

Comparaison démographique des populations de deux annélides polychètes selon l'orientation des baies dans l'estuaire du Saint-Laurent

Orientation
Intertidal
Nereis virens
Nephtys caeca
Variabilité interpopulation

Orientation
Intertidal
Nereis virens
Nephtys caeca
Interpopulation variability

Alain CARON ^a, Gaston DESROSIERS ^a, Christian RETIÈRE ^b et Éric HUDIER ^a

^a Centre Océanographique de Rimouski, Département d'Océanographie, Université du Québec à Rimouski, 310 allée des Ursulines, Rimouski, Québec G5L 3A1, Canada.

^b Laboratoire Maritime de Dinard, Muséum National d'Histoire Naturelle, 17 avenue George V, B. P. 28, 35801 Dinard, France.

Reçu le 22/03/93, révisé le 17/06/93, accepté le 21/06/93.

RÉSUMÉ

La variabilité des paramètres démographiques a été étudiée entre des populations intertidales de deux annélides : *Nereis virens* et *Nephtys caeca*. Ces polychètes sont des espèces constantes de la communauté boréo-atlantique à *Macoma balthica* (L.) des zones intertidales de l'estuaire maritime du Saint-Laurent, Québec (Canada). La structure démographique des populations de ces polychètes a été analysée par une approche comparative dans quatre baies d'orientations différentes et soumises à diverses sollicitations hydrodynamiques. Les résultats montrent qu'à plusieurs degrés, l'hydrodynamisme, les paramètres édaphiques et les interactions biologiques déterminent la variabilité à moyenne échelle spatiale entre ces populations. Ainsi, dans les baies d'orientations Nord et Nord-Est (abritées), de jeunes individus de *Nereis virens* colonisent en abondance les sédiments vaseux de haut de plage riches en matière organique où s'effectue le recrutement larvaire. Pour leur part, les adultes (sexuellement différenciés) se retrouvent en faibles densités dans la partie inférieure de l'estran caractérisée par des sables pauvres en matière organique. Par contre, dans les baies d'orientation Sud-Ouest (exposées), les juvéniles (sexuellement indifférenciés) s'observent à faibles densités dans le haut de plage sableux et à fortes densités dans le bas de plage sablo-graveleux. Dans ces baies, les adultes de *Nereis virens* se rencontrent dans le haut de la zone intertidale, alors que le recrutement larvaire s'effectue au centre de l'estran. Les juvéniles de *Nephtys caeca* dominent les populations intertidales et les individus adultes se concentrent uniquement à la limite inférieure de l'estran. Les densités d'individus sont élevées dans les zones à hautes teneurs en sable et faibles dans les secteurs vaseux et riches en matière organique. La variabilité entre les populations de *Nereis virens* résulterait des actions conjointes de l'hydrodynamisme sur la distribution spatiale des larves et sur la répartition hypsométrique de la matière organique et de l'épaisseur de la couche sédimentaire colonisable. Les résultats suggèrent également que les interactions entre les adultes et les juvéniles de cette espèce pourraient contribuer à la dynamique des populations intertidales. La répartition texturale des sédiments, fortement dépendante des contraintes hydrodynamiques, expliquerait la variabilité des structures démographiques entre les populations de *Nephtys caeca*. De plus, le recrutement des larves de cette espèce s'effectuerait au niveau de l'étage infralittoral supérieur.

Oceanologica Acta, 1993. **16**, 4, 403-412.

ABSTRACT

Comparison of demographic parameters relating to natural populations of the polychaete *Nereis virens* (Sars) and *Nephtys caeca* (Fabricius)

Variations in demographic parameters between intertidal populations of *Nereis virens* and *Nephtys caeca* were studied. These polychaetes are major component of the *Macoma balthica* community in the Lower St. Lawrence estuary (Québec, Canada). We compared spatial distribution between differently oriented shores in a small geographic area. Our results revealed an interpopulation variability that appears to be dependent on hydrodynamical processes, edaphic parameters and biological interactions. In north and northeast oriented flats, the higher densities of young individuals of *Nereis virens* are found in the higher tidal levels where we observed larval recruitment and the highest organic matter contents. On the other hand, the lower densities of adult worms are found in the lowermost part of the intertidal zone, in which we observed the lowest organic matter contents and sandy sediment. As for the southwest facing tidal flats, the highest densities of immature individuals were observed in gravelly sediment of the lowermost tidal level. Also, mature individuals of *Nereis* are found on the uppermost part. Larval recruitment occurs in the central area of these bays. For the other species, *Nephtys caeca*, intertidal populations were dominated by juvenile individuals. Nevertheless, we remarked some bigger worms on the lower tidal level. The densities of *Nephtys* are higher in the sandy sediment and lower in the rich organic sediment. Interpopulation variability of *Nereis* appears to be dependent on many hydrodynamical effects (larval spatial patterns, hypsometric segregation of sediment organic matter, *etc.*) and the thickness of the colonizable sediment layer. Our results suggest that adult-juvenile interactions play an important role in population regulation of this polychaete. Interpopulation variability of *Nephtys caeca* seems to be mainly caused by the sediment texture, most probably dependent on hydrodynamical processes. We noted that larval settlement of *Nephtys* occurs in the most depth zones.

Oceanologica Acta, 1993. 16, 4, 403-412.

INTRODUCTION

Pour coloniser un environnement hétérogène et fluctuant, les populations intertidales d'organismes benthiques ont développé diverses stratégies adaptatives (démographiques, comportementales ou biochimiques) au sein des différentes communautés (Connell, 1961 *a* ; 1961 *b* ; Green et Hobson, 1970 ; Kneib, 1984 ; Rader, 1984 ; Reise, 1985 ; Tamaki, 1985 ; Peckol et Baxter, 1986). La manifestation de telles stratégies engendre inévitablement une variabilité des paramètres démographiques entre populations d'une même espèce qui présentent une diversité génétique et une plasticité phénotypique selon les variations des facteurs du milieu (Pianka, 1978 ; Barbault, 1983). Par pressions sélectives, les caractéristiques environnementales agissent donc sur le potentiel génétique d'une population et en modifient le phénotype. La variabilité entre populations ainsi engendrée concerne de nombreux paramètres démographiques dont la densité, la taille des individus, le rapport mâle-femelle, la distribution spatiale, la structure d'âge et la structure sociale (Barbault, 1983).

Dans le domaine intertidal, existe une variabilité de ces paramètres à l'intérieur de chaque population de différentes espèces d'invertébrés benthiques. Le niveau hypsométrique est l'un des principaux facteurs responsables de ce type de variation chez les mollusques (Green et Hobson, 1970 ; Cranford *et al.*, 1985 ; Vincent *et al.*, 1987 ; Beukema et de Vlas, 1989 ; Harvey et Vincent, 1989) et les polychètes

(Bass, 1970 ; Snow et Marsden, 1974 ; Hylleberg et Nateewathana, 1984 ; Ambrose, 1986 ; Peckol et Baxter, 1986). A cet égard, Miron et Desrosiers (1990) ont démontré le rôle de l'hypsométrie et de plusieurs autres facteurs environnementaux (matière organique, granulométrie, *etc.*) dans la structuration spatiale des populations intertidales des polychètes *Nereis virens* (Sars) et *Nephtys caeca* (Fabricius) dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent. Pour la première de ces espèces, ils ont observé de fortes densités d'individus immatures colonisant des sédiments hétérogènes fortement envasés de la partie supérieure de la zone intertidale. Dans les sédiments plus homogènes et sableux de la partie inférieure de la plage, ils ont remarqué de faibles quantités de vers de plus grande taille et ayant atteint leur maturité. Cette variabilité liée à l'hypsométrie a été constatée également chez la seconde espèce, bien que les plus faibles densités aient été notées dans le haut de plage.

Miron et Desrosiers (1990) ont proposé un schéma de la dynamique de la population intertidale de *Nereis virens* selon lequel le recrutement larvaire aurait lieu dans le haut de plage. Il serait suivi d'une migration des individus, au terme de trois ou quatre années de croissance, du haut vers le bas de la plage ; ensuite, la reproduction printanière (mai-juin) s'effectuerait dans la partie inférieure de la zone intertidale. Aucun schéma comparable de la dynamique de la population intertidale de *Nephtys caeca*, dont le recrutement des larves se produirait plutôt au niveau de la partie supérieure de l'étage infralittoral (Boucher, 1991), n'a été à ce jour proposé.

Tableau 1
Principales caractéristiques physiques et sédimentaires des stations d'échantillonnage (parenthèses = écart-types ; les caractères gras représentent la classe granulométrique dominante ; M.O. = matière organique).

Baies	Niveaux	Hypsométrie (cm)	Classes granulométriques (%)				M.O. (%)	
			(> 2000µm)	(2000-250µm)	(250-63 µm)	(< 63 µm)		
Original	N	HAUT	193,0	8,69 (4,55)	13,21 (2,81)	34,79 (1,94)	43,31 (5,60)	3,70 (2,63)
		BAS	92,0	2,97 (1,64)	6,19 (2,27)	85,25 (2,99)	5,59 (1,48)	1,82 (1,00)
Bouleaux	N-E	HAUT	172,6	0,79 (0,64)	8,57 (4,11)	21,81 (3,82)	68,83 (6,59)	5,49 (3,47)
		BAS	77,8	5,12 (4,34)	7,09 (4,09)	82,50 (6,28)	5,29 (3,75)	1,71 (0,43)
Mercier	S-O	HAUT	149,7	1,78 (2,04)	8,31 (4,52)	82,51 (4,26)	7,40 (6,44)	3,06 (2,27)
		BAS	104,7	34,47 (13,4)	25,77 (6,80)	31,82 (6,50)	7,94 (3,56)	5,38 (5,42)
Ha! Ha!	S-O	HAUT	150,7	1,56 (1,16)	6,12 (1,37)	77,25 (3,17)	15,07 (2,74)	1,93 (0,29)
		BAS	98,0	21,43 (9,07)	22,75 (7,27)	51,11 (5,10)	4,71 (0,69)	2,50 (2,70)

L'hydrodynamisme joue très probablement un rôle dans cette dynamique des populations puisque d'une part, il influence les facteurs abiotiques (texture du substrat, matière organique, etc.) responsables des structures démographiques (Wieser, 1959 ; Miron et Desrosiers, 1990), et d'autre part, il contrôle la distribution spatiale des larves d'invertébrés benthiques (Bhaud *et al.*, 1981 ; Hannan, 1984 ; Banse, 1986 ; Scheltema, 1986 ; Butman, 1987). Par une approche comparative, nous voulions d'abord vérifier si la variabilité intra-population observée chez *Nereis virens* et *Nephtys caeca* (par la suite dénommées *Nereis* et *Nephtys*) dans une baie d'orientation Nord-Nord-Est (Miron et Desrosiers, 1990) se retrouvait également dans des baies d'orientations différentes. De plus, très peu d'études ont été consacrées à la caractérisation de la variabilité inter-population de ces deux espèces à moyenne échelle spatiale, alors que leur variabilité intra-population est assez bien connue (Bass, 1970 ; Snow et Marsden, 1974 ; Olive, 1977 ; Olive *et al.*, 1981 ; Miron et Desrosiers, 1990). Aussi avons-nous cherché à mettre en évidence la variabilité inter-population en fonction de l'orientation des baies, de l'édaphisme, etc., c'est-à-dire indirectement de l'hydrodynamisme. Dans ce but, nous avons étudié, au sein d'une même région, les

populations intertidales de plusieurs baies soumises aux mêmes conditions thermiques et halines.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Caractéristiques du site d'étude

Les baies étudiées se situent dans le Parc National du Bic, à une vingtaine de kilomètres à l'ouest de Rimouski, Québec, Canada (longitude : 68° 43' et 68° 53' Ouest ; latitude : 48° 18' et 48° 22' Nord). Suite aux résultats d'un travail préliminaire (Desrosiers *et al.*, 1989), quatre baies ont été sélectionnées à moyenne échelle géographique (< 10 km²). Deux baies sont orientées vers le Sud-Ouest (Baie du Ha! Ha! et Anse à Mercier ; fig. 1) faisant face aux vents dominants et aux courants résiduels de surface dans la région du Bic pendant la période estivale (El-Sabh, 1988). Les deux autres baies, ouvertes vers le Nord (l'Anse à l'Original) et le Nord-Est (l'Anse aux Bouleaux), en sont abritées.

Le régime thermique des sédiments de la zone intertidale est soumis aux actions conjointes des températures de l'eau (0° à 13°C) et de l'air (- 30° à 30°C) et à la conjonction des cycles tidal et diurne (Harrison et Phizacklea, 1980 ; Miron, 1988 ; Harvey, 1990). En été, la salinité moyenne est de 27, alors qu'en hiver, elle atteint 30 (Lavoie, 1970 ; Desrosiers *et al.*, 1980 ; Therriault et Lavoie, 1985). La variation saisonnière de la salinité dépend principalement de la crue de l'estuaire maritime lors de la fonte des neiges au printemps (avril) et des fortes pluies d'automne (Lavoie, 1970). Enfin, les marées semi-diurnes (M2) qui affectent ces baies sont de type mésotidal (marnage moyen de 4 m).

Échantillonnage

Connaissant le rôle de l'hypsométrie dans la distribution spatiale des individus des populations intertidales de cette région (Vincent *et al.*, 1987 ; Harvey et Vincent, 1989 ; Miron et Desrosiers, 1990 ; Desrosiers *et al.* 1991 a ; 1991 b), un échantillonnage aléatoire à deux niveaux hypsométriques a été réalisé en 1989 et 1990. Dans chaque baie, une station d'échantillonnage de 2500 m² de surface a été implantée dans le haut et le bas de plage afin qu'il n'y ait pas de différence significative entre les baies ($t_{(0,05, 3)} < 6,052^{NS}$). Dans l'ensemble des baies, les cotes hypsométriques moyennes des stations supérieure et inférieure étaient respectivement de 166,50 cm (± 20,60) et 93,23 cm (± 11,42) au-dessus du niveau moyen des plus basses mers. Le tableau 1 résume les

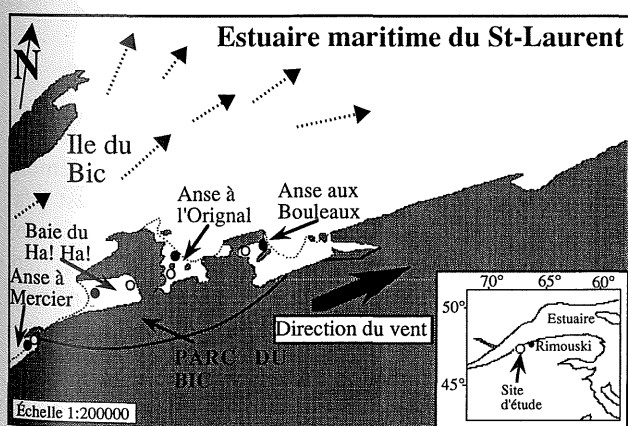


Figure 1
Représentation des sites d'échantillonnage, des courants résiduels et des vents dominants. Les flèches pointillées représentent la direction des courants résiduels pendant la période estivale (cercle vide = haut de plage ; cercle plein = bas de plage).

Location of sampling stations, residual currents and dominant wind directions in the study site. Dotted arrows represent residual current direction during summer (open circles = high tidal level ; dark circles = low tidal level).

Tableau 2

Relations linéaires entre le logarithme ($\text{Log}_{10} x + 1$) des différents critères biométriques utilisés.*Linear regressions after logarithmic transformation ($\text{Log}_{10} x + 1$) of various biometrical criteria.*

Variables dépendantes	Variables indépendantes	Ordonnée à l'origine	Pente	R ²	Signification
<i>Nereis virens</i>					
Largeur (mm) du 3 ^{ème} segment	Poids partiel	0,120	0,244	0,984	***
Largeur (mm) du 3 ^{ème} segment	Poids complet	0,121	0,208	0,982	***
<i>Nephtys caeca</i>					
Largeur (mm) du 7 ^{ème} segment	Poids partiel	0,079	0,244	0,931	***
Largeur (mm) du 7 ^{ème} segment	Poids complet	0,050	0,203	0,958	***

caractéristiques physiques et sédimentaires de chaque station. Les méthodes d'analyses sédimentaires sont celles appliquées par Rivière (1977).

L'échantillonnage mensuel a été réalisé de juin à octobre 1989, puis d'avril à juin 1990, pendant les périodes de marées de vive eau. Entre novembre 1989 et mars 1990, la présence de glaces sur le domaine intertidal a interdit tout prélèvement. Quatre échantillons de 0,25 m² de surface ont été recueillis aléatoirement dans le bas de plage et quatre autres de 0,10 m² dans le haut de plage. Le choix des différentes surfaces de prélèvement s'appuie sur les résultats des études de la densité et de la taille des individus des deux espèces (Miron, 1988 ; Desrosiers *et al.*, 1989 ; Miron et Desrosiers, 1990). La profondeur de prélèvement était généralement comprise entre 25 et 30 cm. A certains endroits, celle-ci dépendait de la présence de l'argile indurée provenant des dépôts d'une ancienne mer glaciaire, la Mer de Goldthwait (Dionne, 1977). Cette argile se rencontre principalement dans le haut de plage de l'Anse à l'Original et de l'Anse aux Bouleaux. Dans les deux baies, elle affleure la surface des sédiments [< 10 cm (Miron et Desrosiers, 1990)] et ce type d'argile représente une barrière efficace à la pénétration en profondeur des polychètes (Ambrose, 1986 ; Miron et Desrosiers, 1990).

Les prélèvements ont été tamisés sur le terrain à l'aide d'une toile métallique de vide de maille carrée de 1 mm. Les individus des deux espèces ont été dénombrés puis conservés séparément dans une solution formolée (4 %). Par la suite, la largeur d'un segment antérieur (troisième chez *Nereis* et septième chez *Nephtys*) a été mesurée. Ce critère biométrique, largement utilisé chez les polychètes (Olive, 1977, 1978 ; Olive *et al.*, 1981 ; 1985 ; Olive et Morgan, 1983 ; Heffernan, 1985 ; Desrosiers *et al.*, 1988 ; Miron et Desrosiers, 1990 ; Grehan, 1991), a permis d'obtenir une représentation de l'ensemble des populations intertidales (95 à 99 %) malgré les bris mécaniques fréquents (tamisage) chez les *Nereis* (Desrosiers *et al.*, 1988). Les relations linéaires ont été également calculées entre la largeur du segment antérieur et deux autres critères biométriques (Desrosiers *et al.*, 1988) : le poids complet formolé essuyé et le poids partiel formolé essuyé (tab. 2). Le poids partiel s'obtient en pesant les vingt-cinq segments antérieurs des individus de *Nereis* et les trente premiers de ceux de *Nephtys*. L'état sexuel (mâle, femelle, immature) des individus a finalement été évalué par un examen microscopique du liquide coelomique, méthode employée par Snow

et Marsden (1974) chez *Nereis virens* et par Olive (1977, 1978) chez *Nephtys caeca*.

Traitement et analyse des données

Une analyse de variance avec trois critères de classification a été effectuée afin d'évaluer l'influence des facteurs fixes (baies, niveaux, dates) sur la variabilité de la densité des individus de chaque espèce. Une homogénéisation des variances par transformation logarithmique s'est avérée nécessaire afin de respecter les conditions d'application du test paramétrique (Zar, 1984). Des analyses non-paramétriques (Mann-Whitney et Kruskal-Wallis) ont été aussi employées pour identifier les facteurs responsables de la variabilité de la taille des individus de chacune des espèces entre et aux différentes stations d'échantillonnage. Ces analyses ont été complétées par des tests de comparaisons multiples qui ont permis d'identifier le ou les groupes responsables de l'hétérogénéité (Zar, 1984). Le seuil de probabilité étant l'erreur α (0,05), nous avons symbolisé par une (*), deux (**), ou trois (***) astérisques les intervalles de probabilités suivantes: $0,05 \geq p > 0,01$; $0,01 \geq p > 0,001$ et $0,001 \geq p$ (NS : non significatif).

RÉSULTATS

Caractéristiques des stations d'échantillonnage

Pour chaque niveau hypsométrique, les résultats démontrent que les sédiments des baies orientées Sud-Ouest (Ha! Ha! et Mercier) sont plus grossiers que ceux des baies d'orientations Nord (Original) et Nord-Est (Bouleaux) [tab. 1]. Dans l'ensemble des baies, on note également une augmentation de la taille moyenne des particules sédimentaires du haut vers le bas de la zone intertidale. Dans les baies orientées Nord et Nord-Est, les sédiments sont hétérogènes à caractère vaseux dans le haut de plage et homogènes avec une dominance nettement sableuse dans le bas de plage. Dans les deux autres baies (Ha! Ha! et Mercier), les sédiments du haut de plage sont homogènes et dominés par les sables, alors que ceux de la partie inférieure de la zone intertidale sont hétérogènes et constitués de sables fortement graveleux.

La teneur en matière organique varie en fonction du niveau hypsométrique dans les baies d'orientations Nord (Original)

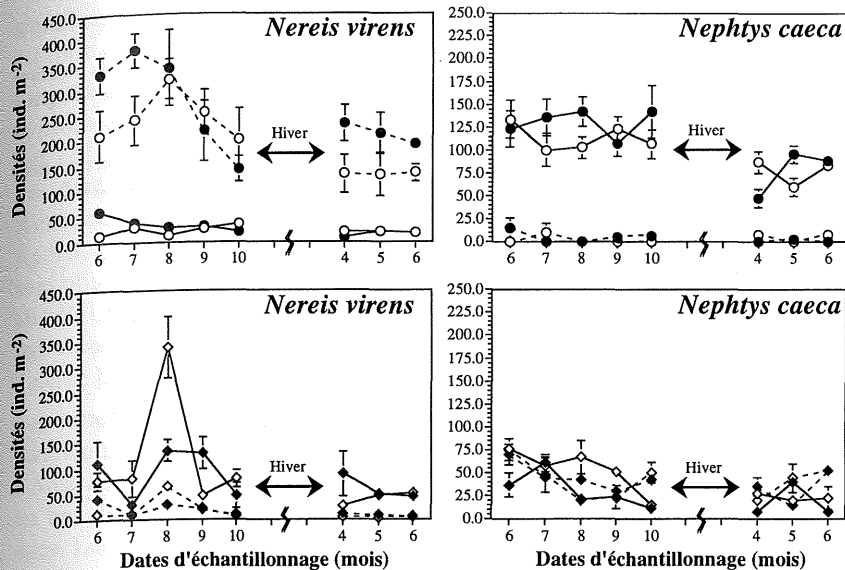


Figure 2

Variations temporelles de la densité (ind.m⁻²) des individus des espèces *Nereis virens* et *Nephtys caeca* (ligne pleine = bas de plage ; ligne pointillée = haut de plage ; cercle plein = Anse à l'Original ; cercle vide = Anse aux Bouleaux ; losange plein = Anse à Mercier ; losange vide = Baie du Ha! Ha!).

Temporal variations of *Nereis virens* and *Nephtys caeca* densities (individuals m⁻²) in the study area (plain line = low tidal level; dotted line = high tidal level; dark circles = "Anse à l'Original"; open circles = "Anse aux Bouleaux"; dark diamond-shaped = "Anse à Mercier"; open diamond-shaped = "Baie du Ha! Ha!").

et Nord-Est (Bouleaux) ; le pourcentage de matière organique des sédiments y passe d'environ 1,7 % dans le bas de plage à 5,5 % dans le haut. La teneur en matière organique des sédiments de la Baie du Ha! Ha! (Sud-Ouest) est relativement constante (1,93 et 2,50 %), alors qu'elle est inversement proportionnelle au niveau hypsométrique (3,06 à 5,38 %) dans l'Anse à Mercier (Sud-Ouest). Dans cette dernière baie, la variabilité spatio-temporelle des concentrations de matière organique dans les sédiments est élevée.

Variabilité démographique des populations de *Nereis virens*

La densité des individus varie selon la date d'échantillonnage (F_{7,21} = 12,28***), l'orientation de la baie (F_{3,21} = 42,22***) et le niveau hypsométrique (F_{1,21} = 22,69***). L'analyse de variance montre aussi une interaction entre les facteurs «orientation de la baie» et «niveau hypsométrique» (F_{3,1} = 208,60***) signifiant que l'effet de ce dernier sur la densité des individus dépend de la baie.

Effectivement, la densité des individus est toujours plus élevée dans le haut que dans le bas de la zone intertidale des baies d'orientations Nord (Original) et Nord-Est (Bouleaux). Par contre, dans les baies d'orientation Sud-Ouest (Ha! Ha! et Mercier), les plus fortes densités d'individus sont situées en bas de plage, bien que la ségrégation hypsométrique des densités soit moins prononcée (tab. 3).

D'après cette analyse de variance, il existe également une variabilité temporelle significative de la densité des individus dans l'ensemble des stations d'échantillonnage (à l'exception du bas de plage des baies d'orientations Nord et Nord-Est). Aux stations du haut de plage des baies abritées (Anse à l'Original et Anse aux Bouleaux), une augmentation de la densité des individus s'observe entre les mois de juin (6) et d'août (8) [fig. 2]. Les densités maximales atteintes en juillet (7) ou en août (8) sont respectivement de 377,0 ind.m⁻² (± 34,2) et 320,0 ind.m⁻² (± 39,4) dans l'Anse aux Bouleaux et l'Anse à l'Original. Par la suite, les densités diminuent et les valeurs deviennent minimales juste avant la prise des glaces au mois d'octobre (10). Dans

Tableau 3
Paramètres démographiques des populations d'annélides polychètes (*Nereis virens* et *Nephtys caeca*) pour l'ensemble de la période d'échantillonnage (entre parenthèses : écart-type).

Demographic parameters of intertidal populations of *Nereis virens* and *Nephtys caeca* during sampling period (between brackets: standard deviation).

Baies	Stations	<i>Nereis virens</i>			<i>Nephtys caeca</i>		
		Densité (ind./m ²)	Poids complet (mg)	Immatures (%)	Densité (ind./m ²)	Poids complet (mg)	Immatures (%)
Original	HAUT	202,8 (42,1)	98,6 (18,1)	99,77 (0,43)	3,6 (3,3)	68,7 (18,7)	99,58 (0,34)
	BAS	20,5 (5,3)	3766,4 (301,9)	63,75 (14,46)	110,4 (13,6)	274,9 (42,9)	86,75 (4,56)
Bouleaux	HAUT	252,1 (39,2)	78,9 (8,4)	99,74 (0,74)	3,1 (2,2)	157,4 (89,3)	97,89 (0,78)
	BAS	27,5 (6,3)	3087,1 (221,1)	69,13 (17,50)	99,8 (12,4)	98,3 (3)	98,56(1,35)
Mercier	HAUT	17,8 (5,9)	2855,0 (728,1)	84,54 (9,82)	44,4 (9,6)	202,1 (12,7)	99,10 (0,99)
	BAS	79,8 (22,7)	1299,4 (135,4)	86,84 (5,54)	23,4 (7,5)	118,9 (7,8)	98,78 (4,57)
Ha! Ha!	HAUT	16,6 (4,4)	2279,4 (729,9)	76,73 (23,71)	41,6 (8,9)	218,1 (14,4)	97,42 (1,32)
	BAS	93,6 (33,4)	1597,7 (177,2)	82,12 (12,93)	43,3 (9,3)	79,5 (4,2)	99,16 (2,37)

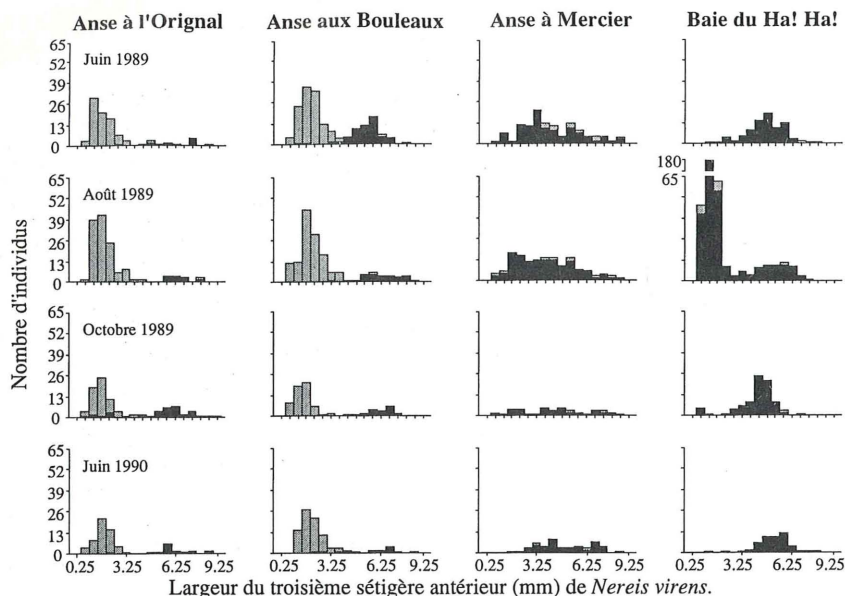


Figure 3

Histogrammes de fréquence de la largeur du troisième sétigère des individus de l'espèce *Nereis virens* (gris = haut de plage ; noir = bas de plage).

Histogram of third setiger width in *Nereis virens* (grey = high tidal level; black = low tidal level).

les deux autres baies d'orientation différente (Ha! Ha! et Mercier), la cinétique démographique fait également apparaître une augmentation de l'abondance vers le mois d'août (8) dans le bas de plage et, plus faiblement, dans le haut de la zone intertidale. Les densités maximales sont de 140 ind.m⁻² ($\pm 45,5$) dans l'Anse à Mercier et de 340 ind.m⁻² ($\pm 121,8$) dans la Baie du Ha! Ha!. Dans cette dernière baie, les densités d'individus du bas de plage diminuent brusquement et ne sont plus que d'environ 50 ind.m⁻² ($\pm 34,8$) en septembre (9).

Conjointement à la densité, la structure de la taille des individus diffère d'une baie à l'autre. Indépendamment de la date d'échantillonnage (tab. 3), il existe une différence significative entre le poids moyen des individus des baies d'orientation Sud-Ouest (Ha! Ha! et Mercier) et celui des individus des baies orientées Nord (Original) et Nord-Est [Bouleaux (test de Kruskal-Wallis, $H_{c3} \geq 9,92^*$)]. Généralement, les individus du haut de plage des baies d'orientation Sud-Ouest ont une biomasse moyenne plus élevée que ceux du même niveau hypsométrique des autres baies (tab. 3). Par contre, dans le bas de plage, les individus des baies d'orientation Sud-Ouest ont une biomasse moyenne plus faible que ceux des baies d'orientations Nord et Nord-Est.

La figure 3 indique également une variabilité hypsométrique de la taille moyenne des individus des baies d'orientations Nord et Nord-Est (test de Mann-Whitney, $X^2_1 = 20,73^{***}$ à $101,78^{***}$), où de nombreux petits individus (moyennes : 78,9 et 98,6 mg) colonisent le haut de la zone intertidale, alors que les individus de plus grande taille (moyennes : 3,088 et 3,766 g) se rencontrent dans le bas de plage. Par contre, dans les baies d'orientation Sud-Ouest (Ha! Ha! et Mercier), il n'existe pas de ségrégation hypsométrique significative de la taille des individus ($X^2_1 = 0,13^{NS}$ à $3,69^{NS}$). L'absence de ségrégation est due à la grande variabilité de la taille des vers du haut de la zone intertidale de ces baies (tab. 3 et fig. 3).

La variabilité temporelle de la taille est significative ($H_{c7} \geq 14,63^*$), à l'exception du haut de plage de l'Anse à Mercier ($H_{c7} = 5,60^{NS}$) et du bas de plage de l'Anse à l'Original ($H_{c7} = 6,72^{NS}$). L'étalement du spectre de taille est particu-

lièrement important au mois d'août dans la Baie du Ha! Ha! (fig. 3), et coïncide avec l'arrivée de nombreux petits individus. Le même type de phénomène s'observe dans le bas de plage de l'Anse à Mercier, d'orientation similaire à la Baie du Ha! Ha!. Dans le haut de plage des autres baies d'orientations opposées (Anse à l'Original et Anse aux Bouleaux), des variations temporelles importantes de la taille des individus sont principalement dues à la croissance estivale des juvéniles.

Le dernier paramètre démographique pris en compte, à savoir la proportion d'individus immatures, constitue une autre caractéristique essentielle des populations intertidales. Celle-ci varie avec le niveau hypsométrique et l'orientation de la baie (tab. 3). Dans les baies d'orientations Nord (Original) et Nord-Est (Bouleaux), elle diminue du haut ($\approx 100\%$) vers le bas de la zone intertidale (63 à 70%), conjointement à une réduction de la densité et à l'accroissement de la taille des individus. Par contre, la proportion d'individus immatures des baies d'orientation Sud-Ouest ne dépend pas du niveau hypsométrique ($X^2_1 \leq 0,843^{NS}$), et reste comprise entre 76 et 87%.

Variabilité démographique des populations de *Nephtys caeca*

La densité des individus varie selon la période d'échantillonnage ($F_{7,21} = 5,58^{***}$), l'orientation de la baie ($F_{3,21} = 13,05^{***}$) et le niveau hypsométrique ($F_{1,21} = 397,12^{***}$). L'analyse de variance traduit une interaction entre les facteurs «période d'échantillonnage» et «orientation de la baie» ($F_{7,3} = 219,56^{***}$). En règle générale, la densité des individus est plus faible dans le haut que dans le bas de la zone intertidale des baies d'orientations Nord et Nord-Est (tab. 3 et fig. 2). Cependant, à certaines périodes de l'année (juillet, août 1989, juin 1990 dans l'Anse à l'Original ; juin, août, septembre, octobre 1989, mai 1990 dans l'Anse aux Bouleaux), aucun individu n'est trouvé dans le haut de plage (fig. 4) ; cette absence temporaire correspond aux plus fortes teneurs en vase et en matière organique. Dans les baies d'orientation opposée (Ha! Ha! et Mercier), aucune ségrégation hypsométrique

significative de la densité des individus de cette espèce n'a été mise en évidence (tab. 3).

Le poids moyen des individus ne varie pas selon le niveau hypsométrique dans les baies d'orientations Nord et Nord-Est, et la différence n'est pas toujours significative (50 % des cas) dans l'Anse à Mercier ($X^2_1 = 0,62$ à $2,82^{NS}$). Ainsi, dans cette dernière baie, lorsque la différence est significative, les individus du haut de la zone intertidale sont plus gros que ceux du bas de plage. Dans la Baie du Ha! Ha!, également d'orientation Sud-Ouest, les plus gros individus sont aussi observés dans la partie supérieure de l'estran [$X^2_1 \geq 7,60^*$ (tab. 3)].

Les structures dimensionnelles des populations intertidales sont similaires dans l'ensemble des baies à l'exception de l'Anse à l'Original (fig. 4). Dans cette dernière, on observe en bas de plage au moins une cohorte d'individus plus âgés. Les résultats montrent également la variabilité temporelle significative de la taille, d'une part dans le bas de la zone intertidale de l'Anse à l'Original, de l'Anse aux Bouleaux et de l'Anse à Mercier ($Hc_7 \geq 15,47^*$), d'autre part dans le haut de plage des baies d'orientation Sud-Ouest ($Hc_7 \geq 15,47^*$). Finalement, dans l'ensemble des baies, la proportion des individus immatures de *Nephtys* est toujours très élevée (tab. 3) se situant à plus de 86 %. La plus faible valeur s'observe dans le bas de plage de l'Anse à l'Original, où la présence d'au moins une cohorte d'individus plus âgés a déjà été signalée (fig. 4).

DISCUSSION

L'approche comparative, complémentaire des recherches descriptives, constitue une méthode largement employée par les écologistes pour évaluer le rôle d'un nombre réduit de facteurs dans la régulation des populations (Barbault, 1983). La mise en oeuvre de ce type d'approche est particulièrement indiquée lorsque les populations occupent un espace limité. De ce point de vue, citons les travaux de Scapini et Fasinella (1990), qui ont démontré l'origine génétique de la capacité à se positionner par rapport au

soleil des individus de *Talitrus saltator* habitant diverses zones intertidales différemment orientées le long des côtes italiennes.

L'hydrodynamisme constitue un des paramètres importants de la structuration spatiale des organismes puisqu'il influence autant les facteurs abiotiques que biotiques. L'hydrodynamisme agit, d'une part sur la dispersion des larves et des juvéniles, contrôlant ainsi l'établissement des populations benthiques (Butman, 1987 ; Desrosiers *et al.*, 1991 a ; Minchinton et Scheibling, 1991), d'autre part sur les déplacements des individus au cours de leur phase migratoire (Dean, 1978 a ; 1978 b). L'hydrodynamisme détermine également la texture des sédiments (Wieser, 1959 ; Zajac et Whitlatch, 1989). L'augmentation de la taille des particules sédimentaires des baies d'orientations Nord et Nord-Est (abritées) à celles d'orientation Sud-Ouest (exposées) serait due aux vagues générées par les vents dominants de la région. Wieser (1959) avait déjà démontré cette relation entre le diamètre moyen des grains et l'intensité de l'hydrodynamisme.

D'après Reise (1985), l'inégalité de l'intensité des courants de flot et de jusant intervient aussi dans la création des zones de sédimentation et d'érosion. En effet, la faible capacité de transport particulaire du courant de jusant entraîne une augmentation des dépôts de particules fines dans le haut de plage. Les vagues influencent ce schéma de distribution des particules aboutissant à un ensablement dans le bas de plage et un envasement dans la partie supérieure. A travers ses diverses actions sur l'édaphisme, l'hydrodynamisme favorise donc la variabilité des structures démographiques puisqu'il module les principaux facteurs influençant la répartition spatiale des individus d'une population de substrat meuble (Peterson, 1979 ; Eckman, 1983 ; Kneib, 1984 ; Butman, 1987).

Dans les zones intertidales de l'estuaire maritime du Saint-Laurent, la forte intensité des courants de marée ($\approx 20 \text{ cm s}^{-1}$) est susceptible d'entraîner les larves d'invertébrés benthiques comme des particules inertes (Côté, 1991 ; Caron *et al.*, 1993). De ce fait, le recrutement benthique des larves de *Nereis virens* s'effectue dans les zones de faible hydro-

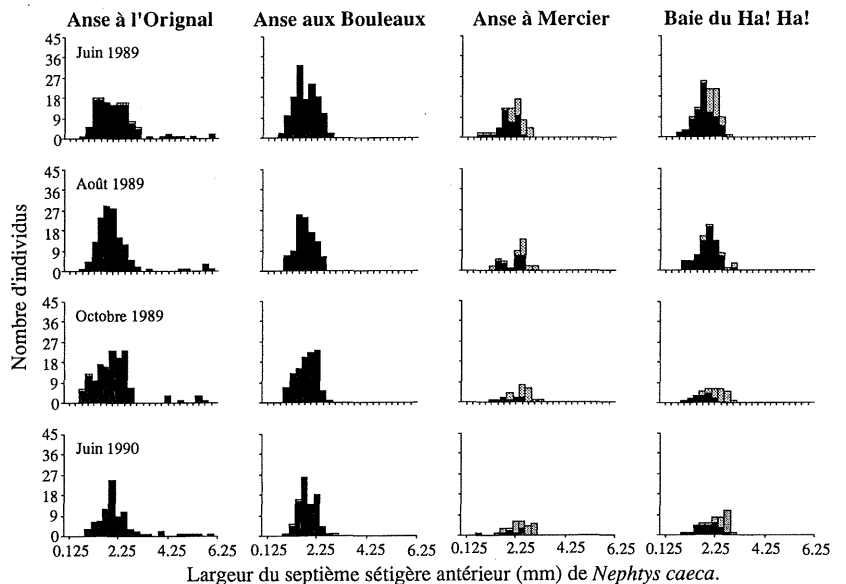


Figure 4

Histogrammes de fréquence de la largeur du septième sétigère des individus de l'espèce *Nephtys caeca* (gris = haut de plage ; noir = bas de plage).

Histogram of seventh setiger width in *Nephtys caeca* (grey = high tidal level; black = low tidal level)