écosystème benthique de l'estuaire du St-Laurent est important pour la gestion de cet écosystème et la protection de ses ressources.

L'objectif général de ce projet est d'évaluer l'impact d'une perturbation constante et d'une perturbation sporadique d'intensité « naturelle » de MO sur l'écosystème benthique de l'estuaire du Saint-Laurent. Cette étude a pour objectif plus spécifique de mettre en évidence l'impact de ces deux fréquences de perturbations sur la communauté benthique : sa structure et son système trophique. Pour répondre à cet objectif, une expérience de perturbation de MO a été menée en laboratoire sur des benthocosmes provenant de l'Estuaire du Saint-Laurent. La structure de la communauté benthique a été étudiée ainsi que l'utilisation des sources de MO par les organismes à l'aide de l'outil isotopique. Les 3 compartiments de la communauté benthique ont été étudiés : les bactéries, la méiofaune et la macrofaune. Nos hypothèses sur l'influence de perturbations constante et sporadique de MO sur chacun des compartiments sont :

- Pour les bactéries : une augmentation importante et rapide (visible après quelques jours) de l'abondance bactérienne, mais qui ne dure pas (retour à l'abondance initiale avant la fin des 21 jours d'expérience) pour la perturbation sporadique. Et une augmentation moins intense de l'abondance bactérienne, mais qui va perdurer tout le temps de l'expérience dans le cas de la perturbation constante.
- Pour la méiofaune : une assimilation rapide de la MO ajoutée par la méiofaune, qui se traduit par une signature isotopique des organismes proche de celle de la MO ajoutée (pauvre en ^{13}C), lors de la perturbation sporadique. Et une assimilation moins importante de la MO lors de la perturbation constante.
- Pour la macrofaune : dans le cas de la perturbation sporadique, on s'attend à une augmentation de l'hétérogénéité de la communauté macrofaunique dans les benthocosmes par rapport au milieu naturel et à l'état initial (T0) et à ce que la MO ajoutée soit surtout utilisée par les consommateurs primaires. Dans le cas de la perturbation constante, on s'attend à une homogénéisation de la communauté macrofaunique dans les benthocosmes par rapport au milieu naturel et à l'état initial (T0) et à ce que la MO ajoutée soit assimilée par les espèces des différents niveaux trophiques (consommateur primaires et secondaires).

MATERIELS ET METHODES

Cette section présente l'ensemble de l'expérience de perturbation de matière organique (MO) qui a été effectuée sur les benthocosmes en laboratoire.

Prélèvement et approche expérimentale

Prélèvement et installation des benthocosmes

Dix carottes de sédiment de 0,125 m³ ont été récoltées à l'aide d'un carottier boîte USNEL lors de la Mission Hypoxie 2010 à bord du R/V Coriolis II en juillet 2010 à la station 23 (48°42.08'N/68°39.0'W; 335 m de profondeur) située au milieu du Chenal Laurentien (Québec, CANADA) (**Figure 3**). Deux carottes ont servi de référence du milieu naturel et ont été échantillonnées et analysées avec les mêmes protocoles que ceux utilisés durant l'expérience (voir **Échantillonnage et traitements analytiques**). Les huit autres carottes ont été échantillonnées avec des boîtes de plexiglas sans fond insérées dans le carottier-boîte et ont ensuite été placées dans deux séries de bassins isothermes (123 x 72 x 84,5 cm) installés à la station aquicole de Pointe-au-Père (Québec, CANADA) (**Figure 4**).

La circulation dans chaque série de bassins était en circuit fermé, sous température et salinité contrôlées ($T=4^{\circ}\text{C}$ et $S=34,5-35,5$). L'eau des bassins était renouvelée de moitié (environ 100 L) toutes les semaines et de la MO sous forme de pâte d'algue *Nannochloropsis* (NutrOcéan, QC, CANADA) était ajoutée dans chaque benthocosme, équivalent à un apport de $184 \text{ mg.C.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ (R. Belley, communication personnelle). Les benthocosmes ont été maintenus sous ces conditions contrôlées entre juillet 2010 et janvier 2011 (soit 7 mois). Avant le début de l'expérience, un système de bulleur d'air a été installé dans chaque benthocosme afin d'éviter l'anoxie pendant l'expérience. Un benthocosme dans chaque série a également été divisé en deux par une plaque de plexiglas afin de permettre un temps d'échantillonnage supplémentaire.

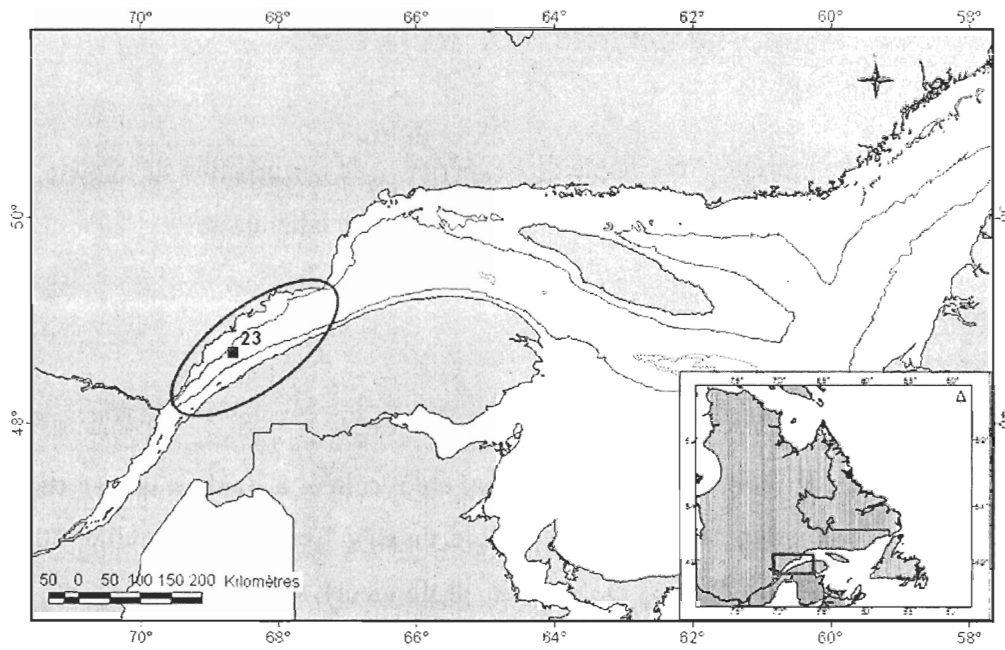


Figure 3. Localisation de la station 23 dans le Chenal Laurentien, Québec, Canada

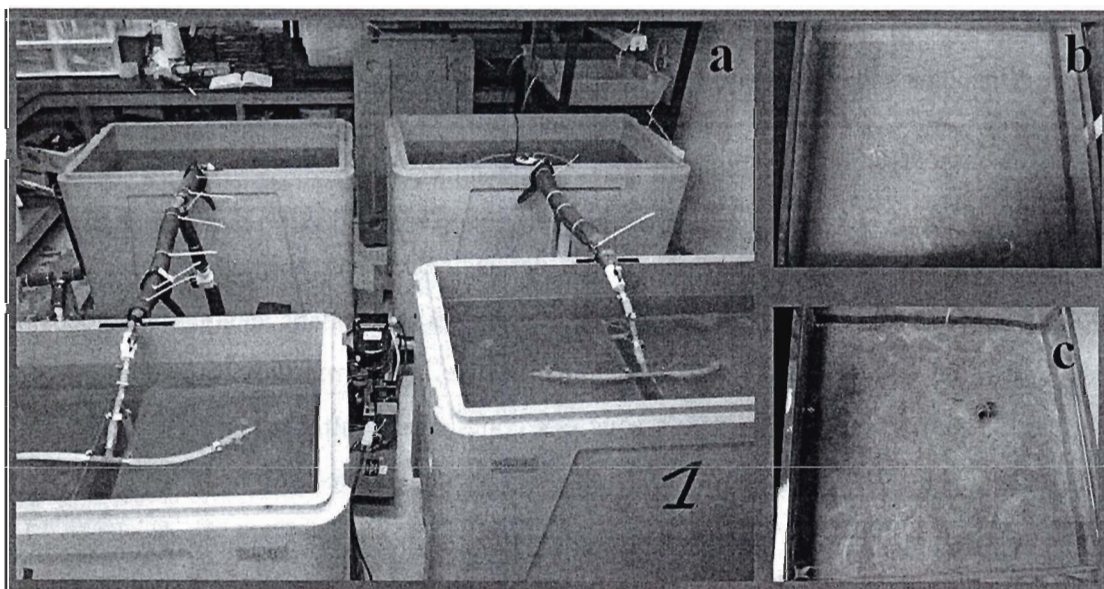


Figure 4. Photographies (a) du système de benthocosmes et (b) et (c) de deux exemples de benthocosmes

Expérience de perturbation de matière organique

L'expérience a consisté à induire deux perturbations de MO, soit un apport de 300 mg.C.m⁻².jour⁻¹, équivalent à la quantité de MO arrivant sur le fond (soit environ 17% de la production primaire de surface d'après Wollast, 1998) pour la production phytoplanctonique de l'année 2002 (de mai à août) (Starr *et al.* 2004). Chacune des deux perturbations a été appliquées avec une fréquence différente : une constante (tous les jours) et une sporadique (une seule fois au début) (**Figure 5**). L'expérience a duré 22 jours (du 24 Janvier au 15 Février 2011) et la MO utilisée était un concentré d'algues de l'espèce *Isochrysis sp.* (Reed Mariculture, CA, USA) ($\delta^{13}\text{C} = -39,06\text{‰}$ et $\delta^{15}\text{N} = 4,39\text{‰}$) dont la signature isotopique était significativement différente de celle de la pâte d'algue *Nannochloropsis* ($\delta^{13}\text{C} = -17,28\text{‰}$ et $\delta^{15}\text{N} = -0,67\text{‰}$).

La perturbation constante (PC) a été appliquée dans la première série de 4 benthocosmes. Une dose régulière et quotidienne de MO a été ajoutée dans chaque benthocosme de cette série, pendant 20 jours (de J-0 à J-19), à l'exception des jours J-1, J-10 et J-20, où des incubations ont été effectuées par A. Mouret (voir Annexe III). La deuxième série de 4 benthocosmes a été exposée à une perturbation sporadique (PS). Une seule dose, équivalent à l'ensemble des doses données lors de la PC a été ajoutée dans chaque benthocosme au premier jour de l'expérience (J-0). Chaque jour, 1/8 de l'eau de chaque bassin était renouvelée et les paramètres de température et de salinité contrôlés. (T= 4°C et S= 34,5-35,5).

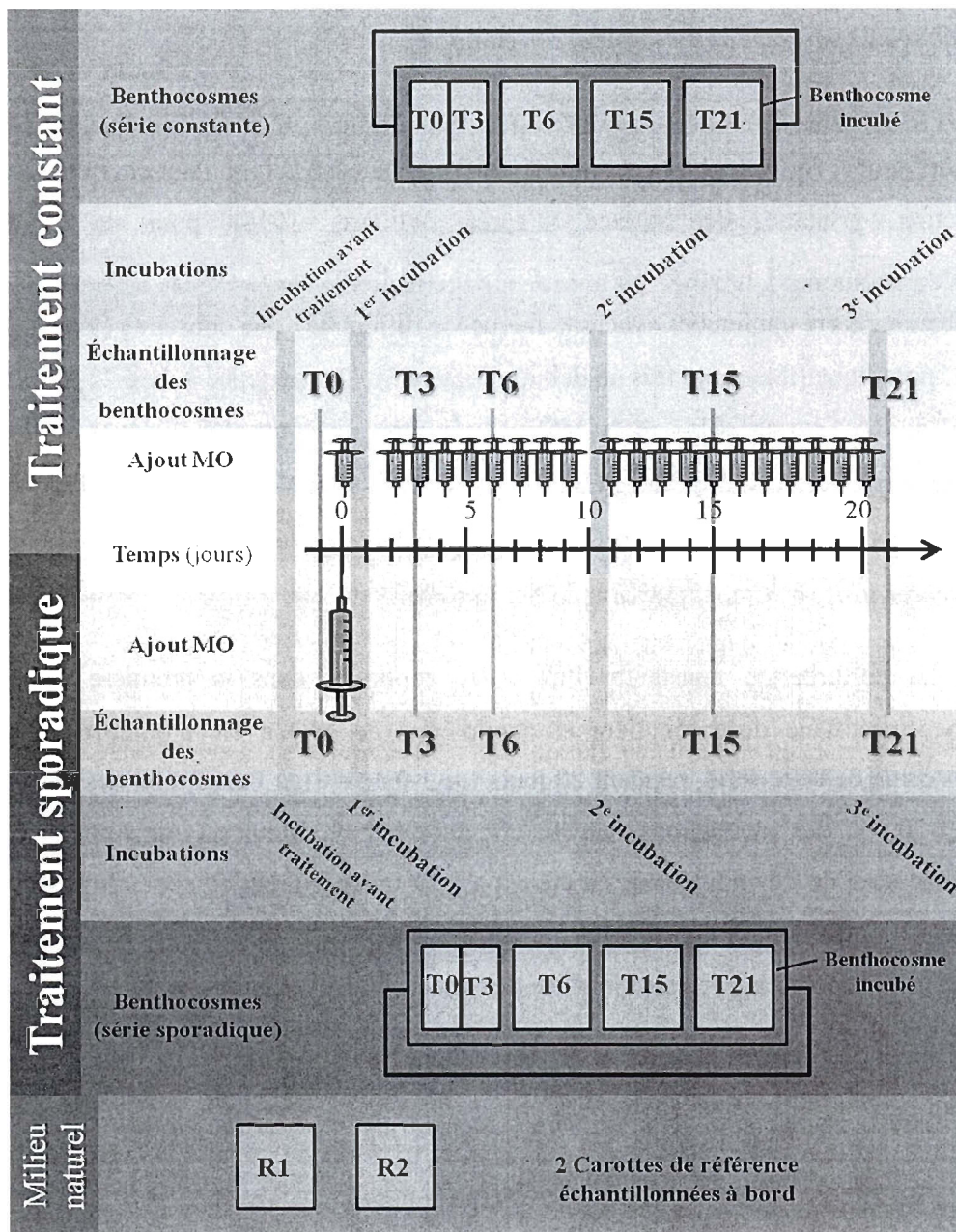


Figure 5. Schéma de l'expérience de perturbation de matière organique pour la perturbation constante et sporadique. R1 et R2 correspondent aux carottes Références prélevées et échantillonnées à la station 23. T0, T3, T6, T15 et T21 représentent les temps auxquels les benthocosmes des séries constante et sporadique ont été échantillonnés, soit avant, puis 3, 6, 15 et 21 jours après le début des perturbations respectivement.

Échantillonnage et traitements analytiques

Échantillonnage des benthocosmes

L'échantillonnage des benthocosmes a été effectué simultanément dans chaque traitement, à 5 temps différents : avant le début des perturbations (T0), puis à 3 jours (T3), 6 jours (T6), 15 jours (T15) et 21 jours (T21) après le début des perturbations. À T0 et T3, un demi-benthocosme a été échantillonné pour chaque traitement. À T6, T15 et T21, un benthocosme entier a été échantillonné pour chaque traitement (**Figure 5**). Pour chaque benthocosme, à chaque temps et pour chaque traitement, 5 compartiments ont été échantillonnés (**Tableau 1**):

1- La matière organique particulaire en suspension (MOPS) : La MOPS de l'eau de fond de la station 23, de l'eau surnageante des benthocosmes et de l'eau de la station qui était ajoutée dans les bassins ont été échantillonnées en filtrant sur des filtres GF/F 0,7µm de 21 mm préalablement brûlés. Les filtres ont ensuite été conservés au congélateur à -20°C.

2- Le sédiment : Deux petites carottes cylindriques (2,6 cm de diamètre et 8 cm de hauteur) ont été collectées dans chaque benthocosme. Chaque carotte a été découpée tous les demi-centimètres jusqu'à 2 cm, puis tous les centimètres jusqu'à la fin de la carotte. Les échantillons ont été conservés au congélateur à -20°C.

3- Les bactéries dans le sédiment: Deux petites carottes cylindriques ont été collectées et découpées comme précédemment dans chaque benthocosme. Les échantillons ont été conservés au congélateur à -80°C.

4- La méiofaune : Dix autres carottes ont été prises, découpées selon le même protocole et conservés au congélateur -20°C.

5- La macrofaune: Le reste du benthocosme a été tamisé, jusqu'à 15 cm de profondeur, sur un tamis de 500 µm pour récupérer la macrofaune. Les échantillons ont été placés dans des pots en verre pour être triés et identifiés immédiatement après.

Abondance de la faune benthique

Abondance des bactéries dans le sédiments

Le protocole de Piot (2012) a été utilisé pour extraire les bactéries du sédiment avant d'être analysées à l'aide d'un cytomètre en flux analyseur-trieur Epics Altra (Beckman Coulter) afin d'évaluer l'abondance bactérienne. Dans le protocole, une sonde à sonication Sonicator ultrasonic processor XL (Mandel scientific company) a été utilisée à la place du bain à sonication. Les analyses ont été faites par Florent Malo (étudiant-stagiaire sous la direction de G. Chaillou) en juin-juillet 2012. Les résultats préliminaires sont présentés en annexe I.

Abondance de la méiofaune

Les échantillons de méiofaune ont été décongelés et colorés au Rose de Bengale qui se fixe sur le matériel vivant, ce qui permet de distinguer les organismes « vivants » des morts. Les individus sont ainsi comptés et identifiés par groupes : Foraminifère, Copépode et Nématode. Les résultats préliminaires sont présentés en annexe II.

Abondance de la macrofaune

Seuls les polychètes ont été identifiés suite au tri de la macrofaune. Le reste de la macrofaune a été congelé à -80°C pour une identification ultérieure. La macrofaune a été identifiée jusqu'à l'espèce quand cela était possible.

Traitement et analyse isotopique des différents compartiments

Les échantillons de MOPS, sédiment, méiofaune et macrofaune ont également été traités dans l'optique d'analyses isotopiques (**Tableau 1**). Les échantillons susceptibles de contenir des carbonates ont dû être séparés en deux, car l'analyse de la signature en ^{13}C nécessite de retirer les carbonates des échantillons. Toutefois, l'acidification des échantillons influe également sur la signature en ^{15}N , c'est pourquoi une partie de chaque échantillon a été gardée intacte pour l'analyse de la signature en ^{15}N (Carabel *et al.* 2006).

Traitement de la MOPS et du sédiment

Les échantillons de MOPS (filtres) et de sédiment ont été lyophilisés pendant 48h. Les échantillons de MOPS ont été acidifiés avec du HCl 2N afin d'éliminer les carbonates. Les échantillons de sédiment ont été broyés et chaque échantillon de sédiment a été séparé en deux, une partie a été acidifiée avec du HCl 1N et l'autre non. Tous les échantillons ont ensuite été encapsulés dans des capsules d'étain pour effectuer des analyses isotopiques sur le C et le N.

Traitement de la macrofaune

Les neuf espèces principales de la macrofaune benthique ont été sélectionnées pour les analyses isotopiques : *Amphiura sp.* (échinoderme), *Anobothrus gracilis* (polychète), *Ceratocephale loveni* (polychète), Cirratulidae spp. (polychète), *Harpinia sp.* (crustacé), *Neoleanira tetragona* (polychète), Oweniidae spp. (polychète), *Terebellides stroemii* (polychète) et *Thyasira sp.* (bivalve). Pour effectuer ces analyses isotopiques, certains individus ont dû être placés ensemble dans un même échantillon afin d'avoir suffisamment de matière (0,5 mg de masse sèche minimum). Pour les polychètes, les crustacés et les échinodermes, les individus ont été pris en entier, sauf pour l'oursin *Brisaster fragilis* où seul le corps mou intérieur a été pris. Chez les bivalves, la coquille a été retirée pour ne garder que le corps mou. Tous les individus ont été analysés avec le tube digestif plein (pas de jeûne).

Les échantillons ont été lyophilisés pendant 48h puis broyés pour homogénéiser l'échantillon. Les échantillons d'échinodermes, de bivalves et de crustacés ont été séparés en deux. Une partie a été directement encapsulée. L'autre partie des échantillons a été acidifiée avant l'encapsulation, avec du HCl 1N pour les bivalves et les crustacés et avec du HCl 2N pour les échinodermes afin d'éliminer toute trace des carbonates contenus dans les coquilles et les carapaces (Nadon et Himmelman 2010). Les échantillons de polychètes ont été encapsulés en entier sans acidification, car ils ne contenaient pas de carbonate de calcium.

Traitement de la méiofaune

Les échantillons de méiofaune conservés à -20°C ont été décongelés dans la glace avant d'être triés. Sous la loupe binoculaire, seuls les individus qui « semblaient vivants » (d'aspect intact et contenant du cytoplasme dans le cas des foraminifères) ont été extraits de l'échantillon (Moodley *et al.* 2002) et placés successivement dans deux bains d'eau déionisée afin d'éliminer toute trace de sédiment. Les individus de chaque groupe (Foraminifères, Copépodes et Nématodes) ont ensuite été placés dans une capsule d'étain et mis à sécher à l'étuve à 60°C pendant 24h pour l'analyse isotopique. Néanmoins, la quantité de matière contenue dans les capsules n'était pas suffisante pour être détectée par le spectromètre de masse (0,5 mg de masse sèche minimum). L'analyse isotopique de la méiofaune n'a donc pas donné de résultat.

Analyse isotopique

Les analyses isotopiques du C et du N des échantillons ont été faites avec un spectromètre de rapport isotopique de masse en flux continu (CF-IRMS, Delta plus XP, ThermoFinnigan) couplé à un analyseur élémentaire (COSTECH 4010, Costech Analytical) au laboratoire de Spectrométrie de l'ISMER (Université du Québec à Rimouski, QC, Canada). Les ratios isotopiques $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ sont exprimés en partie pour mille (‰) selon l'équation standard suivante :

$$\delta X = [(R_{\text{échantillon}}/R_{\text{standard}})-1] \times 1000$$

où X équivaut au ^{13}C ou au ^{15}N et R est le ratio $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ou $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ correspondant. Les standards de laboratoire utilisés pour le ^{13}C sont la Caffeine (-33,79‰), le MHB (-24,31‰) et Nannochloropsis (-18,06‰) et pour le ^{15}N , la Caffeine (-11,42‰) et le MHB (6,31‰). Ces standards de laboratoire ont été calibrés par rapport au standards généraux (PDB pour le ^{13}C et au N_2 atmosphérique pour le ^{15}N). L'erreur analytique des standards internes (n=50) était de l'ordre de 0.4‰ et 0.2‰ pour le $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ respectivement.

Tableau 1. Récapitulatif du mode d'échantillonnage, des traitements et des analyses des 5 différents compartiments. A= Acidifié et NA= Non Acidifié

Échantillons	Mode d'échantillonnage	Traitements				Analyses	
		Extraction/Tri	Identification	Déshydratation	Sous-échantillons		
MOPS	Eau surnageante filtrée sur GF/F 0,7 μ m			Lyophilisation 48h		HCl 2N	$\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, C/N
Sédiment	Carotte découpée tous les demi cm jusqu'à 2 cm puis tous les cm			Lyophilisation 48h	sédiment A sédiment NA	HCl 1N	$\delta^{13}\text{C}$, C/N $\delta^{15}\text{N}$, C/N
Macrofaune	Tamisage du benthocosme sur 15 cm	Tri	à l'espèce	Lyophilisation 48h	Polychète		$\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, C/N et abondance
					Échinoderme A	HCl 2N	$\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, C/N et abondance
					Échinoderme NA		$\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, C/N et abondance
					Crustacés A	HCl 1N	$\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, C/N et abondance
					Crustacés NA		$\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, C/N et abondance
					Bivalves A	HCl 1N	$\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, C/N et abondance
Bivalves NA		$\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, C/N et abondance					
Méiofaune	Carotte découpée tous les demi cm jusqu'à 2 cm puis tous les cm	Extraction	au groupe	Étuve à 60°C 24h			Quantité de matière insuffisante pour l'analyse isotopique
		Coloration au Rose de Bengale	au groupe				Abondance
Bactérie dans le sédiment	Carotte découpée tous les demi cm jusqu'à 2 cm puis tous les cm	Extraction					Abondance bactérienne

Analyses des données

Indices de similarité

À partir des valeurs d'abondance des espèces de la communauté macrofaunique, une matrice de similarité Bray-Curtis a été établie entre les différents échantillons sous le logiciel PRIMER. Les indices de similarité entre les échantillons ont ensuite été calculés avec une méthode de regroupement agglomérative hiérarchique à lien complet (« complete linkage » en anglais).

Les sources de matière organique

L'analyse des données isotopiques a été faite à partir des valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ des échantillons acidifiés et de celles en $\delta^{15}\text{N}$ des échantillons non acidifiés (excepté pour les échantillons de MOPS qui ont tous été acidifiés et ceux de polychètes qui n'ont pas été acidifiés).

Cinq sources de MO présentes avant et/ou pendant l'expérience ont été analysées :

1- Le « sédiment naturel » correspond à la MO contenue dans les 2 premiers centimètres du sédiment des carottes de référence prélevées à la station 23 dans l'estuaire du Saint-Laurent. Cette source est susceptible d'être toujours présente dans les sédiments lors de l'expérience.

2- La « MOPS de l'eau de la station » est la MO contenue dans l'eau qui est ajoutée régulièrement dans les bassins à la station aquicole de Pointe au père. Cette MO se retrouve dans l'eau surnageante des benthocosmes, mais elle est également susceptible de se déposer à la surface du sédiment.

3- « *Nannochloropsis* » est la pâte d'algues qui a été utilisée afin de maintenir les benthocosmes dans de bonnes conditions pendant 7 mois avant l'expérience (son ajout a été arrêté avant le début de l'expérience).

4- « *Isochrysis* » est le concentré d'algues qui a été ajouté pour l'expérience, ce qui signifie qu'elle n'est pas présente au T0.

5- La source « Polychète » est un mélange des signatures isotopiques de trois taxons de polychètes (*Anobothrus gracilis*, Cirratulidae spp. et Owenidae spp.) susceptibles d'être des proies pour les espèces omnivores (Phillips *et al.* 2005).

Les facteurs de fractionnement

Les signatures isotopiques des consommateurs ont été corrigées avec un facteur de fractionnement (TEF) afin de pallier à la variation de la signature isotopique des consommateurs lors de l'assimilation des sources consommées. Par définition, un TEF se détermine de la façon suivante (Aberle et Malzahn 2007):

$$\text{TEF} = \delta_{\text{consommateur}} - \delta_{\text{source}}$$

où δ équivaut à la signature isotopique en $\delta^{13}\text{C}$ ou en $\delta^{15}\text{N}$. La détermination d'un TEF précis nécessite une étude expérimentale spécifique pour évaluer l'assimilation totale ou partielle de la source par le consommateur. Toutefois, aucune étude n'a déterminée de TEF précis pour les différentes espèces étudiées et le types de sources utilisées. Pour palier à cette lacune, lors de notre expérience nous avons pu estimer les différents TEF à partir du mélange de sources sur lequel se nourrissaient les consommateurs. Bien que ces estimations ne soient pas aussi précises que celles obtenue grâce à une étude expérimentale spécifique, on est confiant que ces estimations sont suffisamment justes pour être utilisées dans notre étude.

Les estimations des TEF ont donc été calculées en prenant en compte l'espèce du consommateur et le mélange de sources sur lequel il se nourrissait avant le début des perturbations :

$$\text{TEF}_{\text{espèce}} = \delta_{\text{espèce à T0}} - \delta_{\text{mélange à T0}}$$

où δ équivaut à la signature isotopique en $\delta^{13}\text{C}$ ou en $\delta^{15}\text{N}$. Le mélange utilisé dépend du mode alimentaire du consommateur : la MOPS de l'eau surnageante des benthocosmes pour les suspensivores, le sédiment des benthocosmes pour les dépositivores, le sédiment et les polychètes pour les omnivores et le sédiment et la MOPS pour les filtreurs-dépositivores.

Estimation de la contribution des sources à la diète des consommateurs

Pour évaluer les contributions des différentes sources à la diète des consommateurs, le modèle SIAR (Stable Isotope Analysis in R), basé sur le modèle Bayésien, a tout d'abord été utilisé. Toutefois, les résultats obtenus à l'aide de ce modèle n'étaient pas crédibles, car ils donnaient un intervalle de contribution très large (de 0 à 60%) et identique quelle que soit la source. Un autre modèle a donc été utilisé : le modèle de mélange linéaire.

Le modèle de mélange linéaire permet d'estimer la contribution de 3 sources à la diète des consommateurs à partir des données isotopiques en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ du consommateur et des sources. Ce modèle se présente comme un système à 3 équations et 3 inconnues :

$$\left\{ \begin{array}{l} \delta^{13}\text{C}_{\text{consommateur}} = \mathbf{a} \delta^{13}\text{C}_{\text{source 1}} + \mathbf{b} \delta^{13}\text{C}_{\text{source 2}} + \mathbf{c} \delta^{13}\text{C}_{\text{source 3}} \\ \delta^{15}\text{N}_{\text{consommateur}} = \mathbf{a} \delta^{15}\text{N}_{\text{source 1}} + \mathbf{b} \delta^{15}\text{N}_{\text{source 2}} + \mathbf{c} \delta^{15}\text{N}_{\text{source 3}} \\ \mathbf{a} + \mathbf{b} + \mathbf{c} = 1 \end{array} \right.$$

où a, b et c représente respectivement la contribution des sources 1, 2 et 3. Ce même principe est utilisé dans la construction de diagrammes ternaires et permet de distinguer et quantifier la contribution des différentes sources de matière en milieu benthique (Magen *et al.* 2010). Dans notre étude, les 3 sources *Isochrysis*, *Nannochloropsis* et Sédiment/MOPS ont été sélectionnées pour les dépositivores de surface, suspensivores et filtreurs. Pour les omnivores, les sources *Isochrysis*, Polychète et Sédiment/MOPS ont été sélectionnées. Les sources du sédiment naturel et de la MOPS de l'eau de la station ont été combinées (moyenne) en une même source (Sédiment/MOPS) car elles avaient une signature

isotopique similaire (Phillips *et al.* 2005) et la source Nannochloropsis n'a pas été retenue dans les 3 sources possibles pour les omnivores car elle apparaît comme moins utilisée que le sédiment/MOPS et que les polychètes. Les résultats obtenus avec ce modèle sont des estimations (%) et non des valeurs exactes.

CHAPITRE 1: IMPACT DE PERTURBATIONS SPORADIQUES ET CONSTANTES DE MATIERE ORGANIQUE SUR LA COMMUNAUTE MACROFAUNIQUE BENTHIQUE

1.1 INTRODUCTION

L'écosystème des fonds marins est étroitement lié aux arrivées de matériel qui sédimente le long de la colonne d'eau. L'augmentation du flux de matière organique (MO) sur le fond marin dû à des facteurs naturels ou anthropiques a un impact significatif sur la communauté benthique (Pearson et Rosenberg 1978). Ces changements se traduisent par une perte des espèces les plus sensibles (par mortalité ou migration) pour faire place à des espèces opportunistes souvent plus petites avec des cycles de vie courts. On observe également une diminution des suspensivores, remplacés par des dépositivores. Dans les zones les plus perturbées, une très grande quantité de MO peut entraîner l'anoxie où toute la faune disparaît. On peut distinguer deux types de perturbations selon leurs fréquences: les perturbations sporadiques (PS) et les perturbations constantes (PC) (Glasby et Underwood 1996). Une PS est une perturbation qui survient pendant un temps court (ex. floraison phytoplanctonique, tempêtes, crue). À l'inverse, une PC peut être plus ou moins intense, mais va perdurer dans le temps (ex. : rejet d'eau usée, décharge de rivière). De nombreuses études ont évalué l'impact de perturbations de MO sur la communauté benthique, mais en ciblant leur recherche sur une fréquence de perturbation en particulier (constante ou sporadique). La MO étant à la base du réseau trophique benthique, les perturbations de matière organique influencent particulièrement les relations trophiques des organismes et doivent donc être considérées de la même manière que l'analyse des changements dans la communauté benthique (Pearson et Rosenberg 1978). Pourtant, peu d'études prennent en compte ces deux éléments simultanément.

Les isotopes stables sont un outil efficace dans l'analyse des interactions trophiques comparativement aux techniques traditionnelles relativement limitées (observations directes, analyse du contenu stomacal ou des fèces). Depuis sa mise en place par Peterson et Fry, (1987), l'utilisation des isotopes stables de l'azote et du carbone n'a cessé d'augmenter en particulier dans l'étude de la structure trophique et du fonctionnement des écosystèmes marins (Chouvelon *et al.* 2012). L'analyse du ratio isotopique du carbone ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) est généralement utilisée pour déterminer la source de MO, car le ratio isotopique en carbone est similaire entre le consommateur et sa diète (DeNiro et Epstein 1978). À l'inverse, le consommateur montre un enrichissement en azote par rapport à sa diète (DeNiro et Epstein 1978; Peterson et Fry 1987). L'analyse du ratio isotopique de l'azote ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) permet donc de déterminer la position trophique du consommateur. La différence de ratio isotopique entre un consommateur et sa diète est appelée facteur d'enrichissement trophique (TEF) ou facteur de fractionnement ($\Delta\delta^{13}\text{C}$ et $\Delta\delta^{15}\text{N}$ pour le carbone et l'azote respectivement). Il existe plusieurs TEF dans la littérature (DeNiro et Epstein 1978; Vander Zanden et Rasmussen 2001; Post 2002; McCutchan *et al.* 2003; Vanderklift et Ponsard 2003; Caut *et al.* 2009). Toutefois, certaines études ont déterminé que de nombreux facteurs tels que l'espèce, l'âge et la taille du consommateur, l'extraction lipidique, la composition et la qualité de la diète et le tissu étudié pouvaient faire varier la valeur du TEF (Minagawa et Wada 1984; Ben-David et Schell 2001; Vanderklift et Ponsard 2003; Caut *et al.* 2009). Il est donc préférable d'utiliser un TEF correspondant à l'espèce étudiée et à sa diète, plutôt qu'un TEF général tiré de la littérature (Caut *et al.* 2008). À partir des valeurs isotopiques des consommateurs et des sources, ainsi que des TEF, on peut utiliser un modèle de mélange permettant d'estimer les contributions des différentes sources à la diète du consommateur. La précision des paramètres utilisés est très importante afin d'obtenir des résultats concrets.

L'estuaire maritime du Saint-Laurent (Québec, Canada) connaît depuis les années 1930 une diminution du taux d'oxygène de la masse d'eau de fond conduisant aujourd'hui à un état d'hypoxie du fond du chenal Laurentien ($> 300\text{m}$) (Gilbert *et al.* 2005). L'installation de l'état d'hypoxie est due en majorité à un changement dans la proportion

des masses d'eau de fond entrant dans le chenal Laurentien, avec une augmentation de l'apport en eau plus chaude et pauvre en oxygène du *Gulf Stream* au détriment de l'apport en eau froide et bien oxygénée du courant du Labrador (Gilbert *et al.*, 2005, 2007). L'hypothèse d'un flux accru de MO vers le fond marin a été avancée pour expliquer une partie de cette diminution de l'oxygène (Benoit *et al.* 2006; Thibodeau *et al.* 2006; Gilbert *et al.* 2007). Ce phénomène serait d'ordre naturel avec une augmentation de la production primaire et d'ordre anthropique favorisé par un enrichissement en nitrate et en phosphate provenant du bassin versant du Saint-Laurent, avec également l'augmentation de l'apport terrigène transporté par les rivières et l'activité humaine qui se développe sur les côtes du Saint-Laurent. Sous l'influence de l'hypoxie et de l'eutrophisation, des changements ont été constatés au niveau de la communauté benthique du chenal Laurentien du Saint-Laurent, tel qu'une diminution de la richesse spécifique et de la diversité de Shannon (Bourque 2009; Belley *et al.* 2010). L'augmentation de quelques espèces opportunistes a également été détectée telle que le polychète dépositivore de surface du genre *Myriochele* (famille des Oweniidae spp.), considéré comme une espèce associée à des milieux à fort enrichissement en MO (Gilbert *et al.* 2007; Bourque 2009). La communauté benthique du St-Laurent s'est lentement adaptée aux conditions difficiles d'hypoxie. De plus, l'arrivée et l'établissement d'espèces opportunistes de foraminifère indiquerait un changement dans le flux de matière organique dans l'Estuaire du St-Laurent (Thibodeau *et al.* 2006).

L'objectif de cette étude est d'évaluer l'impact d'une perturbation sporadique versus une perturbation constante de MO sur la communauté benthique. Plus spécifiquement, cette étude vise à évaluer les changements au niveau de la structure de la communauté benthique perturbée et également sa capacité à assimiler une quantité de MO ajouté équivalente à une floraison phytoplanctonique. Pour ce faire, la communauté benthique de la station 23 du Chenal Laurentien a été sélectionnée car c'est déjà le site de plusieurs études (Benoit *et al.* 2006; Bourque 2009; Belley *et al.* 2010; Mucci *et al.* 2011) et qui de plus, pourrait potentiellement être affecté par ce type de perturbation. Le substrat meuble de la station 23 a permis le prélèvement de sédiment qui ont été rapportés au laboratoire pour l'expérience dans des benthocosmes. Les techniques isotopiques ont été utilisées afin de pouvoir évaluer

l'utilisation de la MO par les organismes. On estime que la PS devrait être subit comme un choc intense par la communauté benthique, ce qui pourrait entraîner un bouleversement important dans sa composition (perte d'espèce). Tandis que la PC étant une perturbation plus stable de longue durée, la communauté benthique devrait s'équilibrer. Les hypothèses testées sont : (i) une homogénéisation de la composition de la communauté macrofaunique dans le cas de la PC et a une augmentation de l'hétérogénéité pour la PS; (ii) la signature isotopique de la macrofaune devrait tendre vers la valeur de la signature isotopique de la MO ajoutée (pauvre en ^{13}C); (iii) toutefois, la MO ajoutée serait fortement utilisée par quelques espèces (les consommateurs primaires) lors de la PS, tandis que lors de la PC, la MO ajoutée sera utilisée dans des proportions moindre mais par un plus grands nombres d'espèces.

1.2 MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le détail des prélèvements, de l'approche expérimentale, de l'échantillonnage et des analyses ont été présentés dans la section « *MATÉRIEL ET MÉTHODES* » précédente. Seules les sections « *Abondance des bactéries* », « *Abondance de la méiofaune* » et « *Traitement de la méiofaune* » du *MATÉRIEL ET MÉTHODES* ne sont pas concernées dans ce chapitre.

1.3 RÉSULTATS

Analyses des sources de matière organique

Les signatures isotopiques en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des différentes sources de MO analysées sont présentées dans le **Tableau 2**. Les sources du sédiment naturel et de la matière organique particulaire en suspension (MOPS) de la station ont des signatures en $\delta^{13}\text{C}$ très proches, même si la signature en $\delta^{15}\text{N}$ de la MOPS de la station est un peu plus élevée que

celle du sédiment naturel. Ces deux sources se retrouvent donc fortement corrélées ce qui rend leur distinction difficile dans les analyses. La pâte d'algue *Nannochloropsis* est plus enrichie en ^{13}C mais plus appauvrie en ^{15}N que le sédiment naturel et de la MOPS de la station. Elle est donc bien distincte des autres sources. À l'opposé, on retrouve la signature d'*Isochrysis* elle aussi bien distincte des autres sources, car très appauvrie en ^{13}C .

Tableau 2. Signature isotopique moyenne $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (en ‰) et pourcentage d'azote total et de carbone organique des différentes sources de matière organique (moyenne \pm écart-type)

Source de matière organique	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	% C_{org}	% N_{tot}
<i>Isochrysis</i>	-39,06 \pm 0,30	4,39 \pm 0,38	10,72 \pm 1,14	1,22 \pm 0,10
<i>Nannochloropsis</i>	-17,28 \pm 0,13	-0,67 \pm 0,10	60,02 \pm 0,51	6,76 \pm 0,09
MOPS de l'eau de la station	-24,34 \pm 0,67	6,68 \pm 1,60	90,29 \pm 0,30	9,71 \pm 0,31
Sédiment naturel	-24,33 \pm 0,39	6,20 \pm 0,87	1,34 \pm 0,11	0,16 \pm 0,007
MOPS du milieu naturel	-22,10 \pm 2,86	3,96 \pm 2,61	91,43 \pm 0,84	8,57 \pm 0,84
Polychète	-20,46 \pm 0,72	10,70 \pm 1,39	44,07 \pm 6,29	9,60 \pm 1,14

Signature isotopique de la MOPS et du sédiment

La MOPS dans l'eau surnageante des benthocosmes (**Figure 6**) à T0 a une signature isotopique en ^{13}C (-23.69 \pm 0.41‰ pour la PC et -23.80 \pm 0.85‰ pour la PS) plus appauvrie que la MOPS du milieu naturel (-22,10 \pm 2,86‰), mais une signature en ^{15}N (5.00 \pm 2.27‰ pour la PC et 5.75 \pm 0.93‰ pour la PS) plus enrichie que celle du milieu naturel (3,96 \pm 2,61‰). Les deux signatures à T0 (PC et PS) se retrouvent proches de celle de la MOPS de l'eau de la station et du sédiment naturel. Lors des deux perturbations, la signature isotopique de la MOPS des benthocosmes s'appauvrit légèrement en ^{13}C . L'appauvrissement maximal se trouve à T3 (-27.42 \pm 1.60‰) pour la PC et à T15 (-

26.12±1.08‰), bien que les signatures à T3 et T6 soient très proches (-26,11±1,2‰ et -25,89±0,86‰ respectivement), pour la PS.

La signature isotopique en carbone et azote de la MO contenue dans la couche de surface du sédiment (0-0,5 cm) varie peu de T0 à T21 pour les deux perturbations (**Figure 7** et **Figure 8**). Les valeurs restent très proches de celle du sédiment naturel. Les analyses des couches inférieures du sédiment (jusqu'à 2 cm) montrent peu de variations par rapport à la couche de surface. Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ sont comprises entre 4.46‰ et 7.51‰, celles de $\delta^{13}\text{C}$ se retrouvent dans un intervalle un peu plus large compris entre -23.41 et -29.05‰. Bien que les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ soient plus variables que celles en $\delta^{15}\text{N}$, aucun schéma ne se distingue dans les profils du sédiment, les valeurs restent proches de celle du sédiment naturel, quel que soit la perturbation ou le temps d'échantillonnage.

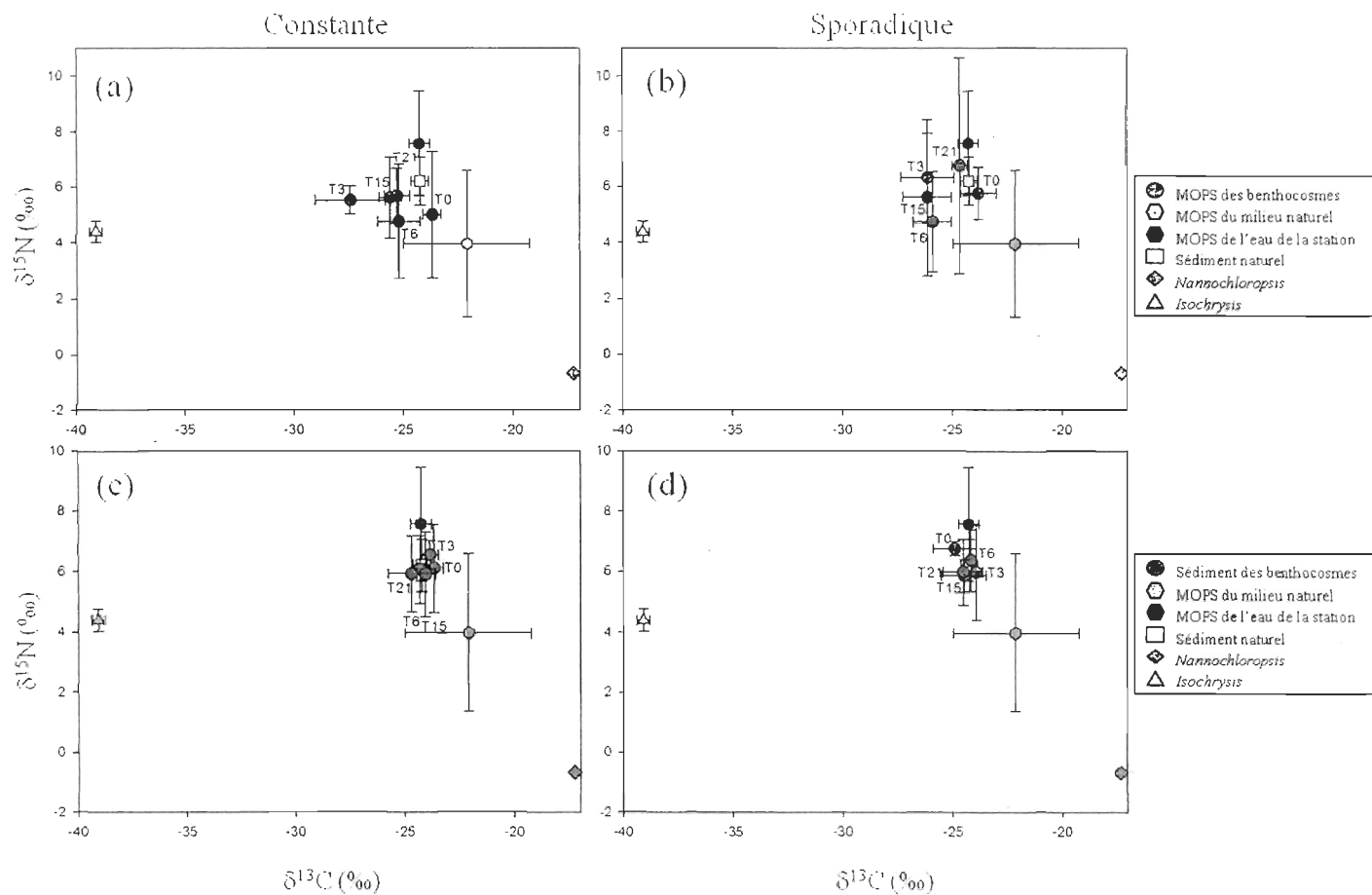


Figure 6. Signature isotopique (‰) en carbone et azote de la MOPS des benthocosmes lors de la perturbation (a) constante et (b) sporadique et du sédiment (de 0 à 0,5 cm) des benthocosmes lors de la perturbation (c) constante et (d) sporadique et des différentes sources de matière organique. Les barres horizontales et verticales sur les mesures représentent les écart-types

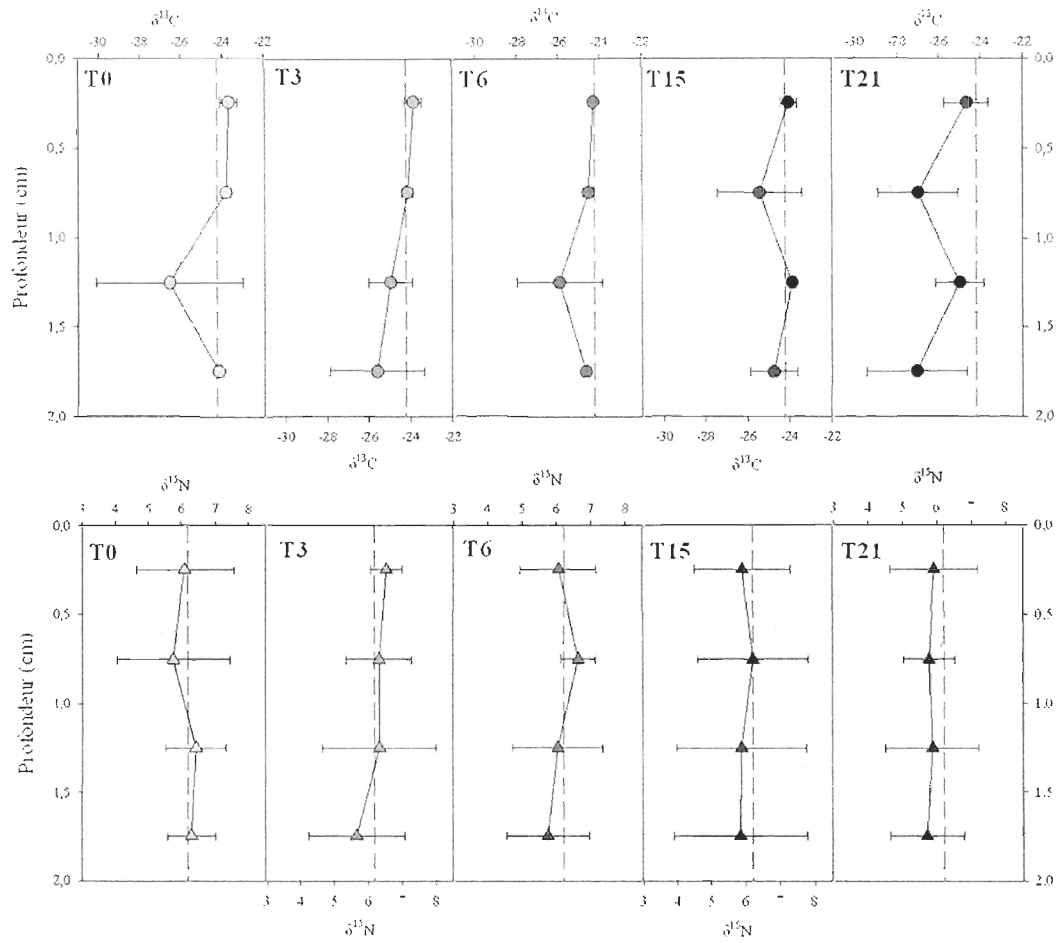


Figure 7. Profil de la signature isotopique en carbone et azote (en ‰) sur les 2 premiers centimètres du sédiment des benthocosmes de la perturbation constante. La ligne en pointillée représente la valeur du sédiment naturel ($\delta^{13}\text{C} = -24,24\text{‰}$ et $\delta^{15}\text{N} = 6,19\text{‰}$). Les barres d'erreurs représentent les écart-types

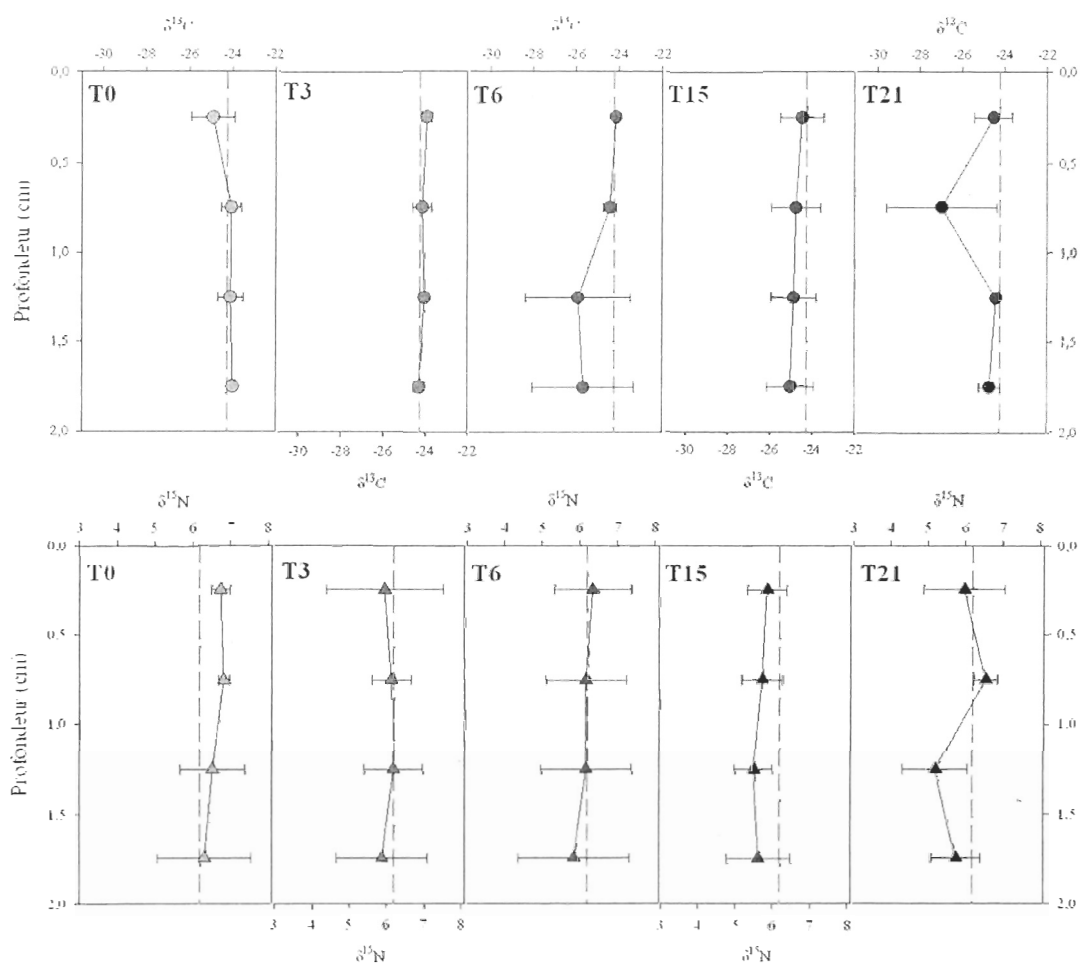


Figure 8. Profil de la signature isotopique en carbone et azote (en ‰) sur les 2 premiers centimètres du sédiment des benthocosmes de la perturbation sporadique. La ligne en pointillée représente la valeur du sédiment naturel ($\delta^{13}\text{C} = -24,24\text{‰}$ et $\delta^{15}\text{N} = 6,19\text{‰}$). Les barres d'erreurs représentent les écart-types

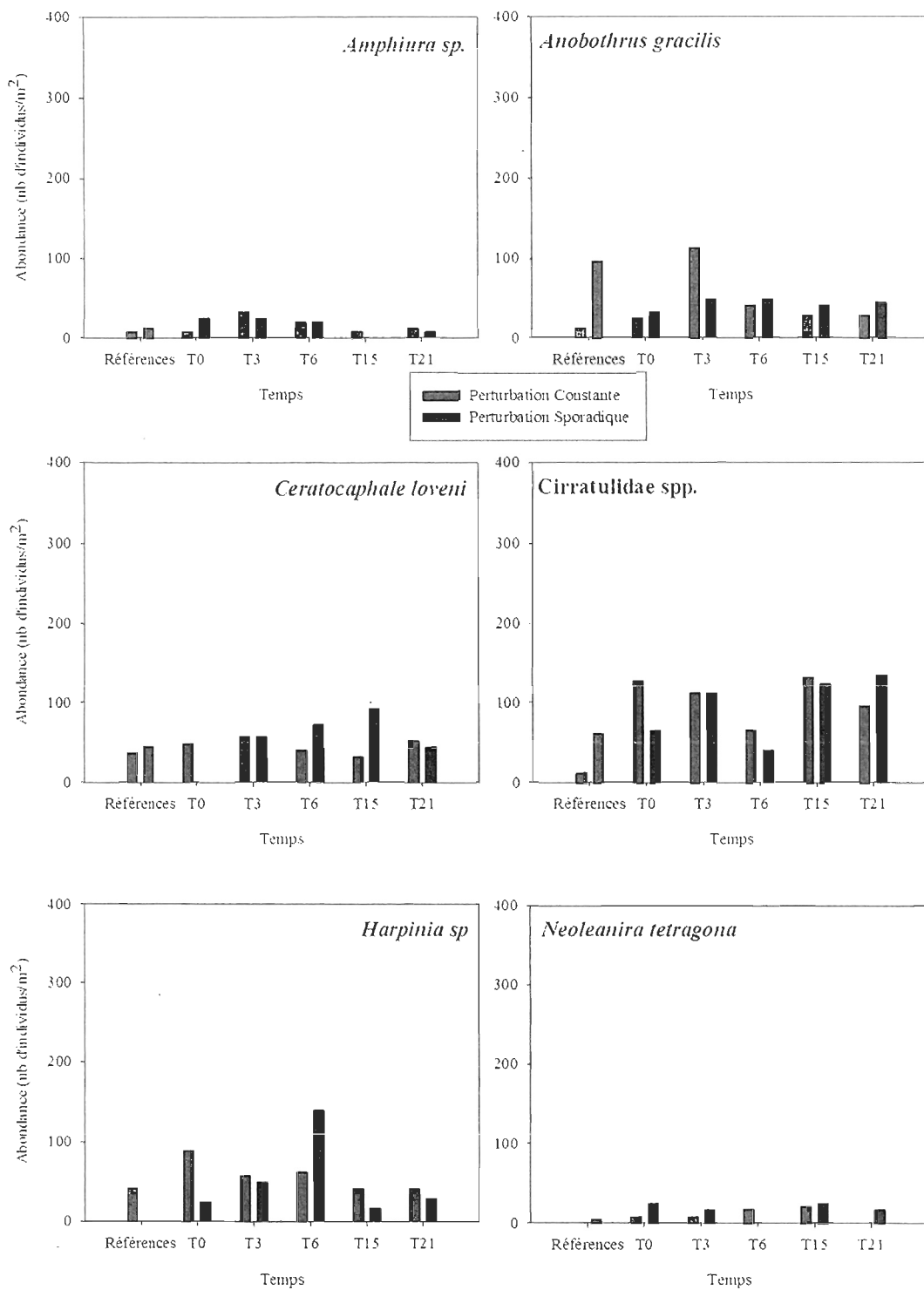
Composition de la communauté benthique

La communauté macrofaunique du fond du Chenal Laurentien est composée de quelques espèces principales qui dominent par leur abondance (**Figure 9**). Entre le milieu naturel (référence) et les benthocosmes à T0, on constate une diminution des Oweniidae spp. et une augmentation des Cirratulidae spp. et de *Thyasira sp.* (**Figure 10**). Lors de la PC et la PS, aucun schéma de variation de l'abondance spécifique chez ces 9 principales espèces n'est détecté.

On retrouve en moyenne une majorité d'espèces dépositivores de surface (73,15%), omnivores (12,42%) et filtreurs (6,04%) en milieu naturel (références) (**Figure 11**). Dans les benthocosmes, la composition des espèces dominantes ainsi que des modes alimentaires reste similaire au milieu naturel. Les neuf espèces dominantes sélectionnées, en termes d'abondance ou de présence dans l'ensemble des benthocosmes, pour des analyses isotopiques représentent entre 65,93% et 90,58% de la composition totale de la macrofaune de tous benthocosmes confondus (**Figure 10**). Dans cet ensemble d'espèces, on y retrouve les principaux modes d'alimentation : suspensivore (*Amphiura sp.*), filtreur-dépositivore de surface (*Thyasira sp.*), omnivore (*Ceratocephale loveni* et *Neoleanira tetragona*) et dépositivore de surface (*Anobothrus gracilis*, Cirratulidae spp., *Harpinia sp.*, Oweniidae spp. et *Terebellides stroemii*).

Les sédiments du Chenal Laurentien possèdent une communauté macrofaunique hétérogène. Cette hétérogénéité est constatée dans l'analyse des deux carottes de références dont l'indice de similarité est de 49,66% (**Tableau 3**). À T0, bien que l'écart d'abondance et de richesse spécifique entre les 2 demi-benthocosmes de chaque série soit plus élevé que pour les 2 carottes de références (**Tableau 4**), l'indice de similarité à T0 (entre PC et PS) (54,22%) est plus important que celui des références (49,66%), ce qui se traduit par une composition de la macrofaune plus homogène entre les deux T0. Entre la composition de la macrofaune des références et celle des T0, prise 7 mois plus tard, on constate une similarité moyenne de 51,18%.

Lors de la PC, on retrouve l'abondance maximale de la macrofaune à T3 (1040 ind/m²) et minimale à T15 (552 ind/m²). Entre le benthocosme initial T0 et celui final T21 la similarité moyenne est de 67,84%. Sur l'ensemble des benthocosmes ayant subi la PC (de T3 à T21), la similarité moyenne est de 69,15%. Durant la PS, l'abondance maximale est atteinte à T15 (1080 ind/m²) et l'abondance minimale à T21 (936 ind/m²). La similarité moyenne entre le T0 et le T21 de la PS est de 67,61% et la similarité de l'ensemble des benthocosmes de la PS (de T0 à T21) est de 66,75%. On constate peu de différence entre la composition de la PC et celle de la PS, ce que nous indique également l'indice de similarité moyenne de 72,15% entre les 2 perturbations. On remarque que la similarité moyenne entre la PC et la PS passe de 54,22% pour les benthocosmes initiaux (T0) à 77,99% pour les benthocosmes finaux (T21), soit un indice de similarité multiplié par 1,5.



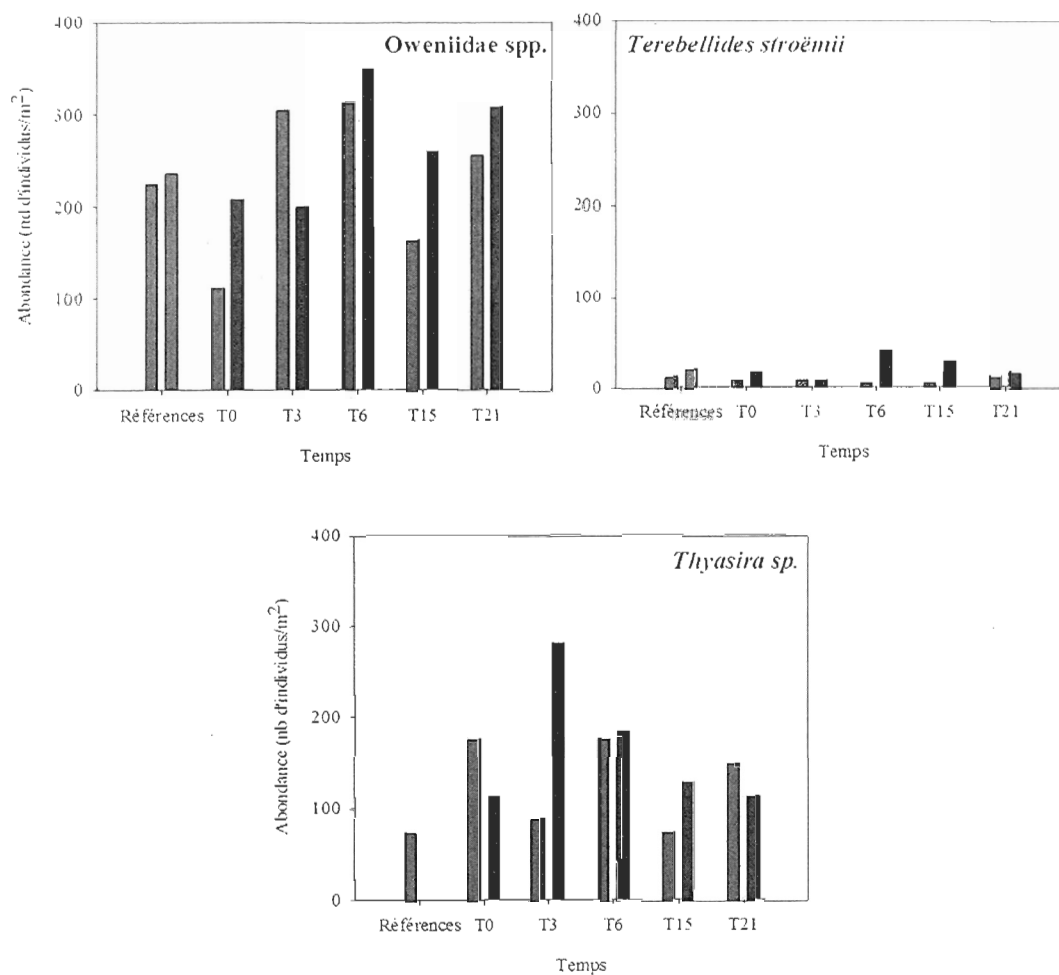


Figure 9. Abondance des 9 principales espèces de la macrofaune pour la PC et la PS. Un échantillon d'une des carottes de référence de *Harpinia sp.* et *Thyasira sp.* a été perdu

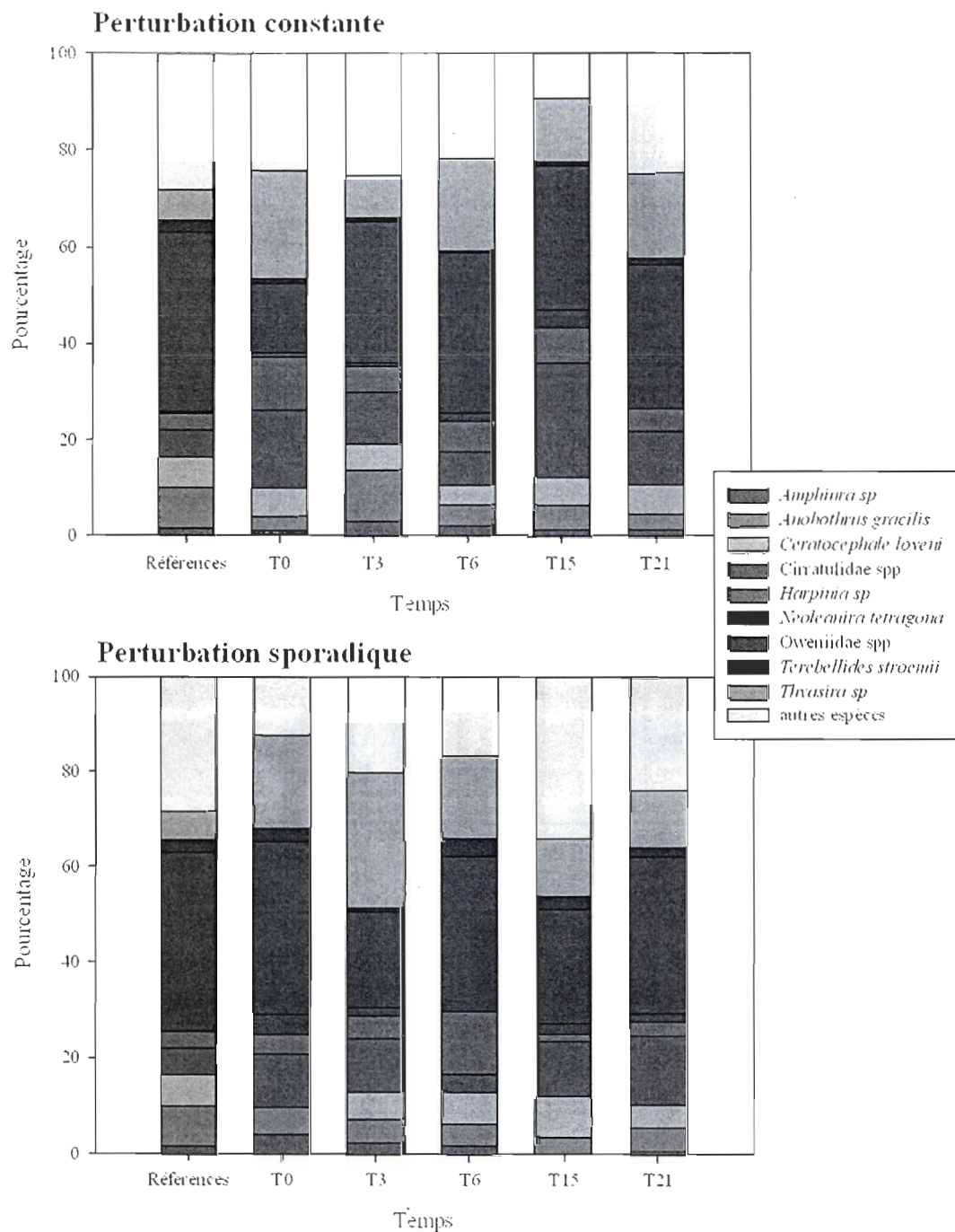


Figure 10. Composition (%) de la macrofaune des carottes de références (valeurs moyennes) et des différents temps pour les deux types de perturbations

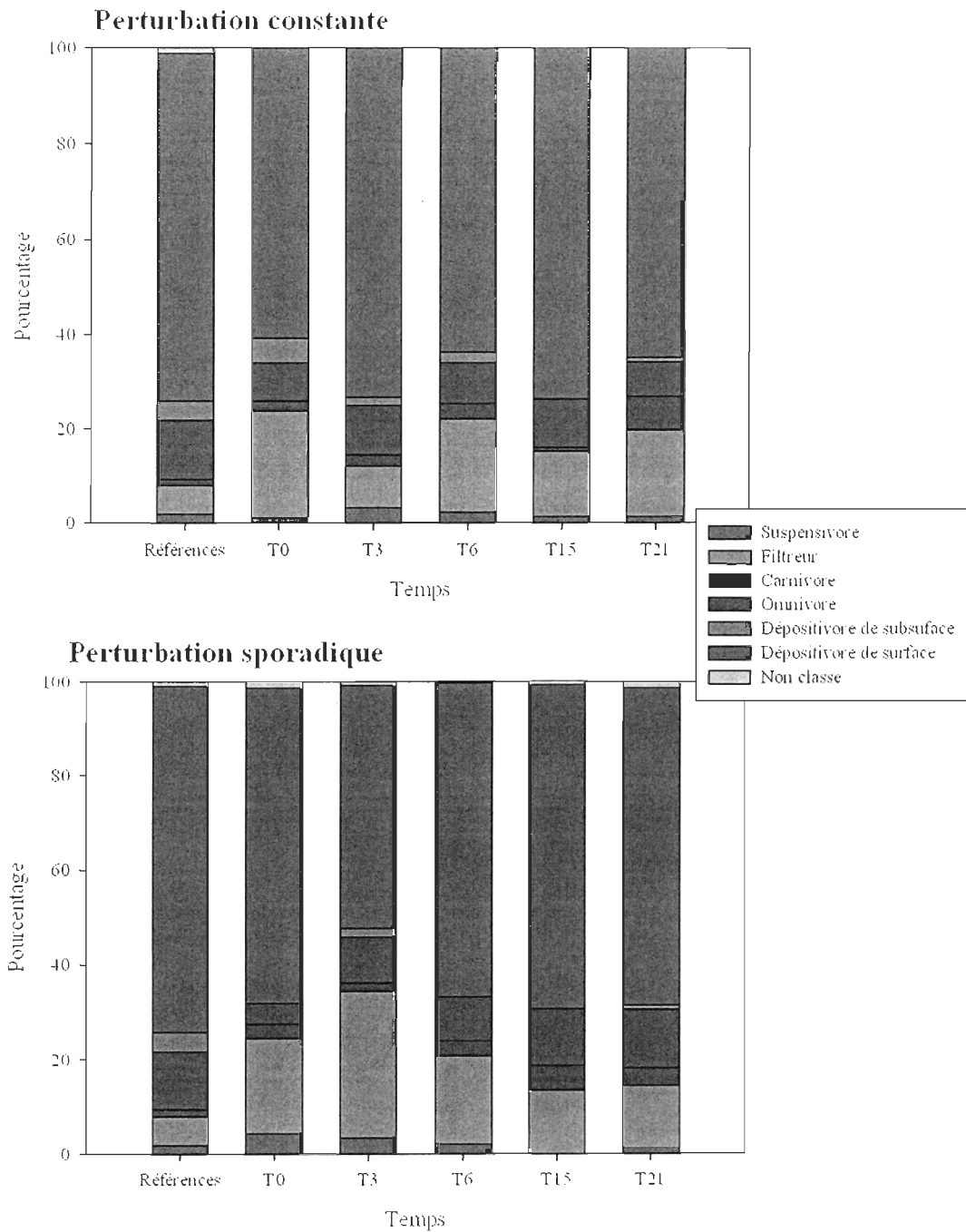


Figure 11. Composition (%) des principaux groupes de mode alimentaire de la macrofaune des carottes de références (valeurs moyennes) et des différents temps pour les deux fréquences de perturbations

Tableau 3. Tableau des similarités (%) entre les benthocosmes basé sur la composition de la macrofaune

Groupes	Similarité moyenne
Références <small>(R1 et R2)</small>	49,66
Tous les Benthocosmes	67,78
<i>Par Temps</i> <small>(PC et PS)</small>	
T0	54,22
T3	67,51
T6	79,06
T15	64,06
T21	77,99
<i>Par Perturbation</i> <small>(de T3 à T21)</small>	
Perturbation Constante	69,15
Perturbation Sporadique	69,17
<i>Comparaisons</i>	
Références <small>(R1 et R2)</small> vs T0 <small>(PC et PS)</small>	51,18
PC <small>(de T3 à T21)</small> vs PS <small>(de T3 à T21)</small>	72,15
T0 <small>PC</small> vs T21 <small>PC</small>	67,84
T0 <small>PS</small> vs T21 <small>PS</small>	67,61

Tableau 4. Abondance (nb d'individus/m²) et richesse spécifique (nb d'espèce) des carottes de références et des benthocosmes

Temps	Abondance	Richesse spécifique
Référence 1	584	26
Référence 2	648	31
<i>Perturbation Constante</i>		
T0	792	23
T3	1040	20
T6	936	26
T15	552	17
T21	856	24
<i>Perturbation Sporadique</i>		
T0	576	16
T3	992	20
T6	1072	26
T15	1080	24
T21	936	31

Signature isotopique de la macrofaune

Les valeurs des facteurs de fractionnement (TEF) estimés diffèrent significativement entre chaque espèce. Les TEF varient de 2,09‰ (*Ceratocephale loveni*) à 4,13‰ (*Anobothrus gracilis*) pour le $\delta^{13}\text{C}$ et de -0,42‰ (*Thyasira sp.*) à 7,42‰ (*Harpinia sp.*) pour le $\delta^{15}\text{N}$ (**Tableau 5**). On constate que les TEF en $\delta^{13}\text{C}$ sont supérieurs au 1‰ conventionnel de DeNiro et Epstein (1978). En $\delta^{15}\text{N}$, les TEF sont également tous supérieurs au TEF moyen de 3,4‰ de DeNiro et Epstein (1978), excepté pour *Thyasira sp.* où le TEF montre un appauvrissement en ^{15}N plutôt qu'un enrichissement.

L'analyse de la signature isotopique des 9 espèces principales de la macrofaune au cours des deux fréquences de perturbations, constante et sporadique, ne montre pas de schéma de réponse particulier (**Figure 12**). La signature isotopique des déposivores de surface (*Anobothrus gracilis*, Cirratulidae spp., *Harpinia sp.*, Oweniidae spp., *Terebellides stroemii*), des suspensivores (*Amphuira sp.*) et des filtreurs (*Thyasira sp.*) est proche de celle

du sédiment naturel et de la MOPS dans les deux perturbations. Chez les deux espèces omnivores (*Ceratocephale loveni* et *Neoleanira tetragona*), le signal isotopique se maintient entre celui de la MOPS et du sédiment naturel et celui des polychètes. On ne constate donc pas de signal qui tendrait vers la signature isotopique d'*Isochrysis* ajoutée pour les perturbations. Le calcul de l'amplitude du signal isotopique pour chaque espèce aux deux perturbations montre que l'amplitude est plus grande en $\delta^{15}\text{N}$ qu'en $\delta^{13}\text{C}$ (**Tableau 6**). Le signal semble également avoir une plus grande amplitude lors de la PS.

L'estimation de la contribution des différentes sources à la diète des consommateurs confirme une préférence de la macrofaune pour les sources de MO contenue dans le sédiment naturel et la MOPS de l'eau de la station (**Tableau 7**). L'estimation de la diète montre que certaines espèces ne semblent pas ou très faiblement intégrer *Isochrysis* dans leur régime alimentaire (*Amphuira sp.*, Cirratulidae spp., *Harpinia sp.*, *Thyasira sp.* et *Ceratocephale loveni*). Les autres espèces intègrent *Isochrysis* dans des proportions relativement faibles (*Anobothrus gracilis*, Oweniidae spp., *Neolanira tetragona* et *Terebellides stroemii*). La plus forte contribution d'*Isochrysis* se retrouve chez *Anobothrus gracilis* à T6 pour la PS avec une contribution de 11,84%.

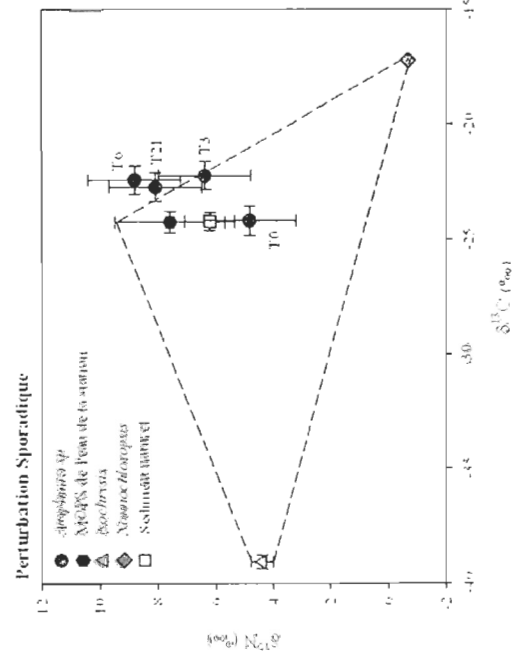
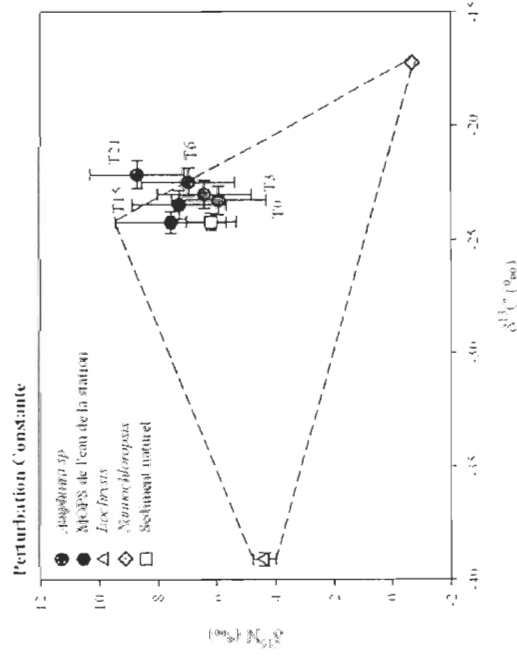
Tableau 5. Estimation des facteurs de fractionnement Δ (‰ \pm écart-type) pour chaque espèce en fonction de son régime alimentaire selon la formule : $\Delta_{\text{espèce}} = \delta_{\text{espèce}} \text{ à T0} - \delta_{\text{mélange}} \text{ à T0}$ (voir *Les facteurs de fractionnement* dans la partie Matériels et Méthodes). Les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ sont des moyennes exprimées en ‰

Espèce	$\delta^{13}\text{C}$			$\delta^{15}\text{N}$		
	$\delta^{13}\text{C}_{\text{espèce}} \text{ à T0}$	$\delta^{13}\text{C}_{\text{mélange}} \text{ à T0}$	$\Delta\delta^{13}\text{C}$ estimé	$\delta^{15}\text{N}_{\text{espèce}} \text{ à T0}$	$\delta^{15}\text{N}_{\text{mélange}} \text{ à T0}$	$\Delta\delta^{15}\text{N}$ estimé
<i>Amphiura sp.</i>	-19,79 \pm 0,64	-23,74 \pm 0,08	3,95 \pm 0,64	10,98 \pm 0,79	5,37 \pm 0,53	5,61 \pm 0,95
<i>Anobothrus gracilis</i>	-20,17 \pm 0,70	-24,30 \pm 0,86	4,13 \pm 1,11	10,68 \pm 0,44	6,42 \pm 0,46	4,26 \pm 0,64
<i>Ceratocephale loveni</i>	-19,89 \pm 0,08	-22,48 \pm 0,71	2,59 \pm 0,71	12,67 \pm 0,48	8,40 \pm 0,17	4,27 \pm 0,51
Cirratulidaes spp.	-21,67 \pm 1,06	-24,30 \pm 0,86	2,63 \pm 1,36	10,06 \pm 0,89	6,42 \pm 0,46	3,64 \pm 1,00
<i>Harpinia sp.</i>	-20,88 \pm 0,87	-24,30 \pm 0,86	3,42 \pm 1,22	13,84 \pm 2,42	6,42 \pm 0,46	7,42 \pm 2,46
<i>Neoleanira tetragona</i>	-18,75 \pm 0,17	-22,48 \pm 0,71	3,73 \pm 0,73	13,34 \pm 0,36	8,40 \pm 0,17	4,94 \pm 0,40
Oweniidae spp.	-20,58 \pm 0,54	-24,30 \pm 0,86	3,72 \pm 1,02	10,16 \pm 0,65	6,42 \pm 0,46	3,74 \pm 0,80
<i>Terebellides stroemii</i>	-21,50 \pm 0,00	-24,30 \pm 0,46	2,80 \pm 0,46	11,35 \pm 0,00	6,42 \pm 0,46	4,93 \pm 0,46
<i>Thyasira sp.</i>	-21,91 \pm 0,43	-24,02 \pm 0,47	2,11 \pm 0,64	5,48 \pm 2,00	5,90 \pm 0,49	-0,42 \pm 2,06

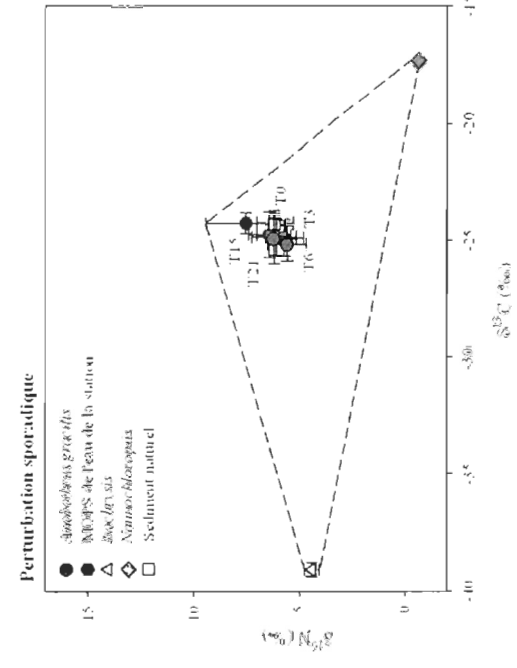
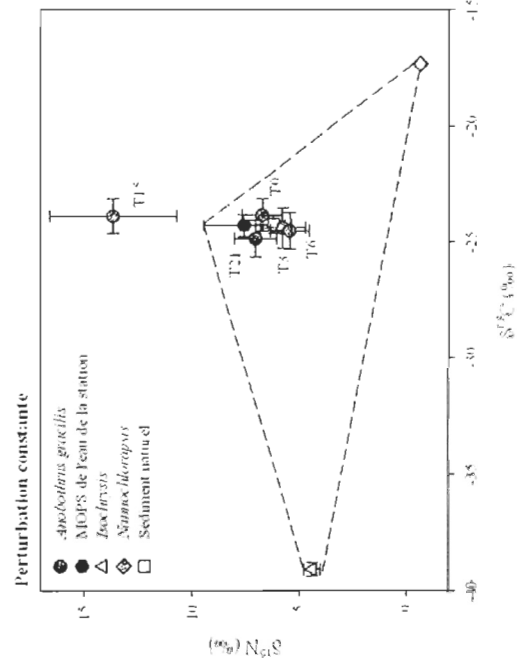
Tableau 6. Amplitude maximale (‰) du signal isotopique de chaque espèce pour la PC et la PS

Espèce	Traitement	Amplitude $\delta^{13}\text{C}$	Amplitude $\delta^{15}\text{N}$
<i>Amphiura sp.</i>	PC	1,34	2,78
	PS	1,95	3,98
<i>Anobothrus gracilis</i>	PC	1,03	8,22
	PS	0,35	0,83
<i>Ceratocephale loveni</i>	PC	1,96	3,15
	PS	1,73	1,44
Cirratulidae spp.	PC	1,71	0,85
	PS	3,10	4,79
<i>Harpinia sp.</i>	PC	0,78	0,09
	PS	3,01	3,34
<i>Neoleanira tetragona</i>	PC	1,23	1,08
	PS	1,79	1,48
Oweniidae spp.	PC	0,72	1,78
	PS	1,36	1,13
<i>Terebellides stroemii</i>	PC	0,29	1,27
	PS	1,18	2,91
<i>Thyasira sp.</i>	PC	1,68	2,51
	PS	1,54	1,42

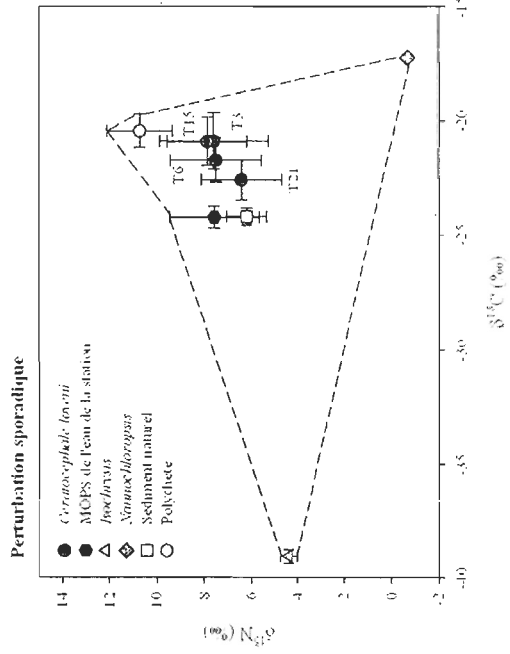
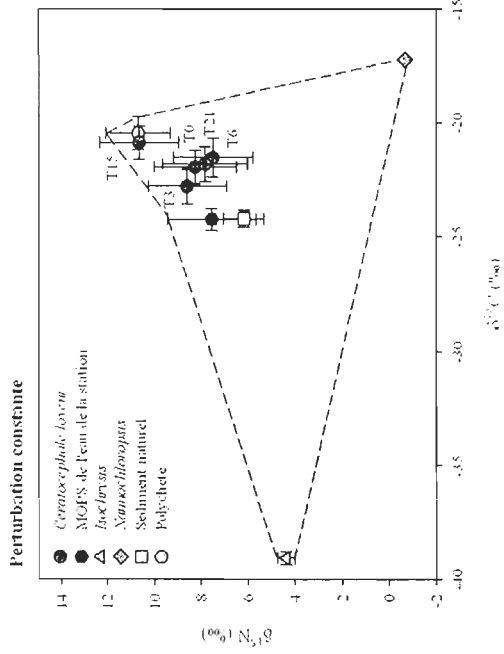
Amphiura sp (S)



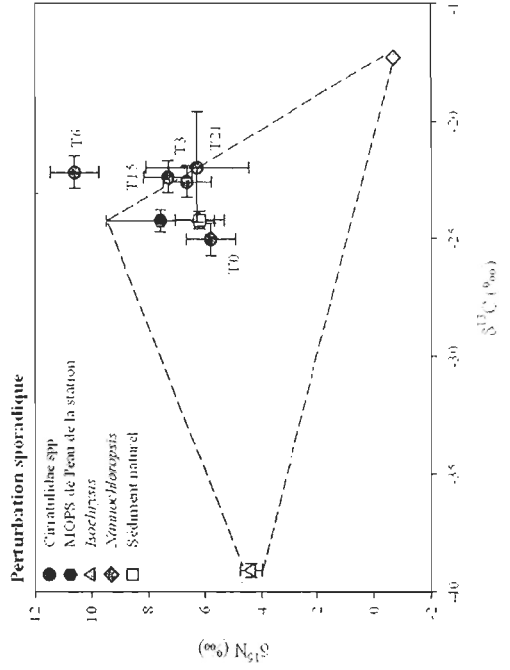
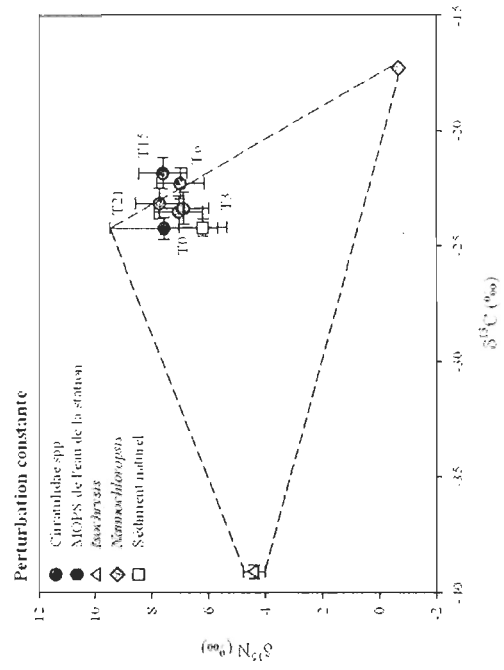
Anobothrus gracilis (D)



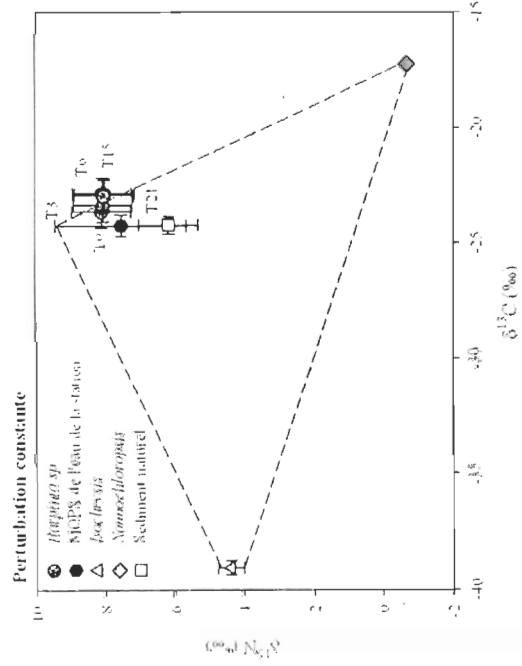
Ceratocephale loveni (O)



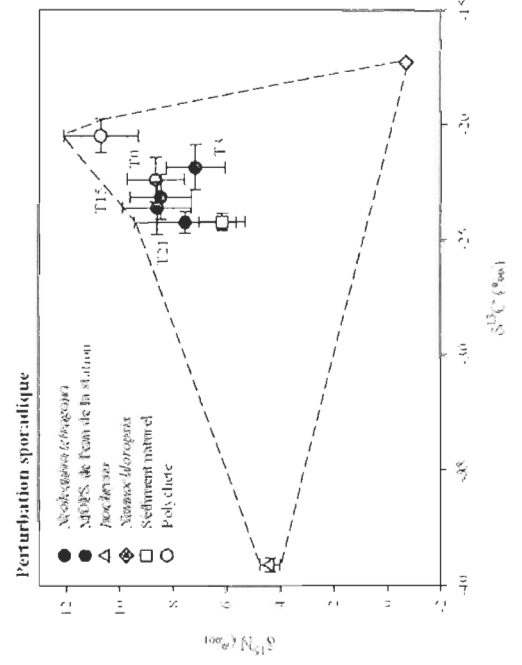
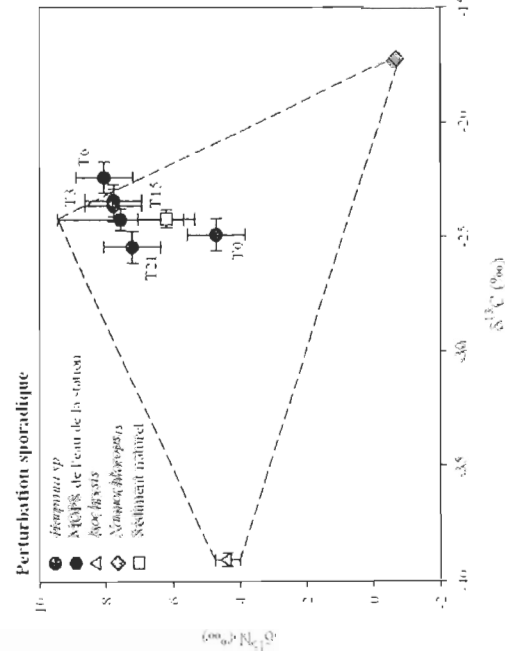
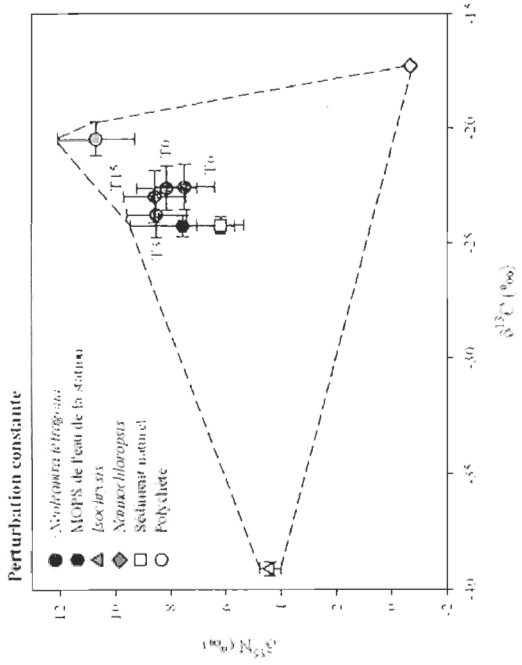
Cirratulidae spp (D)



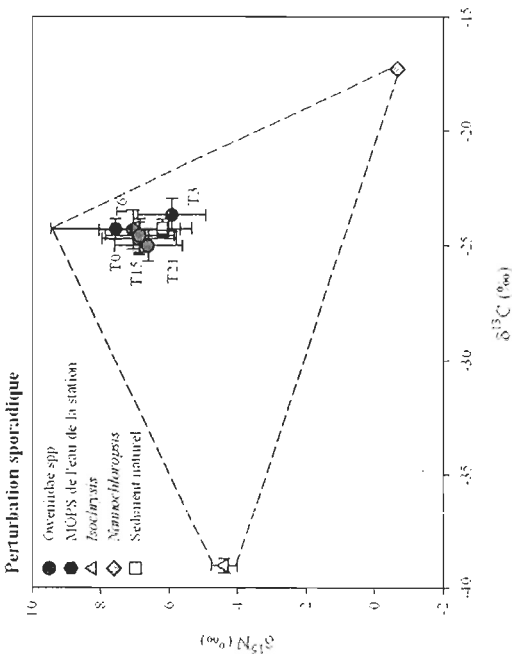
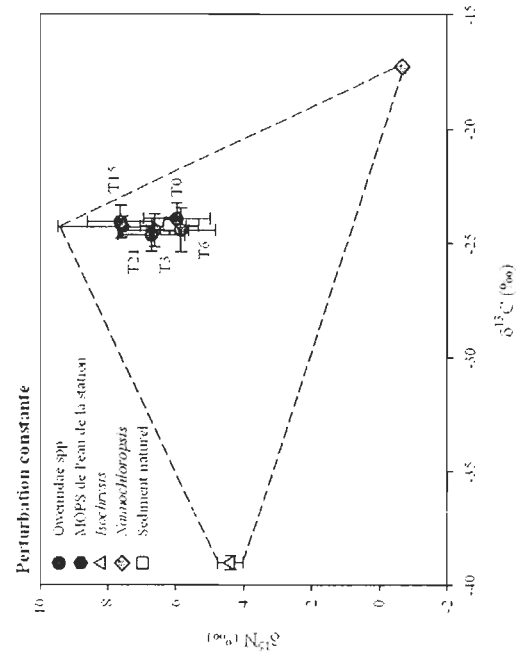
Harpinia sp. (D)



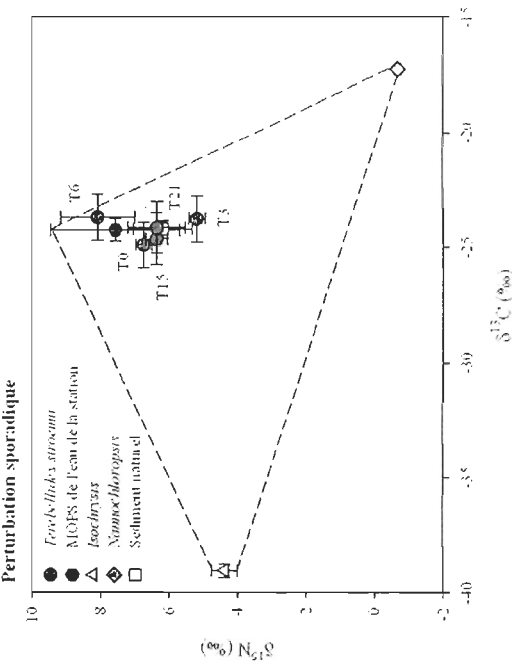
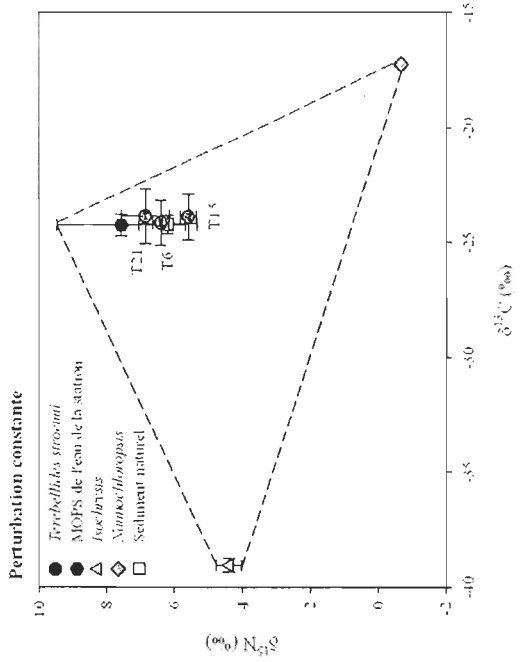
Neoleanira tetragona (O)



Oweniidea spp (D)



Terebellides stroemii (D)



Thyasira sp (F+D)

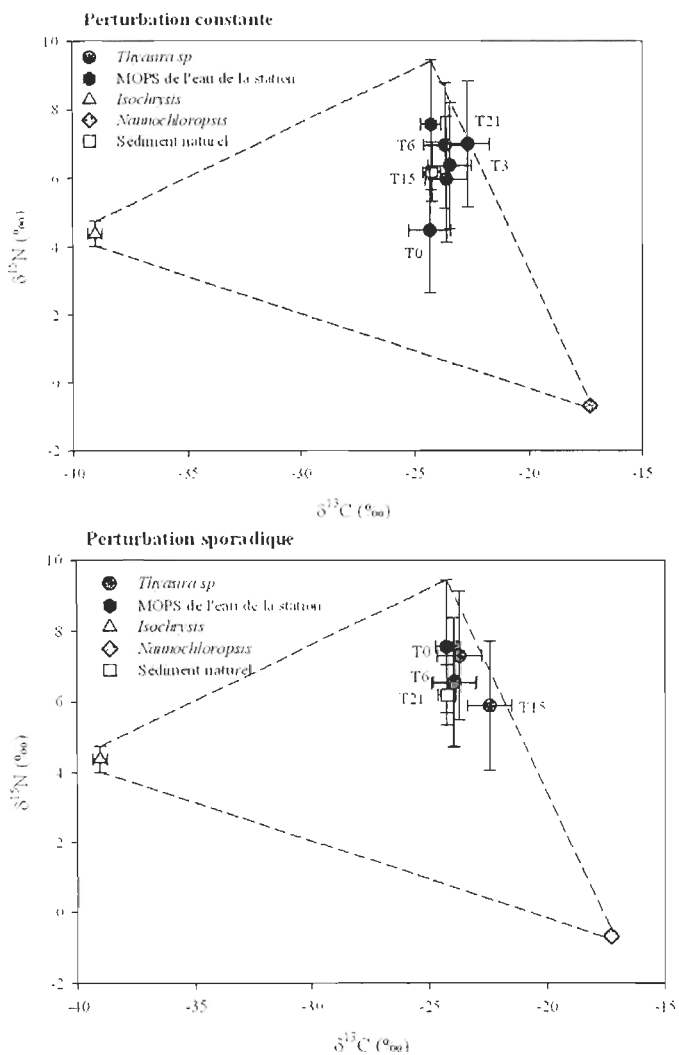


Figure 12. Signatures isotopiques $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (moyenne \pm écart-type) des sources de MO (● △ ◇ □ ○) et des neuf espèces principales de la macrofaune (●) de T0 à T21 pour la PC et la PS. La signature isotopique de chaque espèce a été corrigée avec le facteur de fractionnement correspondant (**Tableau 5**). La ligne en pointillée représente l'ensemble du mélange des sources. Pour chaque espèce, le mode alimentaire a été indiqué : dépositivore de surface (D), suspensivore (S), filtreur (F) et omnivore (O)

Tableau 7. Estimation de la contribution (%) des différentes sources de MO à la diète des consommateurs basée sur un modèle de mélange linéaire

Espèce	Traitement	Temps	Proportion (%)		
			<i>Isochrysis</i>	<i>Nannochloropsis</i>	Sédiment/MOPS
<i>Amphiura sp.</i>	PC	T3	0	7,3	92,7
		T6	0	2,1	97,9
		T15	0	0	100
		T21	0	0	100
	PS	T3	0	9,0	91,0
		T6	0	0	100
T21		0	0	100	
<i>Anobothrus gracilis</i>	PC	T3	6,7	12,5	80,8
		T6	9,2	16,1	74,7
		T15	0	0	100
		T21	2,5	0	97,5
	PS	T3	9,6	12,0	78,4
		T6	11,8	13,0	75,1
		T15	5,4	4,2	90,4
		T21	7,1	6,3	86,6
Cirratulidae spp.	PC	T3	0	1,7	98,3
		T6	0	2,3	97,7
		T15	0	0	100
		T21	0	0	100
	PS	T3	0	5,8	94,2
		T6	0	0	100
		T15	0	0	100
		T21	0	10,5	89,5
<i>Harpinia sp.</i>	PC	T3	0	0	100
		T6	0	0	100
		T15	0	0	100
		T21	0	0	100
	PS	T3	0	0	100
		T6	0	0	100
		T15	0	0	100
		T21	4,9	0	95,1

Espèce	Traitement	Temps	Proportion (%)		
			<i>Isochrysis</i>	<i>Nannochloropsis</i>	Sédiment/MOPS
<i>Oweniidae</i> spp.	PC	T3	2,4	2,7	94,9
		T6	6,6	11,6	81,8
		T15	0	0	100
		T21	3,1	1,2	95,6
	PS	T3	1,7	12,2	86,2
		T6	0	0	100
		T15	1,8	0	98,2
		T21	5,9	1,6	92,5
<i>Terebellides stroemii</i>	PC	T6	2,1	5,7	92,2
		T15	5,0	15,5	79,5
		T21	0	1,0	99,0
	PS	T3	6,5	20,3	73,2
		T6	0	0	100
		T15	5,1	5,1	89,8
		T21	2,3	6,2	91,5
<i>Thyasira</i> sp.	PC	T3	0	7,1	92,9
		T6	0	0,2	99,8
		T15	1,0	11,7	87,3
		T21	0	1,6	98,4
	PS	T6	0	4,2	95,8
		T15	0	14,2	85,8
		T21	0,2	4,6	95,2
Espèce	Traitement	Temps	Proportion (%)		
			<i>Isochrysis</i>	Polychète	Sédiment/MOPS
<i>Neoleanira tetragona</i>	PC	T3	9,3	48,8	41,8
		T6	0	9,6	90,4
		T15	3,2	46,4	50,5
	PS	T3	0	0	100
		T15	3,8	43,9	52,3
		T21	8,8	51,0	40,2
<i>Ceratocephale loveni</i>	PC	T3	2,5	47,1	50,4
		T6	0	4,8	95,2
		T15	3,0	97,0	0
		T21	0	15,9	84,1
	PS	T3	1	3,4	96,6
		T6	2	5,2	94,8
		T15	3	10,9	89,1
		T21	0	0	100

1.4 DISCUSSION

Cette étude a permis de comparer dans la même expérience l'impact de deux fréquences de perturbations, constante et sporadique, de matière organique sur un écosystème benthique. Les dimensions des benthocosmes utilisés permettent de se rapprocher d'un échantillonnage représentatif de la macrofaune en diminuant le biais induit par l'hétérogénéité spatiale du milieu. Pourtant, l'utilisation de benthocosmes de grande taille est encore peu utilisée dans les études sur le milieu benthique.

Influence des perturbations sur l'environnement sédimentaire

Les benthocosmes restent des systèmes relativement bien représentatifs des caractéristiques abiotiques (température, salinité, substrat) et biologique de l'environnement du fond du Chenal Laurentien, même après plusieurs mois en laboratoire. La MO contenue dans le sédiment des benthocosmes a conservé une signature isotopique identique à celle prélevée en milieu naturel à la station 23 dans l'estuaire du Saint-Laurent. La signature isotopique en $\delta^{13}\text{C}$ de la MO analysée dans nos sédiments à T0 correspond à celle du milieu naturel et est également semblable à celle présentée dans les études de Thibodeau *et al.* (2006), Lucotte *et al.* (1991) et Alkhtib *et al.* (2012) dans l'estuaire du St-Laurent ($\delta^{13}\text{C} = -23,5\text{‰}$). La MOPS semble avoir un signal isotopique plus variable que celle du sédiment ($-27,4 < \delta^{13}\text{C} < -23,7\text{‰}$ et $4,7 < \delta^{15}\text{N} < 6,8$). Cette variabilité est essentiellement causée par l'ajout régulier d'eau dans les bassins. La signature de la MOPS apportée dans les bassins se retrouve proche de celle des eaux de surface et subsurface du Saint-Laurent (entre -22‰ et -25‰ pour le $\delta^{13}\text{C}$ et entre 6‰ et 8‰ pour le $\delta^{15}\text{N}$) (Tan et Strain 1979; Nadon et Himmelman 2006). La signature de la MOPS reflète celle de l'eau apportée dans les bassins et celle du sédiment dont la pellicule de surface peut être remise en suspension par un léger brassage dû à l'arrivée d'eau dans les benthocosmes. Les signatures isotopiques de la MOPS et de la MO du sédiment confirment l'origine de ces sources de MO contenues

dans le sédiment et la MOPS comme étant originaire du milieu du Saint-Laurent. L'étude de Lucotte *et al.* (1991) qualifie la MO naturelle contenue dans les sédiments de la station 23 comme étant essentiellement sous forme réfractaire. Plus récemment, les travaux d'Alkhtib *et al.* (2012) ont permis de mettre en évidence un gradient de réactivité de la MO dans l'estuaire du St-Laurent. Ce gradient va d'une MO moins dégradée (plus « labile ») dans l'estuaire supérieur vers une MO plus dégradée (plus « réfractaire ») dans le Golfe du St-Laurent, la station 23 se situant au milieu de ce gradient.

Le concentré d'algue *Isochrysis* ajouté pour l'expérience constitue une source de MO fraîche dans le système. Mais c'est également une source de MO différente de la MO naturelle, comme le montre sa signature isotopique très appauvrie en ^{13}C . La fréquence de la perturbation de MO (constante ou sporadique) n'a pas eu d'impact sur la signature isotopique du sédiment qui est restée stable tout au long de l'expérience. De même, aucun changement n'a été constaté dans les deux premiers centimètres du sédiment. Cela peut s'expliquer par le fait que le sédiment contient déjà une quantité importante de carbone organique (1,34% du poids sec). Cette proportion de carbone organique présent dans les sédiments est proche des valeurs retrouvées par Lucotte *et al.* (1991) et Thibodeau *et al.* (2006) dans le sédiment de surface du Chenal Laurentien, (2% et 1,9%, respectivement). Le sédiment représente un réservoir important de MO et il est possible que le signal du concentré d'algue ajouté pour perturber le système soit « dilué » dans le sédiment. Une autre possibilité pour expliquer que le signal isotopique du sédiment reste stable malgré les perturbations est que la matière ajoutée (*Isochrysis*) est une matière fraîche et très labile qui se retrouve dégradée rapidement et n'intègre pas le stock de carbone organique analysée dans le sédiment. De fait, l'étude de Mouret *et al.* (2010) montre que l'analyse du contenu en carbone organique ne constitue pas le meilleur indicateur pour estimer le flux de matière organique qui sédimente sur le fond et qui est disponible pour les organismes benthiques.

Réponse de la communauté benthique aux perturbations

Dans nos travaux, on observe une communauté benthique composée en grande partie de dépositivores de surface qui se nourrissent directement sur la MO qui sédimente sur le

fond et, dans des proportions moindres, d'omnivores capables d'adapter leur mode alimentaire entre la détritivorie et la carnivorie selon les circonstances. Les travaux de Bourque (2009) dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent ont donné des résultats similaires en montrant que ce milieu abrite une communauté benthique spécifique adaptée aux conditions de faible concentration d'oxygène et d'apport important de carbone organique. On y retrouve une dominance de petits polychètes tels que les Oweniidae spp., mais également d'autres espèces comme *Thyasira sp.*, *Ceratocephale loveni*, Cirratulidae spp., *Neoleanira tetragona*, *Terebellides stroemii*, *Harpinia sp.* et *Amphiura sp.*, qui font partie des principales espèces représentatives de ce milieu (Silverberg *et al.* 1995; Bourque 2009; Belley *et al.* 2010). L'indice de similarité entre nos deux carottes de référence de la station 23 (49,66%) est semblable à celui calculé (analyse SIMPER) par Bourque (2009) pour cette même station pour les années 1980 et 2005-2006 (42,09%). Ces indices indiquent une certaine hétérogénéité spatiale de la communauté benthique à la station 23. Dans leurs travaux, Silverberg *et al.* (1995) ont échantillonné à deux reprises la station 23 et ont mis en place trois séries de benthocosmes provenant de cette station qui ont été conservées pendant plusieurs mois. L'abondance totale de la macrofaune dans leurs benthocosmes (entre 329 et 2779 individus/m²) comme dans les nôtres varie, mais reste dans le même ordre de grandeur que celle échantillonnée en milieu naturel.

Lors du transfert des benthocosmes du milieu naturel au laboratoire, la composition de la macrofaune est restée presque stable. On peut constater une légère augmentation de l'abondance de *Thyasira sp.* et Cirratulidae spp. dans les benthocosmes, ce qui suggère une meilleure capacité d'adaptation aux benthocosmes. À l'inverse, les Oweniidae spp., semblent plus affectés par les nouvelles conditions de leur environnement (augmentation de la concentration d'oxygène par exemple). Ces observations se rapportant à l'installation des benthocosmes sont similaires à celles faites par Silverberg *et al.* (1995) qui suggère que l'accroissement des effectifs de *Thyasira sp.* et Cirratulidae spp. pourrait être dû à l'absence de certains prédateurs ou bien parce que ces espèces sont plus opportunistes, mieux adaptées à un taux d'oxygène dissous plus élevé ou encore plus résistantes au stress du transfert en laboratoire.

L'intensité des perturbations provoquées lors de notre expérience est équivalente aux apports engendrés par une floraison phytoplanctonique moyenne (entre 289 et 306 mg.C.m⁻².jour⁻¹ pour les années 2000 à 2002) (Wollast 1998; Starr *et al.* 2004). Toutefois, bien que les perturbations sporadique et constante qui peuvent affecter le milieu benthique soient des évènements d'ordre temporel, elles semblent avoir un impact sur la distribution spatiale des assemblages (Séguin *et al.* soumis 2012). La quantité de benthocosmes qui ont pu être mis en place dans le cadre de ce projet ont été maximisés dans les limites du budget et de la logistique à disposition. Ce qui n'a cependant pas permis d'effectuer de la réplication pouvant amener à des analyses statistiques poussées, mais il permet toutefois de mettre en évidence certaines tendances. C'est le cas des indices de similarité qui sont plus élevés entre les benthocosmes lors des perturbations, qu'elles soient sporadiques ou constantes, comparativement au milieu naturel ou aux benthocosmes à l'état initial (T0). Les perturbations semblent donc avoir pour effet d'homogénéiser la structure de la communauté benthique. Dans leur étude, Séguin *et al.* (soumis 2012) ont évalué l'impact d'un enrichissement sporadique et d'un enrichissement continu en nutriments (NH₄NO₃ et H₃PO₄) dans les marelles en zone intertidale. Leurs résultats ont montré qu'un enrichissement constant en nutriments avait pour effet d'uniformiser la distribution des espèces tandis qu'un enrichissement sporadique induisait une plus forte agrégation. Ces résultats sont similaires à ceux de notre étude dans le cas de la PC, mais opposée dans le cas de la PS. Néanmoins, ce type de perturbation ne semble affecter que la variabilité spatiale et non d'autres paramètres comme la richesse spécifique ou la composition de l'assemblage de la communauté benthique (Séguin *et al.* soumis 2012). De fait, l'enrichissement en MO uniquement ne semble pas affecter négativement les organismes benthiques, mais semble plutôt être bénéfique pour les espèces les plus opportunistes qui ont une capacité supérieure d'adaptation aux enrichissements de MO (Séguin *et al.* soumis 2012).

L'effet des perturbations ne diffère pas en fonction de leur fréquence (sporadique ou constante) et ne semble pas non plus avoir un impact majeur sur la communauté macrofaunique benthique dans notre cas. Le fait que la macrofaune benthique soit

originale d'un milieu déjà stressé (hypoxie) et qu'elle y soit adaptée suggère une capacité de résistance face à ce type de perturbation. Dans son étude, Baeta *et al* (2011) ont évalué l'effet de trois perturbations de MO (une floraison phytoplanctonique, une longue période d'eutrophication et une grande crue) sur le réseau trophique benthique à deux sites différents (une prairie zostères et une zone de sédiments nus). Leurs résultats révèlent que ce sont les systèmes les plus riches qui seraient les plus susceptibles de présenter une plus grande réponse au stress. Cependant, davantage d'études sont nécessaires afin de mieux cerner les mécanismes à l'origine de ces résultats.

Assimilation de la matière organique par la macrofaune

L'étude des signatures isotopiques des sources et des consommateurs passe tout d'abord par l'estimation des facteurs de fractionnement (TEF) permettant de corriger les valeurs isotopiques. Les TEF estimés dans cette étude montrent une variation interspécifique importante, surtout pour le $\delta^{15}\text{N}$. D'autres études sur la variation des TEF ont montré de grandes différences : de -5,29 à 10,70‰ pour le $\Delta\delta^{13}\text{C}$ et de -1,14 à 5,57‰ pour le $\Delta\delta^{15}\text{N}$ dans l'étude de Wyatt *et al.* (2010) effectuée sur 152 individus de 26 espèces de poissons avec différents modes alimentaires. Ces TEF ont été calculés à partir des échantillons de tissus et du contenu stomacale de l'individu (d'après la formule : $\text{TEF} = \text{signature isotopique du tissu} - \text{signature isotopique du contenu stomacale}$). Aberle et Malzahn (2007) ont évalué les variations des TEF chez un consommateur primaire et un consommateur secondaire pour différents types de source. Ils ont constaté des écarts des TEF allant d'environ -8 à 8‰ pour le $\Delta\delta^{13}\text{C}$ et d'environ -3 à 10‰ pour le $\Delta\delta^{15}\text{N}$. Dans ces deux études, comme dans la nôtre, aucun schéma particulier de variation du TEF en fonction de l'espèce ou de la source n'a pu être constaté. Néanmoins, ces estimations ont donné des résultats très différents du postulat conventionnel de 1‰ pour le $\Delta\delta^{13}\text{C}$ et 3,5‰ pour le $\Delta\delta^{15}\text{N}$ de DeNiro et Epstein (1978). Comme suggéré par Aberle et Malzahn (2007), des expériences supplémentaires sont nécessaires pour mieux comprendre les mécanismes qui affectent le fractionnement trophique, car les TEF sont des outils essentiels pour l'évaluation du réseau trophique par analyses isotopiques.

Les signatures isotopiques des 9 principales espèces de la macrofaune étudiées montrent des amplitudes variables. De manière générale, on constate que la signature en $\delta^{13}\text{C}$ varie peu. La variation du $\delta^{13}\text{C}$ dépend en grande partie de la composition de la diète des consommateurs. Une faible variation du $\delta^{13}\text{C}$ indique donc un régime alimentaire relativement stable. En revanche, la signature en $\delta^{15}\text{N}$ des 9 espèces analysées présente plus de variation et une amplitude maximale plus grande. Les facteurs à l'origine de cette variation importante sont encore incertains. Dans son étude, Chouvelon (2012) met en évidence la relation entre la variation du $\delta^{15}\text{N}$ et la variation spatiale à méso-échelle. Toutefois, même si on retrouve une certaine hétérogénéité spatiale à petite échelle dans le Chenal Laurentien, elle n'est pas aussi importante que celle étudiée par Chouvelon (2012). L'étude de Nadon et Himmelman (2010), a montré une corrélation positive entre le $\delta^{15}\text{N}$ et la taille de l'individu chez deux espèces d'échinoderme (*Solaster endeca* et *Leptasterias polaris*). Mais cette corrélation n'a pas été testée sur de plus petits individus, et n'a pas été généralisée à d'autres espèces. De même, si le signal isotopique semble plus variable pour la perturbation sporadique, notamment pour le $\delta^{15}\text{N}$, cela n'a pas pu être supporté statistiquement.

Les modèles de mélanges linéaires qui permettent d'évaluer la contribution des sources à la diète des organismes sont des outils complémentaires de l'analyse isotopique. Toutefois, il est important de mentionner que ces modèles sont basés sur des présuppositions restrictives et qu'ils fournissent des estimations plutôt que des valeurs exactes des contributions aux régimes des consommateurs (Caut *et al.* 2008). Les deux principales limites du modèle de mélange linéaire sont qu'il ne tient pas compte de la répartition des sources et de leur concentration en N et C (Layman *et al.* 2011). Par ailleurs, le modèle ne peut prendre en compte qu'un nombre limité de sources composant la diète des organismes, ce qui n'est pas nécessairement le cas dans la nature. Toutefois, cette limitation a pu être contournée en combinant plusieurs sources ayant des valeurs isotopiques ou des fonctions écologiques proches (comme la combinaison des sources « sédiment » et « MOPS ») (Phillips *et al.* 2005).

L'analyse combinée des signatures isotopiques et des estimations de la diète des organismes montre que l'algue *Isochrysis* est peu ou pas utilisée par la macrofaune. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour expliquer la faible présence d'*Isochrysis* à la diète des organismes. Premièrement, les temps d'échantillonnage seraient trop rapides après l'ajout de l'algue pour permettre l'intégration du signal isotopique dans les tissus. Pourtant, les temps fixés sont similaires à ceux utilisés par les études de Witte *et al.* (2003a, b) sur les organismes benthiques du milieu profond. À l'aide de phytodétritus enrichis en ^{13}C , la première étude montre que 67% de la macrofaune avait ingéré les phytodétritus marqués après 8h (Witte *et al.* 2003a) et la seconde révèle que 77% des organismes avaient intégré la MO marquée après 2,5 jours (Witte *et al.* 2003b). Toutefois, ces études ont été réalisées *in situ* à des profondeurs supérieures (respectivement à 4 800 m et 1265 m pour les deux études) à celles de notre étude, sur des communautés macrofauniques très réactives aux apports de MO. Deuxièmement, bien qu'en terme de quantité de MO ajoutée lors des deux perturbations soit importante, elle reste masquée par la MO déjà présente dans le sédiment, notamment en subsurface où la MO ajoutée n'a pas eu le temps de migrer. Troisièmement, il est possible que la MO ajoutée ne soit réellement pas utilisée par la macrofaune, peut-être parce qu'on ne la retrouve pas en assez grande quantité dans le milieu (notamment en profondeur) ou parce que la qualité est inférieure à celle de la MO déjà présente dans le sédiment. En effet, bien que la MO déjà présente dans le sédiment soit qualifiée de « réfractaire », de récentes études développent l'idée que l'utilisation dans l'écosystème de ce type de MO pourrait être sous-estimée (Bianchi 2011; Alkhatib *et al.* 2012). Enfin, la MO ajoutée aurait également pu être dégradée ou assimilée par d'autres organismes plus rapides tels que les bactéries et la méiofaune.

Conclusion

L'utilisation de benthocosmes de grande taille se révèle un outil efficace pour l'étude du milieu benthique, les conditions de température, salinité et matière organique disponible, ainsi que les organismes benthiques (pas de mortalité massive) sont relativement bien maintenues même après plusieurs mois en laboratoire. Dans le Chenal Laurentien, le

sédiment représente un important réservoir de carbone organique. Ce réservoir assure un effet « tampon » face à des perturbations de matière organique et limite leur impact sur la couche de surface. L'arrivée de cet apport important de matière organique dans le système ne semble pas perturber les habitudes alimentaires de la macrofaune dont le régime reste relativement stable dans le temps, quel que soit la fréquence de perturbation. De plus, la macrofaune ne semble pas utiliser préférentiellement la matière organique ajoutée, bien qu'elle constitue de la matière fraîche. On constate toutefois une légère tendance à l'homogénéisation de la communauté macrofaunique benthique pour les deux perturbations, ce qui nous amène à penser que ce serait la quantité de matière organique apportée qui aurait un impact majeur sur l'écosystème du fond marin plutôt que la fréquence de la perturbation. Cette étude montre que la communauté benthique du Chenal Laurentien est capable de supporter un apport de matière organique bien plus important que celui expérimenté avant que celui-ci ne vienne véritablement perturber la communauté macrofaunique benthique.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Ce projet avait pour objectif global d'évaluer l'impact d'une perturbation constante et d'une perturbation sporadique d'intensité « naturelle » de MO sur les trois compartiments de la communauté benthique : la macrofaune, la méiofaune et les bactéries de l'estuaire du Saint-Laurent.

Dans le chapitre I, la composition de la macrofaune ainsi que les signatures isotopiques de la macrofaune et des différentes sources de MO présentes dans le milieu lors d'une PC et d'une PS ont été étudiées. Les résultats montrent que l'ajout de MO n'a pas d'influence sur la composition des communautés benthiques, car le sédiment est déjà un réservoir naturel important de carbone organique. De même, bien qu'il semble y avoir une plus grande variabilité du signal isotopique lors de la PS, aucun schéma précis de variations dans les signatures isotopiques des neuf principales espèces de la macrofaune n'a pu être mis en évidence. Ce qui rejette également l'hypothèse que les consommateurs primaires n'ont pas plus utilisé la MO ajoutée lors de la PS que lors de la PC. L'utilisation dans cette étude d'estimations « maison » de TEF et non de valeurs issues d'une expérience spécifique entraîne des valeurs isotopiques corrigées moins précises. Les estimations de TEF qui ont été calculées prennent en compte les habitudes alimentaires connues des différentes espèces (dépositivores, omnivores, filtreurs) et le mélange de MO sur lequel ils sont sensés s'alimenter (MOPS, sédiment, polychètes). Toutefois, il est possible que le mélange sélectionné ne soit pas entièrement assimilée par l'espèce, voir que l'espèce soit sélective sur les éléments du mélange qu'elle ingère. Cependant, nous restons optimistes que cette méthode d'estimation des TEF soit suffisamment solide pour être utilisé à défaut d'avoir des valeurs de TEF précis. Par la suite, l'estimation de la contribution des différentes sources à la diète des consommateurs a confirmé le faible impact des perturbations constante et sporadique de MO sur la diète de la macrofaune. Toutefois, le modèle de mélange utilisé a également quelques limites. Premièrement, la limitation du modèle à

trois sources possibles n'a pas permis de pouvoir prendre en compte toutes les sources individuellement. Certaines sources, de part leurs origines et leurs signatures isotopiques, ont pu être fusionnées (MOPS/Sédiment), mais d'en le cas des espèces omnivores, la source *Nannochloropsis* a du être totalement ignorée. Deuxièmement, ce modèle linéaire est relativement simple et ne prend en compte que la signature isotopique des sources sélectionnées et pas leur concentration dans le milieu ni leur composition en carbone et azote. Ce modèle a toutefois permis d'évaluer de manière simple et concise l'assimilation de la MO ajoutée lors de notre expérience. L'analyse de la composition en espèces de la macrofaune a montré une légère tendance à l'homogénéisation pour les deux fréquences de perturbation. Ce qui rejette les hypothèses émises sur la réponse de la macrofaune, soit une augmentation de l'hétérogénéité lors de la PS et de l'homogénéité lors de la PC, de la composition de la communauté benthique. Dans cette étude, aucune différence entre la PS et la PC n'a été mise en évidence. L'effet constaté dans nos résultats serait davantage dû à l'apport de matière organique plutôt qu'à la fréquence des perturbations. La communauté macrofaunique de l'estuaire profond du Saint-Laurent semble donc relativement résistante aux perturbations de MO. Cette résistance pourrait s'expliquer par le fait que cette communauté benthique serait déjà adaptée à ce type de perturbation en plus du fait que le sédiment représenterait un réservoir de carbone peut-être plus intéressant pour la faune benthique que la MO ajoutée. De même, il est possible que la quantité de MO ajoutée n'est pas été suffisamment importante pour être perçue comme une perturbation en tant que telle par cette communauté benthique, ce qui expliquerait sa faible réactivité.

Mesurer l'impact des différentes perturbations pouvant survenir sur l'environnement benthique est un enjeu toujours d'actualité. De nombreuses études se sont déjà penchées sur le sujet sous plusieurs angles, comme le milieu étudié (marelles, estuaire, eau profonde,...), le type d'expérience (*in situ*, en mésocosme), le type et la fréquence de perturbation étudiée (matière organique, hypoxie, constante, sporadique,...) ou le compartiment perturbé (macrofaune, méiofaune, bactérie, flux

biogéochimiques) (Crowe *et al.* 2000; Archambault *et al.* 2001; Jonsson *et al.* 2002; Aberle et Witte 2003; Witte *et al.* 2003a; Tewfik *et al.* 2005; Hinz *et al.* 2009; Armenteros *et al.* 2010; Belley *et al.* 2010; Baeta *et al.* 2011; Séguin *et al.* soumis 2012). La plupart de ces études se sont limitées à quelques paramètres spécifiques (une fréquence ou un seul compartiment étudié). Notre étude a pris en compte un maximum de paramètres (2 fréquences de perturbations, les compartiments benthiques des bactéries, de la méiofaune, de la macrofaune et du sédiment et les différentes sources de MO présentes) afin d'avoir une vision plus globale et éventuellement de pouvoir visualiser les liens entre les différents compartiments.

C'est afin de remplir cet objectif, que pour cette étude nous avons opté pour l'utilisation d'un système de benthocosmes. Les benthocosmes offrent l'avantage par rapport à une expérience *in situ* d'être moins onéreux et moins complexes à mettre en place et permettent un contrôle des paramètres du système (température, salinité). Notre étude, ainsi que celle de Silverberg *et al.* (1995) a par ailleurs démontré que les systèmes de benthocosmes restaient relativement représentatifs du milieu naturel, même après plusieurs mois en laboratoire. Si l'on constate que certaines espèces d'Oweniidae et d'Ophiures peuvent être affectées négativement par leur transfert en laboratoire, d'autres espèces telles que *Thyasira sp.* ou Cirratulidae spp. semblent, au contraire, bien s'y développer. On a, de fait, pu constater lors de l'échantillonnage de la macrofaune de nombreux bivalves juvéniles (probablement *Thyasira sp.*) et des *Terebellides stroemi* portant des œufs, ce qui prouve que le système de benthocosmes représente un milieu favorable à la reproduction pour certaines espèces. Toutefois, ce système possède deux inconvénients majeurs. Premièrement, le fait que les benthocosmes proviennent de carottes-boîtes intactes ne permet pas de connaître la composition exacte du benthocosme avant de l'avoir échantillonné et analysé. Cela peut induire une hétérogénéité inter-benthocosme qui ne peut être évaluée précisément. Deuxièmement, les benthocosmes restent moins évidents à mettre en place que des petits mésocosmes (plus spacieux, plus coûteux et plus complexes à installer) et sont donc généralement plus limités en nombre de benthocosmes que l'installation peut

contenir. Dans notre étude, le système se composait de 8 benthocosmes, ce qui a limité le temps d'échantillonnage et le nombre de réplicats. De plus, tous les échantillons récoltés dans les benthocosmes pourrait être considéré comme de la pseudo-réplication, qui se définit par l'utilisation des statistiques inférentielles pour tester les effets d'un traitement avec des données provenant des expériences dans lesquelles soit des traitements ne sont pas répliqués (bien que les échantillons peuvent être) ou de répétitions ne sont pas statistiquement indépendants (Hurlbert 1984). Ce qui est le cas dans notre expérience, car chaque fréquence de perturbation n'a été testé qu'une fois et que pour chaque temps dans chaque série (constante et sporadique) les échantillons ont été pris dans un même benthocosme. Néanmoins, le système de benthocosmes reste un outil intéressant pour l'étude du milieu benthique, car il peut s'adapter à un large éventail de type d'expérimentation (ex. variation de température, perturbation chimique ou métallique, variation du taux d'oxygène, ajout d'espèce invasive).

L'étude du compartiment bactérien et de la méiofaune a donné des résultats présentés en Annexe I et II. Ces résultats n'ont pas pu nous permettre de répondre aux hypothèses énoncées : soit une augmentation rapide de l'abondance bactérienne pour la PS et une plus progressive pour la PC et pour la méiofaune, une assimilation rapide de la MO ajoutée lors de la PS et moins importante lors de la PC. Ceci est notamment dû au fait que toutes les analyses prévues n'ont pas pu être effectuées dans le cadre de cette étude. Toutefois, l'analyse des bactéries effectuée sur la couche de surface (0-0,5 cm) et de subsurface (3-4 cm) n'a démontré aucune variation importante de l'abondance bactérienne dans les benthocosmes, quelle que soit la fréquence de perturbation (Annexe I). L'analyse isotopique des grands groupes de la méiofaune (foraminifères, copépodes et nématodes) n'a pu être réalisée, car le nombre d'individus n'était pas assez important pour que l'échantillon soit détecté par le spectromètre de masse. De plus, le protocole d'extraction de la méiofaune pour les analyses isotopiques se révèle relativement contraignant et incertain. La coloration au Rose de Bengale ne pouvant pas être utilisée, car cela biaiserait les analyses isotopiques, il est très difficile de distinguer les individus vivants des morts au moment de l'échantillonnage. Dans le

cas des foraminifères, en l'absence de coloration, il est nécessaire de vérifier si les individus contiennent du cytoplasme. Cette tâche est extrêmement difficile lorsque les individus sont petits, opaques ou tachés, ce qui était souvent le cas dans nos échantillons. Toutefois, une analyse préliminaire de l'abondance des 3 grands groupes de la méiofaune de la couche de surface (0-0,5 cm) a été faite à l'aide d'une coloration au Rose de Bengale (Annexe II). Ces résultats montrent que la méiofaune est principalement dominée par les foraminifères. Il n'est cependant pas possible de distinguer de schéma de variation précis entre les deux fréquences de perturbations car un seul réplikat a été analysé. Si dans cette étude l'impact de perturbation de MO sur la méiofaune n'a pu être clairement établi, une étude réalisée sur les foraminifères montre que ceux-ci sont probablement très rapides pour exploiter la MO du sédiment et pourraient être d'importants reminéralisateurs des nutriments dans le système (Lesen 2005). La méiofaune peut intégrer la MO directement en l'ingérant ou indirectement en broutant les bactéries (Franco *et al.* 2008). De même, la méiofaune peut également être ingérée par la macrofaune, de manière spécifique ou bien avalée en même temps que le sédiment. Les bactéries et la méiofaune sont connues comme étant des organismes très réactifs à l'arrivée de MO (Moodley *et al.* 2002; Witte *et al.* 2003a).

Une analyse des flux biogéochimiques a été effectuée sur les deux derniers benthocosmes (T21) de chaque série (constante et sporadique) avant le début de l'expérience, puis un jour après le début de l'expérience, à la moitié et à la fin de l'expérience (Annexe III, projet de la stagiaire postdoctoral A. Mouret). Les résultats montrent une augmentation de la consommation d'oxygène ainsi qu'une production de phosphates, nitrates, silicates et manganèse dissous après le début des perturbations, quelle que soit leur fréquence. Ces effets sont dû à l'apport de MO qui stimule la respiration aérobie et les processus de dégradation qui consomment de l'oxygène ainsi que des réactions liées au recyclage de la MO qui induisent la production de phosphates, nitrates, silicates et manganèse dissous. De plus, on constate une hétérogénéité dans les flux entre les deux benthocosmes de chaque série à l'état initial, ce qui serait dû à l'hétérogénéité naturelle des différents benthocosmes. Toutefois, cette hétérogénéité dans les entre le

benthocosme de la PC et celui de la PS se retrouve moins importante à la fin de l'expérience. Le même schéma se retrouve dans la variation de l'abondance totale de la macrofaune. Ce même schéma répété dans la variation de l'abondance totale de la macrofaune et dans celle des flux biogéochimique montre une tendance à l'homogénéisation du système benthique quelle que soit la fréquence de la perturbation de MO.

Perspectives

L'utilisation d'un système de benthocosmes, l'application simultanée de deux fréquences de perturbations et l'échantillonnage des différents compartiments de l'écosystème benthique (bactéries, méio-, macrofaune et les flux biogéochimiques) constituent une approche nouvelle dans l'étude des perturbations sur l'écosystème benthique. Les difficultés rencontrées ont mis en évidence les points à améliorer dans les méthodes et cette première série de résultats amène une diversité de nouvelles voies de recherche pouvant être approfondies.

La difficulté majeure rencontrée a été celle de l'analyse de la méiofaune qui n'a pu être faite dans le cadre de ce projet. Mais la mise en place de collaboration avec d'autres laboratoires va peut-être permettre l'analyse plus approfondie de la composition de la méiofaune (identification des espèces). Les résultats pourront ensuite être mis en relation avec ceux de la macrofaune, des bactéries et des flux biogéochimiques afin d'avoir une vue d'ensemble de l'impact des perturbations sur le système benthique.

Dans notre étude, les techniques d'analyses isotopiques ont été utilisées pour évaluer l'utilisation des différentes sources de MO ajoutée par les organismes benthiques. Une autre approche comme l'ajout de MO marquée, c'est-à-dire artificiellement enrichie en ^{13}C ou en ^{15}N , aurait pu être utilisée. Cette technique permet notamment de quantifier le taux d'assimilation de la MO marquée par les organismes (Moodley *et al.* 2002; Aberle et Witte 2003; Witte *et al.* 2003a; Moodley *et al.* 2005; Aspetsberger *et al.* 2007; Franco *et al.* 2008). Toutefois, cette méthode ne permet de suivre l'assimilation de la MO marquée

uniquement, car le signal isotopique des autres sources est masqué par celui de la MO marquée. Ce qui ne permet pas d'évaluer la composition de la diète des organismes. L'utilisation ou non de MO enrichie dépend donc de l'objectif de l'étude et des mécanismes que l'on souhaite étudier. L'analyse des acides gras est quant à elle une autre technique qui peut également être utilisée pour évaluer les relations prédateurs-proie. L'utilisation des acides gras comme marqueurs trophiques est basée sur le fait que les producteurs primaires marins possèdent des assemblages d'acides aminés particuliers qui sont conservés lors de leur transfert vers les consommateurs primaires. Les acides gras sont donc utilisés comme des biomarqueurs qualitatifs des sources assimilées par les consommateurs. Toutefois, la clarté du signal acide gras diminue à mesure que l'on progresse vers les niveaux trophiques supérieurs en raison du mélange des différentes sources de MO (Dalsgaard *et al.* 2003). Une autre limite des marqueurs lipidiques est que certains acides gras peuvent être métabolisés et transformés par l'organisme du consommateur. C'est pourquoi plusieurs études les utilisent en complément des analyses isotopiques (Alfaro *et al.* 2006; Budge *et al.* 2008; El-Sabaawi *et al.* 2009).

Certaines conditions d'expérience pourraient être modifiées telles que le temps de l'expérience ou les fréquences de perturbation utilisées. En effet, seul deux fréquences de perturbations ont été testés dans cette expérience, constante et sporadique. Mais d'autres fréquences pourraient être utilisées, comme une fréquence « croissante » qui serait représentative d'une urbanisation grandissante du milieu côtier induisant une augmentation de plus en plus importante des rejets (Thibodeau *et al.* 2006). De même, la fréquence « aléatoire » est très représentative des apports souvent imprévisibles de MO sur le fond.

De même, la qualité de la MO pourrait être modifiée. Dans notre étude, on a apporté une MO fraîche et labile dans le système de benthocosme. Toutefois, une MO plus réfractaire pourrait être utilisée, simulant des apports continentaux importants dans les milieux côtiers par exemple (apports par les fleuves et rivières). L'étude d'Asperberger *et al.* (2007) a testé les temps de réponse des différents compartiments de la communauté benthique pour des apports de MO de qualités différentes (une « fraîche » et une

« altérée »). Globalement, ces résultats montrent que le processus de dégradation des phytodétritus est 1,5 fois plus rapide avec la MO fraîche que pour la MO réfractaire pour une communauté benthique vivant à 605 m de profondeur.

Le St-Laurent est un écosystème important qui abrite une grande diversité d'espèce marine. Il est également une ressource essentielle pour la province du Québec. Comprendre l'impact de perturbation sur l'écosystème benthique de l'estuaire du St-Laurent est important pour la gestion de cet écosystème et la protection de ses ressources.

Les eaux profondes de l'estuaire maritime du St-Laurent subissent depuis les années 1930 des pressions environnementales dues à l'installation d'une hypoxie permanente (Gilbert *et al.* 2007). Sous cette pression, la communauté benthique du Chenal Laurentien s'est modifiée pour s'adapter aux faibles concentrations d'oxygène (Bourque 2009; Belley *et al.* 2010). Les résultats de cette étude ont également mis en évidence sa capacité de résistance à une perturbation de MO. Cette capacité serait aussi une adaptation à ces pressions environnementales. Reproduire le même type de perturbation sur cette communauté en augmentant l'intensité de l'apport en MO pourrait permettre d'évaluer le flux maximal en MO que la communauté macrofaunique du Chenal Laurentien peut supporter avant que celle-ci soit trop perturbée. Une autre possibilité serait d'évaluer le même type de perturbation sur différentes communautés benthiques. En effet, l'impact d'une même perturbation pourrait être plus important sur des communautés ayant un seuil de résistance moins élevé. Comparer l'amplitude des réponses de différentes communautés face à un même type de perturbation de MO pourrait permettre d'identifier les milieux ayant un plus grand risque de se dégrader si des apports trop importants de MO devaient survenir (par exemple, installation de rejet d'eau usée, urbanisation du milieu côtier environnant ou augmentation de la production primaire de surface).

Dans notre expérience, l'impact d'une seule perturbation a été testé : la matière organique. Toutefois, en milieu naturel, la communauté benthique peut être exposée à plusieurs perturbations simultanément. Même si la communauté benthique s'adapte aux conditions environnementales, une perturbation peut la fragiliser et la rendre plus

vulnérable si d'autres perturbations s'ajoutent. Dans le Chenal Laurentien, les conditions hypoxiques représentent déjà un facteur de stress pour la communauté benthique. Et récemment, il a été mis en évidence une acidification des eaux de fond du Chenal (Mucci *et al.* 2011), ce qui constitue un stress supplémentaire pour de nombreux organismes tels que les coccolithophores, les foraminifères, les ptéropodes, les mollusques, les crustacés, les échinodermes, les gastéropodes et le corail (Fabry *et al.* 2008; Ries *et al.* 2009). La combinaison de ces deux stress ajoutée à une perturbation de matière organique pourrait induire une réponse bien plus importante que celle obtenue dans notre étude et se rapprocherait des conditions environnementales naturelles subies par la communauté benthique du Chenal Laurentien.

ANNEXES

Annexe I : Résultats préliminaires de l'analyses des bactéries

Les analyses des bactéries contenues dans les couches de surface (0-0,5 cm) et de subsurface (3-4 cm) des benthocosmes ont été faites en juin-juillet 2012 par F. Malo (stagiaire sous la direction de G. Chaillou). Les résultats ne montrent pas de variations importantes de l'abondance bactérienne (**Figure 13**). Celle-ci reste comprise entre $7,78.10^8$ et $9,86.10^8$ bactéries pour la PS et $7,65.10^8$ et $9,56.10^8$ bactéries pour la PC dans la couche de surface.

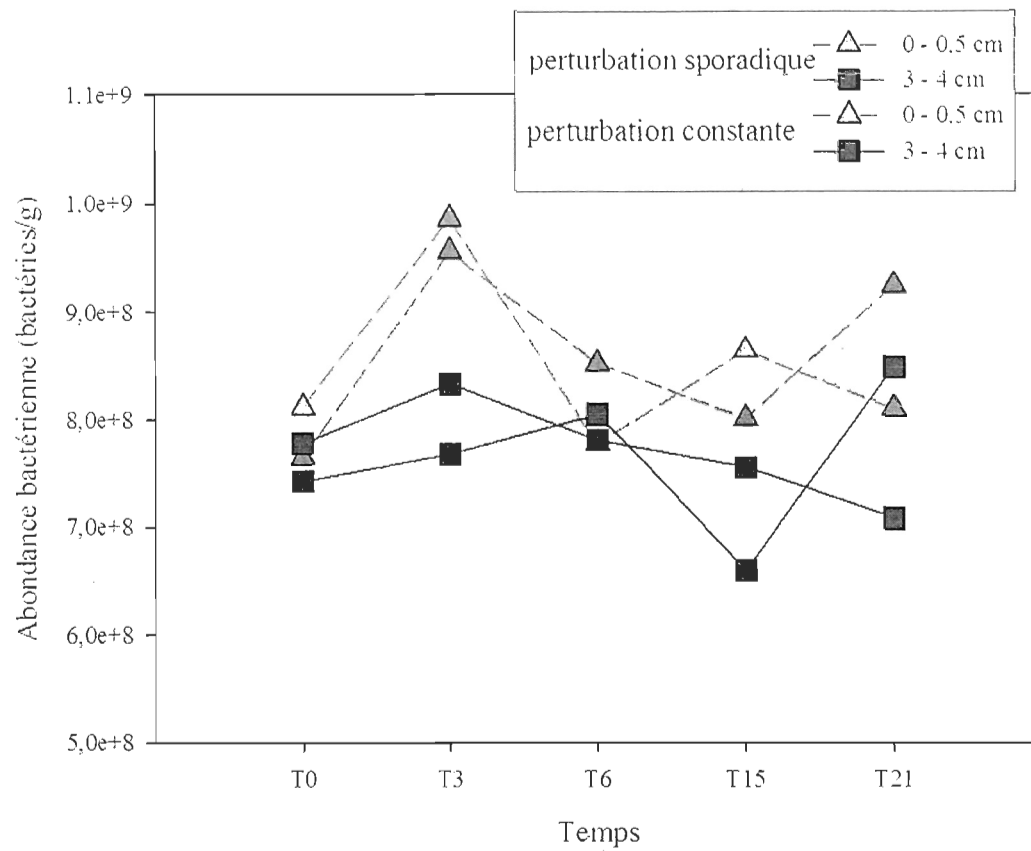


Figure 13. Abondance bactérienne dans la couche de surface (0-0,5 cm) et la couche de subsurface (3-4 cm) pour la PS (rouge) et la PC (vert)

Annexe II : Résultats préliminaires de l'analyses de la méiofaune

La méiofaune a été échantillonnée lors de l'expérience et les échantillons de la couche de surface (0-0,5 cm), où la méiofaune est la plus abondante, ont été analysés à l'aide d'une coloration au Rose de Bengale (**Figure 14**). Ils révèlent une communauté méiofaunique essentiellement composée de foraminifères. On constate que dans les benthocosmes, l'abondance des foraminifères et des nématodes est légèrement inférieure à celle du milieu naturel (Références), sauf à T3 et T21 de la perturbation sporadique chez les foraminifères. Dans leur étude, Thibodeau *et al.* (2006) ont fait l'analyse du nombre de test par gramme de sédiment dans une carotte prélevée proche de la station 23. Ils constatent une abondance aux alentours de 38 test/g pour la première couche de sédiment. Dans nos deux échantillons de références, l'abondance totale de test par gramme (tests colorés et non colorés) est de 95 et 120 test/g (pour R1 et R2 respectivement). En valeurs absolues, ses résultats sont plus élevés que ceux de Thibodeau *et al.* (2006). Toutefois, ces abondances se retrouvent dans le même ordre de grandeur si l'on considère que la fraction de 38 à 106 μm n'a pas été prise en compte dans l'étude de Thibodeau *et al.* (2006) et que dans les deux cas, un seul réplicat a été analysé.

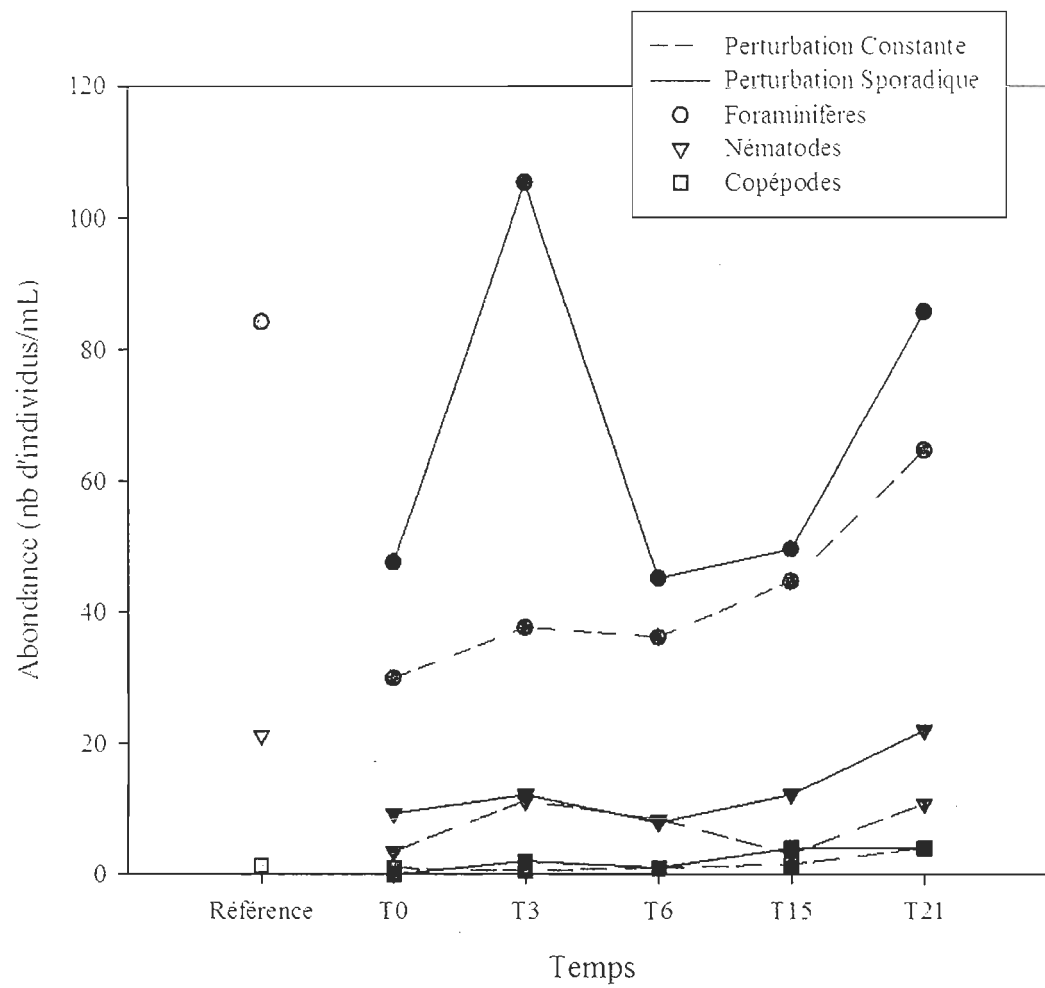


Figure 14. Abondance de la méiofaune dans la couche de surface (0-0,5cm). L'abondance moyenne a été prise pour la référence (R1 et R2)

Annexe III : Étude de l'impact de perturbations sporadique et constante de matière organique sur les flux biogéochimiques en benthocosme par A. Mouret

Introduction

L'interface eau-sédiment est une zone de transition importante et est classiquement caractérisée comme un horizon oxique bien défini avec des gradients géochimiques. En réalité, dans un écosystème benthique avec de la macrofaune, l'activité de la faune et la distribution hétérogène de la matière organique introduisent un autre niveau de complexité et initient une distribution hétérogène de microzones. Ainsi l'investigation des processus benthiques et des taux d'échanges nécessitent de résoudre les variations spatiales et temporelles à différentes échelles et requièrent l'utilisation d'approches innovantes pour étudier les écosystèmes benthiques. Dans cette perspective, un système expérimental a été mis en place composé de bassins en circuit fermé à circulation d'eau à température et salinité contrôlées, dans lesquels des "benthocosmes" d'une surface de 0.16 m² ont été installés dans le but de conserver du sédiment du chenal du Saint-Laurent de 350 m de profondeur dans les conditions *in-situ* de température et salinité. Après une période de rééquilibrage, une expérience sur des perturbations de matière organique a été menée pendant 20 jours avec deux perturbations à des fréquences différentes : une perturbation sporadique avec un seul ajout de matière organique au début de l'expérience et une perturbation constante avec des ajouts quotidiens pendant toute la durée de l'expérience. Des incubations des benthocosmes ont été réalisées avant et au cours de l'expérience pour déterminer les flux d'oxygène, nitrates, phosphates, manganèse dissous à l'interface eau-sédiment. D'autres paramètres comme l'abondance de la macrofaune et des bactéries ont aussi été mesurés pour avoir une compréhension globale du fonctionnement de l'écosystème de cet environnement.

Matériel et méthodes pour la mesure des flux biogéochimiques

Les deux benthocosmes choisis pour le suivi des flux biogéochimiques au cours de l'expérience de perturbation de matière organique sont les derniers benthocosmes (T21)

pour la PC et la PS (voir section *MATERIEL ET MÉTHODES*). Des mesures des flux biogéochimiques ont été réalisées sur ces deux benthocosmes avant le début de l'expérience, un jour après le début de l'expérience, puis à la moitié et à la fin de l'expérience.

Pour mesurer les échanges entre le sédiment et l'eau surnageante, qu'on appelle flux biogéochimiques, des incubations ont été réalisées. Le principe est simple, on ferme le benthocosme avec un couvercle étanche équipé d'une valve pour le prélèvement de l'eau et d'une valve connectée à un réservoir d'eau des bassins filtrée avant le début de l'incubation (**Figure 15**). De l'eau surnageante est prélevée à intervalles de temps régulier et la quantité d'eau prélevée est remplacée par de l'eau du réservoir. L'homogénéisation de l'eau surnageante dans le benthocosme pendant l'incubation est réalisée grâce à une pompe de circulation d'eau. Des échantillons d'eau sont prélevés, piégés et conditionnés dans des bouteilles en verre à bouchon rodé pour l'analyse postérieure de l'oxygène dissous par la méthode Winkler (Carpenter 1965). D'autres échantillons d'eau sont collectés et filtrés à l'aide d'un filtre AC 0.2 μm et conditionnés en triplicat dans des tubes de 15 mL qui sont congelés pour les échantillons destinés à l'analyse des nitrates, et acidifiés avec du HNO_3 concentré puis réfrigérés pour les échantillons réservés à l'analyse des phosphates et du manganèse dissous. L'analyse des nitrates a été réalisée à l'aide d'un auto-analyseur selon les méthodes de Wood (1967) et Anderson (1979). L'analyse des phosphates a été effectuée par colorimétrie selon la méthode de Murphy et Riley (1962). Le manganèse dissous a été analysé grâce à un spectromètre à absorption atomique à flamme.

Les incubations ont été réalisées pendant 36h maximum à raison de 8 temps de prélèvement par incubation. Les incubations sont toujours arrêtées avant d'atteindre une diminution de la concentration d' O_2 supérieure à 20% car au-delà on considère qu'on induit un stress sur la faune présente dans le sédiment et donc sur le fonctionnement de l'écosystème.

Résultats et discussion

Les flux mesurés pour l'oxygène caractérisent une consommation d'oxygène par le système benthique. Cette consommation est due à la respiration et à l'activité des macro-organismes benthiques (Aller 1982), à la dégradation de la matière organique par les méio- et micro-organismes et les bactéries présentes dans le sédiment ainsi que l'oxydation des éléments réduits produits par les processus sub-oxiques et anaérobiques plus profonds de la diagenèse précoce (Froelich *et al.* 1979; Berner 1980). Les résultats des mesures de flux avant et au cours de l'expérience montrent que dans les deux fréquences de perturbation de matière organique, la consommation d'oxygène est plus importante après le début de l'expérience en raison de l'apport de matière organique qui est fait dans le système (**Figure 16**) et qui stimule la respiration aérobie et les processus de dégradation.

Les phosphates, nitrates, silicates et le manganèse dissous sont quant à eux produits dans les sédiments en lien avec le recyclage de la matière organique. Il y a donc un flux sortant du sédiment vers l'eau surnageante résultant de la production de ces éléments dans le sédiment. De la même manière que pour l'oxygène dissous, la production de ces éléments augmente après les perturbations (**Figure 16**) en raison de l'intensification des réactions liées au recyclage de la matière organique ajoutée.

Pour les différents éléments analysés, les flux mesurés avant l'expérience présentent une différence qui peut être importante. Cette différence peut être due à l'hétérogénéité naturelle qui existe entre les différents benthocosmes bien qu'ils aient été prélevés à la même station. Cette différence entre les flux avant les perturbations a tendance à être réduite à la fin de l'expérience (20 jours), après la perturbation. Ce schéma est similaire à celui de l'abondance totale de la macrofaune qui semble également montrer une tendance à l'homogénéisation du système.

Les flux finaux et l'abondance des espèces ne diffèrent pas en fonction de la fréquence (sporadique ou constante) de la perturbation. Indépendamment de la fréquence, la perturbation fait tendre l'écosystème vers une homogénéisation des flux

biogéochimiques et de l'abondance de la macrofaune benthique. La quantité de matière organique ajoutée, égale dans les deux traitements de l'expérience, semble être le paramètre responsable cette homogénéisation.

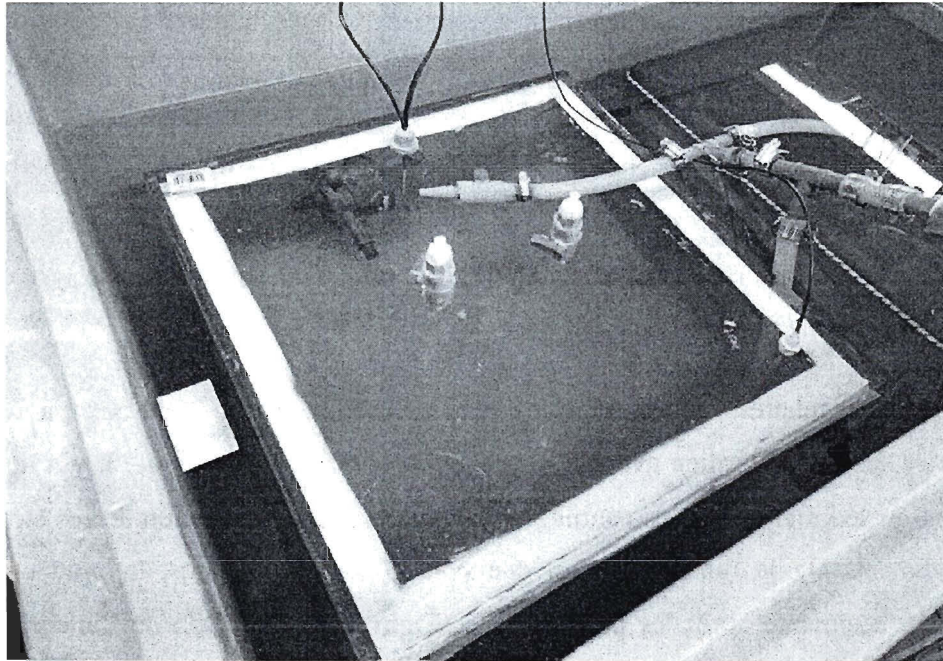


Figure 15. Photographie du système d'incubation sur un benthocosme

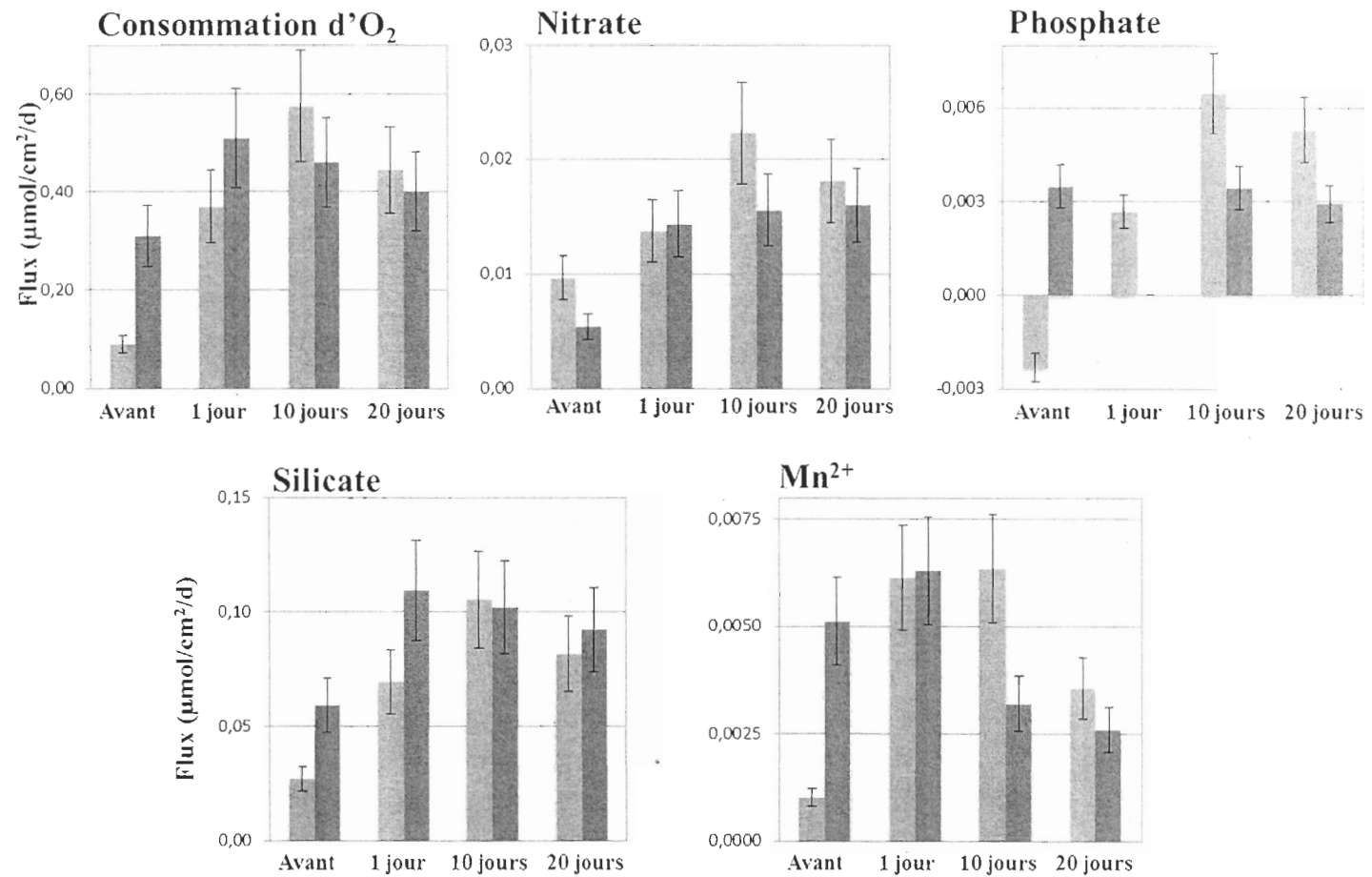


Figure 16. Flux biogéochimiques (moyenne \pm écart-type) du dernier benthocosme (T21) pour la perturbation Constante (en vert) et la perturbation Sporadique (en rouge)

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aberle, N. and A. M. Malzahn (2007). "Interspecific and nutrient-dependent variations in stable isotope fractionation: Experimental studies simulating pelagic multitrophic systems." *Oecologia* 154: 291-303.
- Aberle, N. and U. Witte (2003). "Deep-sea macrofauna exposed to a simulated sedimentation event in the abyssal NE Atlantic: In situ pulse-chase experiments using ^{13}C -labelled phytodetritus." *Marine Ecology Progress Series* 251: 37-47.
- Alfaro, A. C., F. Thomas, L. Sergent and M. Duxbury (2006). "Identification of trophic interactions within an estuarine food web (northern New Zealand) using fatty acid biomarkers and stable isotopes." *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 70: 271-286.
- Alkhatib, M., C. J. Schubert, P. A. Del Giorgio, Y. Gelinás and M. F. Lehmann (2012). "Organic matter reactivity indicators in sediments of the St. Lawrence Estuary." *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 102-103: 36-47.
- Aller, R.C. (1982). The effect of macrobenthos on chemical properties of marine sediments and overlying bottom water. New York, Plenum Press.
- Anderson, L. (1979). "Simultaneous spectrophotometric determination of nitrite and nitrate by flow injection analysis." *Analytica Chimica Acta* 110: 123-128.
- Archambault, P., K. Banwell and A. J. Underwood (2001). "Temporal variation in the structure of intertidal assemblages following the removal of sewage." *Marine Ecology Progress Series* 222: 51-62.
- Armenteros, M., J. A. Pérez-García, A. Ruiz-Abierno, L. Díaz-Asencio, Y. Helguera, M. Vincx and W. Decraemer (2010). "Effects of organic enrichment on nematode assemblages in a microcosm experiment." *Marine Environmental Research* 70: 374-382.

- Aspetsberger, F., M. Zabel, T. Ferdelman, U. Struck, A. Mackensen, A. Ahke and U. Witte (2007). "Instantaneous benthic response to different organic matter quality: In situ experiments in the Benguela Upwelling System." *Marine Biology Research* 3: 342-356.
- Baeta, A., N. Niquil, J. C. Marques and J. Patrício (2011). "Modelling the effects of eutrophication, mitigation measures and an extreme flood event on estuarine benthic food webs." *Ecological Modelling* 222: 1209-1221.
- Belley, R., P. Archambault, B. Sundby, F. Gilbert and J. M. Gagnon (2010). "Effects of hypoxia on benthic macrofauna and bioturbation in the Estuary and Gulf of St. Lawrence, Canada." *Continental Shelf Research* 30: 1302-1313.
- Ben-David, M. and D. M. Schell (2001). "Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes: A response." *Oecologia* 127: 180-184.
- Benoit, P., Y. Gratton and A. Mucci (2006). "Modeling of dissolved oxygen levels in the bottom waters of the Lower St. Lawrence Estuary: Coupling of benthic and pelagic processes." *Marine Chemistry* 102: 13-32.
- Berner, R.A. (1980). *Early Diagenesis: A Theoretical Approach*, Princeton University Press.
- Bianchi, T. S. (2011). "The role of terrestrially derived organic carbon in the coastal ocean: A changing paradigm and the priming effect." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108: 19473-19481.
- 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.
- Blair, N. E., L. A. Levin, D. J. DeMaster and G. Plaia (1996). "The short-term fate of fresh algal carbon in continental slope sediments." *Limnology and Oceanography* 41: 1208-1219.
- Bourque, M. (2009). "Variation spatio-temporelle de la macrofaune endobenthique dans la zone profonde du Saint-Laurent (Québec, Canada) en relation avec les conditions environnementales." *Mémoire de Maîtrise*, Université du Québec à Rimouski.

- Budge, S. M., M. J. Wooller, A. M. Springer, S. J. Iverson, C. P. McRoy and G. J. Divoky (2008). "Tracing carbon flow in an arctic marine food web using fatty acid-stable isotope analysis." *Oecologia* 157: 117-129.
- Carabel, S., E. Godínez-Domínguez, P. Verísimo, L. Fernández and J. Freire (2006). "An assessment of sample processing methods for stable isotope analyses of marine food webs." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 336: 254-261.
- Carpenter, James H. (1965). "The Accuracy of the Winkler Method for Dissolved Oxygen Analysis." *Limnology and Oceanography* 10: 135-140.
- Caswell, H. and J. E. Cohen (1991). *Communities in patchy environments: a model of disturbance, competition, and heterogeneity*. New-York, Springer-Verlag.
- Caut, S., E. Angulo and F. Courchamp (2008). "Caution on isotopic model use for analyses of consumer diet." *Canadian Journal of Zoology* 86: 438-445.
- Caut, S., E. Angulo and F. Courchamp (2009). "Variation in discrimination factors ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$): The effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction." *Journal of Applied Ecology* 46: 443-453.
- Chouvelon, T., J. Spitz, F. Caurant, P. Mèndez-Fernandez, A. Chappuis, F. Laugier, E. Le Goff and P. Bustamante (2012). "Revisiting the use of $\delta^{15}\text{N}$ in meso-scale studies of marine food webs by considering spatio-temporal variations in stable isotopic signatures - The case of an open ecosystem: The Bay of Biscay (North-East Atlantic)." *Progress in Oceanography* 101: 92-105.
- Cocito, S., S. Fanucci, I. Niccolai, C. Morri and C. N. Bianchi (1990). "Relationships between trophic organization of benthic communities and organic matter content in Tyrrhenian Sea sediments." *Hydrobiologia* 207: 53-60.
- Crowe, T. P., R. C. Thompson, S. Bray and S. J. Hawkins (2000). "Impacts of anthropogenic stress on rocky intertidal communities." *Journal of Aquatic Ecosystem Stress and Recovery* 7: 273-297.
- Dalsgaard, J., M. St. John, G. Kattner, D. Müller-Navarra and W. Hagen (2003). "Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment." *Advances in Marine Biology* 46: 225-340.

- DeNiro, M. J. and S. Epstein (1978). "Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals." *Geochimica et Cosmochimica Acta* 42: 495-506.
- Diaz, R. J. and R. Rosenberg (1995). "Marine benthic hypoxia: A review of its ecological effects and the behavioural responses of benthic macrofauna." *Oceanography Marine Biology* 33: 245-303.
- Diaz, R. J. and R. Rosenberg (2008). "Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems." *Science* 321: 926-929.
- El-Sabaawi, R., J. F. Dower, M. Kainz and A. Mazumder (2009). "Characterizing dietary variability and trophic positions of coastal calanoid copepods: Insight from stable isotopes and fatty acids." *Marine Biology* 156: 225-237.
- Fabry, V. J., B. A. Seibel, R. A. Feely and J. C. Orr (2008). "Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem processes." *ICES Journal of Marine Science* 65: 414-432.
- Franco, M. A., K. Soetaert, M. J. Costa, M. Vincx and J. Vanaverbeke (2008). "Uptake of phytodetritus by meiobenthos using $\delta^{13}\text{C}$ labelled diatoms and Phaeocystis in two contrasting sediments from the North Sea." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 362: 1-8.
- Froelich, P. N., G. P. Klinkhammer, M. L. Bender, N. A. Luedtke, G. R. Heath, Doug Cullen, Paul Dauphin, Doug Hammond, Blayne Hartman and Val Maynard (1979). "Early oxidation of organic matter in pelagic sediments of the eastern equatorial Atlantic: suboxic diagenesis." *Geochimica et Cosmochimica Acta* 43: 1075-1090.
- Gilbert, D., D. Chabot, P. Archambault, B. Rondeau and S. Hébert (2007). "Appauvrissement en oxygène dans les eaux profondes du Saint-Laurent marin." *Le Naturaliste Canadien* 131: 67-75.
- Gilbert, D., B. Sundby, C. Gobeil, A. Mucci and G. H. Tremblay (2005). "A seventy-two-year record of diminishing deep-water oxygen in the St. Lawrence estuary: The northwest Atlantic connection." *Limnology and Oceanography* 50: 1654-1666.

- Gilbert, F., S. Hulth, N. Strömberg, K. Ringdahl and J. C. Poggiale (2003). "2-D optical quantification of particle reworking activities in marine surface sediments." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 285-286: 251-263.
- Glasby, T. M. and A. J. Underwood (1996). "Sampling to differentiate between pulse and press perturbations." *Environmental Monitoring and Assessment* 42: 241-252.
- Hinz, H., V. Prieto and M. J. Kaiser (2009). "Trawl disturbance on benthic communities: chronic effects and experimental predictions." *Ecological Applications* 19: 761-773.
- Hurlbert, Stuart H. (1984). "Pseudoreplication and the Design of Ecological Field Experiments." *Ecological Monographs* 54: 187-211.
- Jackson, A. L., R. Inger, S. Bearhop and A. Parnell (2009). "Erroneous behaviour of MixSIR, a recently published Bayesian isotope mixing model: A discussion of Moore & Semmens (2008)." *Ecology Letters* 12: E1-E5.
- Jonsson, M., O. Dangles, B. Malmqvist and F. Guérolde (2002). "Simulating species loss following perturbation: Assessing the effects on process rates." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 269: 1047-1052.
- Layman, C. A., M. S. Araujo, R. Boucek, C. M. Hammerschlag-Peyer, E. Harrison, Z. R. Jud, P. Matich, A. E. Rosenblatt, J. J. Vaudo, L. A. Yeager, D. M. Post and S. Bearhop (2011). "Applying stable isotopes to examine food-web structure: An overview of analytical tools." *Biological Reviews* 87: 545-562.
- Lee, H. W., J. H. Bailey-Brock and M. M. McGurr (2006). "Temporal changes in the polychaete infaunal community surrounding a Hawaiian mariculture operation." *Marine Ecology Progress Series* 307: 175-185.
- Lesen, A. E. (2005). "Relationship between benthic foraminifera and food resources in South San Francisco Bay, California, USA." *Marine Ecology Progress Series* 297: 131-145.
- Lucotte, M., C. Hillaire-Marcel and P. Louchouart (1991). "First-order organic carbon budget in the St Lawrence Lower estuary from $\delta^{13}C$ data." *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 32: 297-312.

- Magen, C., G. Chaillou, S. A. Crowe, A. Mucci, B. Sundby, A. Gao, R. Makabe and H. Sasaki (2010). "Origin and fate of particulate organic matter in the southern Beaufort Sea - Amundsen Gulf region, Canadian Arctic." *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 86: 31-41.
- McCutchan, J. H., W. M. Lewis Jr, C. Kendall and C. C. McGrath (2003). "Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur." *Oikos* 102: 378-390.
- Minagawa, Masao and Eitaro Wada (1984). "Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age." *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48: 1135-1140.
- Moodley, L., J. J. Middelburg, H. T. S. Boschker, G. C. A. Duineveld, R. Pel, P. M. J. Herman and C. H. R. Heip (2002). "Bacteria and foraminifera: Key players in a short-term deep-sea benthic response to phytodetritus." *Marine Ecology Progress Series* 236: 23-29.
- Moodley, L., J. J. Middelburg, K. Soetaert, H. T. S. Boschker, P. M. J. Herman and C. H. R. Heip (2005). "Similar rapid response to phytodetritus deposition in shallow and deep-sea sediments." *Journal of Marine Research* 63: 457-469.
- Moore, J. W. and B. X. Semmens (2008). "Incorporating uncertainty and prior information into stable isotope mixing models." *Ecology Letters* 11: 470-480.
- Mouret, A., P. Anschutz, B. Deflandre, G. Chaillou, C. Hyacinthe, J. Deborde, H. Etcheber, J. M. Jouanneau, A. Grémare and P. Lecroart (2010). "Oxygen and organic carbon fluxes in sediments of the Bay of Biscay." *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 57: 528-540.
- Mucci, A., M. Starr, D. Gilbert and B. Sundby (2011). "Acidification of Lower St. Lawrence estuary bottom waters." *Atmosphere - Ocean* 49: 206-218.
- Murphy, J. and J. P. Riley (1962). "A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters." *Analytica Chimica Acta* 27: 31-36.

- Nadon, M. O. and J. H. Himmelman (2006). "Stable isotopes in subtidal food webs: Have enriched carbon ratios in benthic consumers been misinterpreted?" *Limnology and Oceanography* 51: 2828-2836.
- Nadon, M. O. and J. H. Himmelman (2010). "The structure of subtidal food webs in the northern Gulf of St. Lawrence, Canada, as revealed by the analysis of stable isotopes." *Aquatic Living Resources* 23: 167-176.
- Parnell, A. C., R. Inger, S. Bearhop and A. L. Jackson (2010). "Source partitioning using stable isotopes: Coping with too much variation." *PLoS ONE* 5.
- Pearson, T. H. and R. Rosenberg (1978). "Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment." *Oceanography Marine Biology* 16: 229-311.
- Peterson, B. J. and B. Fry (1987). "Stable isotopes in ecosystem studies." *Annual review of ecology and systematics. Vol. 18*: 293-320.
- Phillips, D. L. (2001). "Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes: A critique." *Oecologia* 127: 166-170.
- Phillips, D. L. and J. W. Gregg (2003). "Source partitioning using stable isotopes: Coping with too many sources." *Oecologia* 136: 261-269.
- Phillips, D. L. and P. L. Koch (2002). "Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models." *Oecologia* 130: 114-125.
- Phillips, D. L., S. D. Newsome and J. W. Gregg (2005). "Combining sources in stable isotope mixing models: Alternative methods." *Oecologia* 144: 520-527.
- Phillips, Donald L. and Jillian W. Gregg (2001). "Uncertainty in source partitioning using stable isotopes." *Oecologia* 127: 171-179.
- Piot, A. (2012). "Impacts des changements de biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes benthiques en zone intertidale." *Thèse de Doctorat, Université du Québec à Rimouski*.
- Post, D. M. (2002). "Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions." *Ecology* 83: 703-718.

- Richard, M., P. Archambault, G. Thouzeau and G. Desrosiers (2007a). "Summer influence of 1 and 2 yr old mussel cultures on benthic fluxes in Grande-Entrée lagoon, îles-de-la-Madeleine (Québec, Canada)." *Marine Ecology Progress Series* 338: 131-143.
- Richard, M., P. Archambault, G. Thouzeau, C. W. McKindsey and G. Desrosiers (2007b). "Influence of suspended scallop cages and mussel lines on pelagic and benthic biogeochemical fluxes in Havre-aux-Maisons Lagoon, îles-de-la-Madeleine (Quebec, Canada)." *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 64: 1491-1505.
- Ries, J. B., A. L. Cohen and D. C. McCorkle (2009). "Marine calcifiers exhibit mixed responses to CO₂-induced ocean acidification." *Geology* 37: 1131-1134.
- Schratzberger, M., J. M. Gee, H. L. Rees, S. E. Boyd and C. M. Wall (2000). "The structure and taxonomic composition of sublittoral meiofauna assemblages as an indicator of the status of marine environments." *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 80: 969-980.
- Séguin, A., P. Archambault and D. Gravel (soumis 2012). "Impact of disturbance regime on alpha and beta diversity among rock pools." *PLoS ONE*.
- Silverberg, N., J. M. Gagnon and K. Lee (1995). "A benthic mesocosm facility for maintaining soft-bottom sediments." *Netherlands Journal of Sea Research* 34: 289-302.
- Solomon, C. T., S. R. Carpenter, M. K. Clayton, J. J. Cole, J. J. Coloso, M. L. Pace, M. J. Vander Zanden and B. C. Weidel (2011). "Terrestrial, benthic, and pelagic resource use in lakes: Results from a three-isotope Bayesian mixing model." *Ecology* 92: 1115-1125.
- Starr, M., L. St-Amand, L. Devine, L. Bérard-Therriault and P. S. Galbraith (2004). "État du phytoplancton dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent en 2003." *SCCS Document de recherche 2004/123*.
- Tan, F. C. and P. M. Strain (1979). "Carbon isotope ratios of particulate organic matter in the Gulf of St. Lawrence." *Fisheries Research Board of Canada* 36: 678-682.

- Tewfik, A., J. B. Rasmussen and K. S. McCann (2005). "Anthropogenic enrichment alters a marine benthic food web." *Ecology* 86: 2726-2736.
- Thibodeau, Benoît, Anne de Vernal and Alfonso 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.
- Underwood, A. J. (1992). "Beyond BACI: the detection of environmental impacts on populations in the real, but variable, world." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 161: 145-178.
- Vander Zanden, M. J. and J. B. Rasmussen (2001). "Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies." *Limnology and Oceanography* 46: 2061-2066.
- Vanderklift, M. A. and S. Ponsard (2003). "Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment: A meta-analysis." *Oecologia* 136: 169-182.
- Warwick, R. M. and K. R. Clarke (1993). "Increased variability as a symptom of stress in marine communities." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 172: 215-226.
- Witte, U., N. Aberle, M. Sand and F. Wenzhöfer (2003a). "Rapid response of a deep-sea benthic community to POM enrichment: An in situ experimental study." *Marine Ecology Progress Series* 251: 27-36.
- Witte, U., F. Wenzhöfer, S. Sommer, A. Boetius, P. Heinz, N. Aberle, M. Sand, A. Cremer, W. R. Abraham, B. B. Jørgensen and O. Pfannkuche (2003b). "In situ experimental evidence of the fate of a phytodetritus pulse at the abyssal sea floor." *Nature* 424: 763-766.
- Wollast, R. (1998). Evaluation and comparison of the global carbon cycle in the coastal zone and in the open ocean. The Sea. K. H. Brink and A. R. Robinson. New York, John Wiley: 213-252.
- Wood, E.D. (1967). "Determination of nitrate in seawater by cadmium-copper reduction to nitrite." *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 47: 23-31.

- Wu, Rudolf S. S. (2002). "Hypoxia: from molecular responses to ecosystem responses." *Marine Pollution Bulletin* 45: 35-45.
- Wyatt, A. S. J., A. M. Waite and S. Humphries (2010). "Variability in isotope discrimination factors in coral reef fishes: Implications for diet and food web reconstruction." *PLoS ONE* 5.
- Zakardjian, B. A., Y. Gratton and A. F. Vézina (2000). "Late spring phytoplankton bloom in the Lower St. Lawrence Estuary: The flushing hypothesis revisited." *Marine Ecology Progress Series* 192: 31-48.

