

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	i
RÉSUMÉ.....	iii
TABLE DES MATIÈRES	iv
LISTE DES FIGURES.....	vi
LISTE DES TABLEAUX.....	viii
1. PROBLÉMATIQUE	1
Objectifs	7
2. MATÉRIEL ET MÉTHODE	9
3. RÉSULTATS	15
3.1. Première série d'expériences « s »	15
3.2. Deuxième série d'expériences « p ».....	23
4. DISCUSSION	31
4.1. Quelques remarques concernant les témoins	31
4.2. Influence de <i>Nereis virens</i> sur la répartition des microsphères.....	33
4.3. Influence de <i>Nephtys caeca</i> sur la répartition des microsphères.....	38
4.4. Relations entre les microsphères et les kystes de dinoflagellés	41

5. CONCLUSIONS.....	44
6. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	46

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Schéma représentant une série de 3 aquariums utilisés pour les traitements.	10
Figure 2 : Diagramme schématique, expliquant la méthode de Gilbert et <i>al.</i> (2003), basé sur une matrice simple théorique 3×3 et illustrant le calcul du taux de remaniement optique (ORC).....	14
Figure 3 : Coefficient de remaniement optique (ORC) en fonction du temps suivant le traitement témoin (Ts), avec <i>N. virens</i> (NVs) ou avec <i>N. caeca</i> (NCs), et lorsque les particules ont été déposées à la surface du sédiment.....	19
Figure 4 : Coefficient de remaniement optique (ORC) en fonction du temps et lorsque les microsphères ont été déposées à la surface du sédiment. Les ORC présentés ici sont obtenus par soustraction des ORC du traitement témoin aux ORC des traitements avec <i>N. virens</i> (NV's) ou avec <i>N. caeca</i> (NC's).....	20
Figure 5 : Comparaison entre les photographies prises au temps initial et final d'un aquarium du traitement Ts. Noir : microsphères au temps initial; Rouge : microsphères au temps final; Bleu : microsphères qui ne se sont pas déplacées.....	21
Figure 6 : Comparaison entre les photographies prises au temps initial et final d'un aquarium du traitement NVs. Noir : microsphères au temps initial; Rouge : microsphères au temps final; Bleu : microsphères qui ne se sont pas déplacées.....	21
Figure 7 : Comparaison entre les photographies prises au temps initial et final d'un aquarium du traitement NCs. Noir : microsphères au temps initial; Rouge : microsphères au temps final; Bleu : microsphères qui ne se sont pas déplacées.....	22
Figure 8 : Coefficient de remaniement optique (ORC) en fonction du temps suivant le traitement témoin (Tp), avec <i>N. virens</i> (NVp) ou avec <i>N. caeca</i> (NCp), et lorsque les particules ont été enfouies sous 2 cm de sédiment.....	27

Figure 9 : Coefficient de remaniement optique (ORC) en fonction du temps et lorsque les microsphères ont été enfouies sous 2 cm de sédiments. Les ORC présentés ici sont obtenus par soustraction des ORC du traitement témoin aux ORC des traitements avec <i>N. virens</i> (NV'p) ou avec <i>N. caeca</i> (NC'p).....	28
Figure 10 : Comparaison entre les photographies prises au temps initial et final d'un aquarium du traitement Tp. Noir : microsphères au temps initial; Rouge : microsphères au temps final; Bleu : microsphères qui ne se sont pas déplacées.	29
Figure 11 : Comparaison entre les photographies prises au temps initial et final d'un aquarium du traitement NVp. Noir: microsphères au temps initial; Rouge : microsphères au temps final; Bleu : microsphères qui ne se sont pas déplacées.....	29
Figure 12 : Comparaison entre les photographies prises au temps initial et final d'un aquarium du traitement NCp. Noir: microsphères au temps initial; Rouge : microsphères au temps final; Bleu : microsphères qui ne se sont pas déplacées.	30

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Résultats de l'ANOVA à mesures répétées lorsque les microsphères sont déposées à la surface du sédiment.....	16
Tableau 2 : Résultats du test t pour échantillons appariés lorsque les microsphères sont déposées à la surface du sédiment.....	17
Tableau 3 : Résultats de l'ANOVA à mesures répétées lorsque les microsphères sont enfouies sous 2 cm de sédiments.....	23
Tableau 4 : Tableau mettant en évidence le pourcentage de temps durant lequel aucune différence significative n'est apparue entre les différents traitements (témoin (Tp), avec <i>Nereis virens</i> (NVp) et avec <i>Nephtys caeca</i> (NCp)), et lorsque les microsphères sont enfouies sous 2 cm de sédiments.....	24
Tableau 5 : Résultats du test t pour échantillons appariés lorsque les microsphères sont enfouies sous 2 cm de sédiments.....	25

1. PROBLÉMATIQUE

Les dinoflagellés représentent l'un des groupes les plus importants du phytoplancton dans l'écosystème marin. Ce groupe inclut notamment des microalgues nuisibles à l'origine de marées toxiques et de l'empoisonnement de mollusques et de crustacés (Wang et *al.*, 2004a, b). Vu l'importance des dommages environnementaux et économiques causés par ces algues toxiques (Qi et *al.*, 2004), un grand nombre d'études portent sur leur cycle de vie, et plus particulièrement sur leurs mécanismes d'enkystement et d'exkystement ainsi que sur les facteurs qui régulent les transitions entre les différents stades (Dale, 1983; Anderson et *al.*, 1985a; Binder et Anderson, 1987; Rengefors et Anderson, 1998; Nuzzo et Montresor, 1999; Sgrosso et *al.*, 2001; Garcès et *al.*, 2004).

De nombreuses espèces de dinoflagellés, en plus de rester à l'état planctonique dans la colonne d'eau, passent une grande majorité de leur temps sous la forme de kystes en dormance (hypnozygote) dans les sédiments (Dale, 1983; Kremp et *al.*, 2003). En effet, après fusion sexuelle, deux cellules gamétiques vont former un zygote appelé aussi kyste (Garcès et *al.*, 2004). Plusieurs facteurs pourraient être à l'origine de cet enkystement comme la température (Dale, 1983), la durée du jour (Sgrosso et *al.*, 2001), une période de haute densité en cellules végétales (Garcès et *al.*, 2004) et surtout une concentration en nutriments, principalement les nitrates, insuffisante pour la croissance végétale (Pfiester et Anderson, 1987; Chapman et Pfiester, 1995; Ichimi et Montani, 2001; Garcès et *al.*, 2004). Selon Garcès et *al.* (2004), une horloge endogène pourrait aussi jouer un rôle dans

l'initiation de ce phénomène. Les kystes représentent la phase inactive du cycle de nombreux dinoflagellés et leur permettent de survivre dans un environnement hostile (Pfiester et Anderson, 1987; Binder et Anderson, 1990; Nuzzo et Montresor, 1999). Ils sont donc considérés comme une solution à l'arrivée de conditions défavorables pour la croissance du stade mobile dans la colonne d'eau (Nuzzo et Montresor, 1999) et constituent une part importante de la stratégie de survie (Blanco, 1995).

Les dinokystes, non-motiles, se comportent comme des particules passives (Anderson et al., 1985b). Ils vont chuter jusqu'au sédiment et pourront y séjourner de quelques mois à plusieurs années, formant ainsi une réserve (« seed bed » ou « seed bank ») (Anderson et Wall, 1978; Garcès et al., 2004). De plus, les kystes sont relativement bien protégés contre les prédateurs et les conditions environnementales défavorables pour le benthos (Dale, 1983; Anderson et al., 1985b) puisque beaucoup d'entre eux possèdent une paroi multicouche (une à trois parois) modérément à très épaisse (Dale, 1983; Kokinos et Anderson, 1995). Cette paroi est composée de dinosporine (Fensome et al., 1993; Head, 1996) et peut être très résistante à la dégradation naturelle et aux traitements acides en laboratoire suivant les espèces (Dale, 1983). Elle offre donc une bonne protection pour la survie de l'espèce en attendant que les conditions redeviennent favorables et permettent l'initiation d'une nouvelle floraison phytoplanctonique (Anderson, 1997).

Les dinokystes enfouis peuvent être déplacés dans les sédiments par l'activité des organismes fouisseurs (Anderson et al., 1982; Giangrande et al., 2002). En effet, la bioturbation, processus biologique majeur, agit au sein de la colonne sédimentaire. Elle

correspond à l'ensemble des activités des organismes benthiques ayant des conséquences sur les mécanismes et les processus dans le sédiment (François, 1999). La bioturbation est considérée comme l'un des processus principaux qui déterminent le fonctionnement de l'écosystème aquatique (François et *al.*, 1999, 2001, 2002). Les sédiments sont alors sujets à des déplacements uni ou omnidirectionnels (Aller, 1982; François et *al.*, 1997, 2001; Berkenbusch et Rowden, 1999).

Les propriétés physiques, chimiques et biologiques des sédiments marins peuvent être altérées significativement par la bioturbation qui change les caractéristiques environnementales (Eckman et *al.*, 1981; Smith et *al.*, 1986; Kristensen et Blackburn, 1987; Wilson, 1981). En effet, les organismes benthiques sont capables de modifier les propriétés des sédiments en altérant la stratigraphie, la porosité et la taille des particules (Madsen et *al.*, 1997). De plus, le sédiment peut être déstabilisé durant les activités telles que la nutrition, le creusement et l'irrigation (Aller, 1980, 1982; Davis, 1993; François et *al.*, 1997; Solan et *al.*, 2004) ou au contraire stabilisé par les structures biogéniques produites (Eckman et *al.*, 1981; Grant et *al.*, 1982). D'autre part, l'activité des organismes benthiques conditionne le flux de matière organique et de sels nutritifs au niveau de l'interface eau-sédiment et a un rôle important dans les processus de diagénèse de cette matière organique (Aller, 1980; Aller et Yingst, 1985; Aller, 1994; Davey, 1994; Gérino et *al.*, 1998; Reise, 2002). L'oxygène va pouvoir pénétrer dans les zones anoxiques sous l'interface eau-sédiment lors du remaniement physique (Kristensen et *al.*, 1985; Michaud et *al.*, 2005), ré-exposant ainsi des particules organiques à l'oxygène dissous et accroissant leur dégradation (Hulthe et *al.*, 1998; Kristensen et Holmer, 2001).

En zone intertidale, certains organismes benthiques jouent un rôle très important dans les processus de bioturbation et de bioirrigation, influençant ainsi le mélange latéral et vertical des sédiments (Suchanek et Colin, 1986; Suchanek et al., 1986). Les annélides polychètes *Nereis virens* et *Nephtys caeca*, principalement présentes dans ce type d'habitat dans les aires d'Amérique et d'Europe (Desrosiers et al., 1994), participent aussi à ces phénomènes. Sur la rive Sud de l'estuaire du Saint-Laurent (Canada), ces deux vers représentent 90,7 à 96% de tous les polychètes trouvés dans la communauté boréo-atlantique oligospécifique à *Macoma baltica* (Desrosiers et Brêthes, 1984; Miron et Desrosiers, 1990; Caron, 1991; Caron et al., 1993a). Leurs aires de distribution se chevauchent fortement mais les différences entre leurs comportements favorisent leur coexistence (Caron et al., 1996a).

Nereis virens représente l'une des composantes biologiques la plus influente de l'écosystème intertidal local (Caron, 1995). Ces annélides sont capables de construire un système élaboré de galeries permanentes, défendues agressivement contre les individus de la même espèce (Miron et al., 1991a, b). Une étude de Miron et al. (1991b) a montré que la construction de nouveaux terriers se faisait en deux étapes : tout d'abord, le creusage de galeries dans les 5 à 7 premiers jours et leur consolidation par la production d'une fine couche de mucus pour lier les particules et créer une paroi stable (Houel, 1998); puis l'entrée dans une phase de maintenance et de nutrition. Ces terriers pourraient atteindre une profondeur de 30 à 45 cm selon Creaser et al. (1983). Plusieurs modes alimentaires apparaissent au cours de la vie de ces annélides (Caron et al., 2004). En effet, Olivier et al. (1993) ont mis en évidence le passage de détritivore chez les juvéniles à omnivore ou

carnivore chez les adultes (proies macro ou méiobenthiques) (Commito et Shrader, 1985; Olivier et al., 1996; Tita et al., 2000). Ce changement s'accompagne également d'une migration au cours de la croissance du haut de plage, constitué de sables vaso-graveleux riches en matière organique, au bas de plage, avec des sables pauvres (Caron et al., 1993a, b).

Les connaissances portant sur *N. caeca* sont beaucoup moins nombreuses que celles concernant *N. virens* (Desrosiers et al., 1994; Caron et al., 1994, 1996a, b). Les observations faites en laboratoire suggèrent que *N. caeca* bouge librement dans les sédiments et que les individus ne présentent pas un comportement de tubicole (Caron et al., 1996b). Les déplacements se font principalement dans la couche sédimentaire de surface, jusqu'à 10 cm de profondeur (Caron et al., 1996b). De plus, ces *Nephtyidés* sont plutôt carnivores et se nourrissent surtout de petits invertébrés comme les mollusques, les crustacés et les polychètes (Fauchald et Jumars, 1979). D'après les observations faites par Caron et al. (1996b), les polychètes *N. caeca* s'immobiliseraient à l'interface eau-sédiment en attendant le passage d'une proie animale, soulignant leur caractère de prédateurs. Contrairement aux *N. virens*, la majorité des *N. caeca* occupe les sites faibles en matière organique (Miron et Desrosiers, 1990) et dont les sédiments contiennent une part de sable. Les juvéniles vivent dans les sédiments sableux à tous les niveaux tidaux alors que les adultes se retrouvent principalement dans les aires intertidales basses caractérisées par des sédiments riches en sables (Caron et al., 1994).

Les kystes de dinoflagellés ont des propriétés hydrodynamiques similaires aux particules de silt fin et peuvent donc être déplacés en même temps que les particules fines (Dale, 1983) sous l'action de la bioturbation. Les dinokystes présents en subsurface peuvent alors être remis en suspension à la surface du sédiment (Giangrande et al., 2002), leur permettant éventuellement de s'exkyster voire même de débuter une nouvelle floraison phytoplanctonique (Anderson, 1997). En effet, les kystes enfouis, dont la germination est inhibée par les conditions anaérobiques (Anderson et al., 1987), vont alors se retrouver en présence de conditions propices à l'exkystement. En contrepartie, le remaniement peut aussi entraîner les kystes de dinoflagellés dans les couches anoxiques (Keafer et al., 1992), ce qui pourrait, avec l'âge et l'exposition à long terme à l'hydrogène sulfuré, engendrer une perte de la capacité de germination d'une partie de la population (Kremp et Anderson, 2000).

Plusieurs facteurs jouent un rôle dans le contrôle de l'exkystement des dinoflagellés. Tout d'abord, un contrôle endogène, appelé aussi maturation interne ou « vraie dormance », agit sur les dinokystes pendant quelques semaines à quelques mois et rend la germination totalement impossible (Pfiester et Anderson, 1987; Anderson et Keafer, 1987). Une fois cette période terminée, les kystes vont rester dans un stade de « quiescence » en attendant que les conditions extérieures (contrôle exogène) deviennent favorables à l'exkystement (Anderson et Keafer, 1987; Pfiester et Anderson, 1987; Binder et Anderson, 1990). La température et la présence d'oxygène jouent un rôle majeur dans l'initiation de la germination, alors que la lumière pourrait être indispensable ou seulement amplifier

l'exkystement selon les espèces (Anderson, 1980; Binder et Anderson, 1986, 1987; Anderson et al., 1987; Bravo et Anderson, 1994).

Dans cette étude, nous allons essayer de déterminer l'influence des polychètes *N. virens* et *N. caeca* sur la répartition sédimentaire des kystes de dinoflagellés déposés en surface après une floraison phytoplanctonique ou déjà enfouis dans le sédiment. En effet, les comportements alimentaires (omnivore ou prédateur) et de creusage (construction d'un terrier ou non) des annélides *N. virens* et *N. caeca* risquent d'entraîner un remaniement différent des kystes dans la colonne sédimentaire selon l'espèce. Les kystes ne semblent pas être directement utilisés comme source de nourriture par les polychètes (Persson et Rosenberg, 2003; Kremp et al., 2003), seul le remaniement sédimentaire engendré par *N. virens* et *N. caeca* est susceptible d'entraîner un enfouissement ou un re-largage des kystes dans la colonne d'eau.

Objectifs

Afin d'émettre des hypothèses sur l'influence de la bioturbation exercée par *Nereis virens* et *Nephtys caeca* sur la répartition des kystes de dinoflagellés dans les sédiments, l'objectif principal de cette étude a été d'évaluer les déplacements de microsphères situées en surface ou en profondeur dans la colonne sédimentaire. Ces particules fluorescentes de 45 µm de diamètre, servant de traceurs, nous ont permis de simuler les kystes de certains

dinoflagellés toxiques de même taille. Deux objectifs spécifiques découlent alors de cet objectif principal.

Dans un premier temps, le premier objectif spécifique a été de déterminer comment les microsphères déposées en surface ont été déplacées dans la colonne sédimentaire par les annélides *N. caeca* et *N. virens*. Dans ce cas, les particules fluorescentes permettent de simuler le dépôt des kystes de dinoflagellés à la surface du sédiment après une floraison phytoplanctonique et de quantifier leurs déplacements dans la colonne sédimentaire.

Afin de suivre le devenir des kystes de dinoflagellés déjà enfouis dans la colonne sédimentaire et susceptibles d'être remontés vers la surface ou au contraire enfouis encore plus profondément, le deuxième objectif spécifique a été d'étudier et de quantifier le déplacement de microsphères présentes en profondeur dans le sédiment sous l'action des annélides *N. caeca* et *N. virens*.

Deux hypothèses peuvent être émises : d'une part, nous prévoyons que *N. virens*, par son comportement de diffuseur à galeries, entraînera les particules de la surface vers des couches plus profondes, et d'autre part, il est possible de prédire que *N. caeca* entraînera un fort remaniement des particules de surface, mais peu profond, de part ses déplacements erratiques et son comportement de biodiffuseur.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODE

Le déplacement des particules engendré par les organismes benthiques à l'intérieur du sédiment est très difficile à étudier dans le milieu naturel. En effet, la plupart des méthodes sont destructives et ne permettent donc pas de voir une évolution dans le temps. Ainsi, pour notre étude, les expériences ont été effectuées en laboratoire à l'Institut des Sciences de la mer de Rimouski (ISMER, Québec-Canada). Nous avons choisi d'utiliser des aquariums plats afin de faire des observations directes et de manière non-destructive (Caron et *al.*, 1996b).

Les aquariums, regroupés trois par trois, sont constitués d'une vitre transparente de 5 mm d'épaisseur, assurant la solidité du montage, et d'une autre anti-reflet de 2 mm, permettant des observations directes. Chacun d'entre eux mesure 20 cm (longueur) x 20 cm (hauteur) x 0,3 cm (épaisseur correspondant à celle des vers juvéniles) et est percé d'un trou (fig. 1) suivant le modèle de Caron et *al.* (1996b). Tout le système est conservé dans une chambre thermostatique à 13°C, correspondant à la température de la saison estivale, afin de maintenir des conditions de température constante lors de l'expérience. De plus, les parois des aquariums sont isolées de la lumière par des feuilles de papier d'aluminium et une alternance jour/nuit d'une période de 12h est appliquée dans le but de conserver des conditions semblables au milieu naturel.

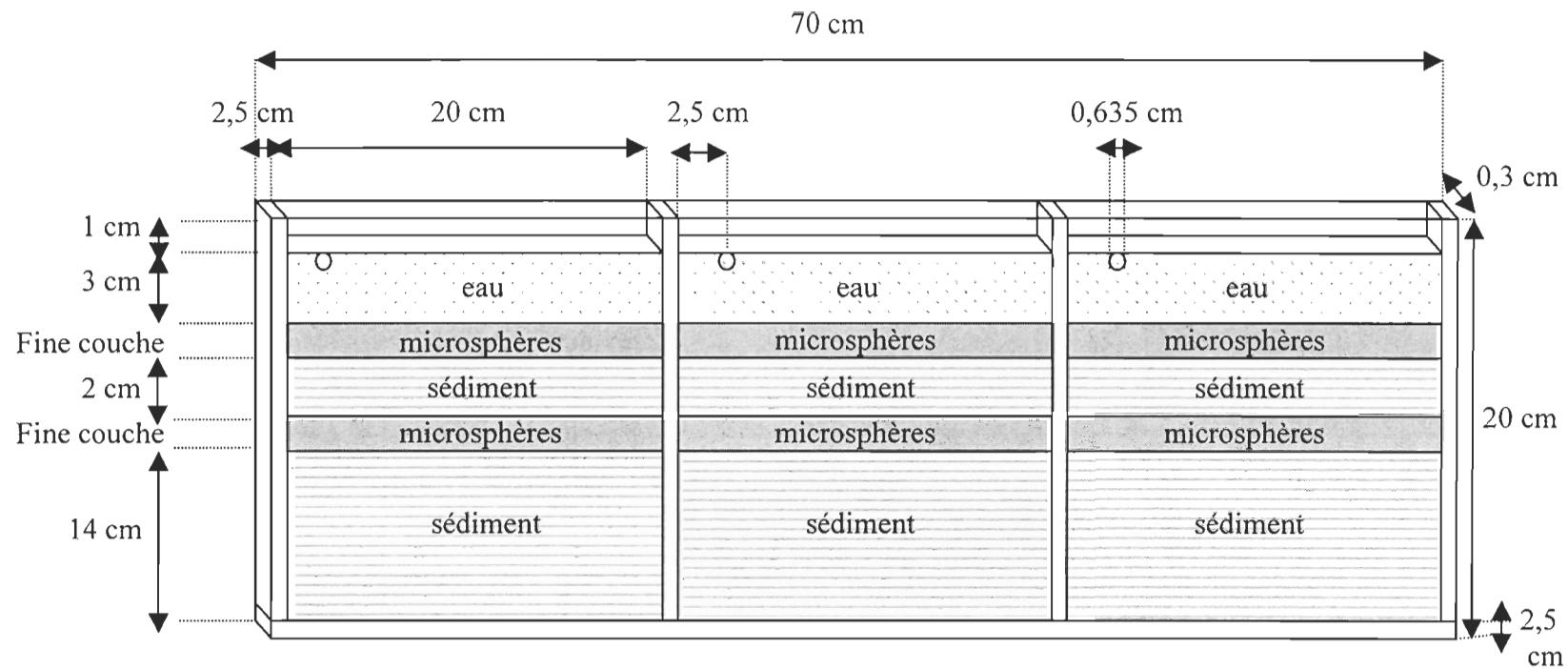


Figure 1 : Schéma représentant une série de 3 aquariums utilisés pour les traitements.

Les aquariums sont remplis avec environ 15 cm de sédiments sablo-vaseux tamisés sur 1 mm, correspondant au type d'habitat utilisé par les juvéniles de *N. virens* et *N. caeca*, et non défaunés. Pour la première série d'expériences « s », une fine couche de microsphères de 45 µm de diamètre, formées de polystyrène d'une densité de 1,05 g.cm⁻³ et fluorescentes aux rayons UV-A (Polysciences, Inc.), a été déposée à la surface des sédiments, simulant ainsi le dépôt des kystes après une floraison de dinoflagellés. Pour la deuxième série « p », les microsphères ont été placées à 2 cm sous la surface du sédiment, afin de simuler les kystes de dinoflagellés enfouis dans la colonne sédimentaire. De l'eau de mer naturelle filtrée est introduite par le haut de chaque aquarium et ressort par le trou percé dans la vitre. Elle circule librement dans l'aquarium par gravité (Deschênes *et al.*, 2003, 2005) et permet une meilleure oxygénation à la surface des sédiments. Les phénomènes de marées et les courants ne sont pas reproduits afin d'éviter un transport physique des particules. Les aquariums sont alors soumis à une phase de stabilisation d'une semaine afin de laisser les sédiments se tasser.

Pour chacune des séries, trois traitements différents ont alors été appliqués. Chacun d'entre eux est réalisé en triplicata afin de pouvoir effectuer des analyses de variance lors de l'étude des résultats. Un total de 9 aquariums ont donc été utilisés.

Les trois traitements sont les suivants pour les deux séries « s » et « p »:

- T_{1,2,3}: aquariums sans organisme (témoin)

- NV_{1,2,3} : dépôt à la surface des sédiments de 3 individus *N. virens* juvéniles (ramassés dans une baie en face de la station aquicole de Pointe-au-Père (Québec-Canada) et mesurant environ 6 cm de long et 3 mm de large).

- NC_{1,2,3}: dépôt à la surface des sédiments de 3 individus *N. caeca* juvéniles (ramassés dans la Baie du Ha ! Ha ! au parc national du Bic (Québec-Canada) et mesurant environ 6 cm de long et 3 mm de large).

Les vers n'ont pas été nourris durant la totalité de l'expérience pour empêcher une activité excessive lors de l'alimentation.

Deux photographies numériques de la face avant de chacun des aquariums ont été prises toutes les heures pendant les dix premières heures, puis toutes les 4h pendant les trois jours suivants et toutes les 4 ou 8h durant le reste de l'expérience. Lors des prises de vue, les aquariums étaient éclairés les uns après les autres par une combinaison de 3 lampes à ultra-violet (UV-A) afin de faire fluorescer les microsphères. L'appareil photo numérique Nikon 5400 utilisé est fixé sur un trépied et programmé pour avoir une grande ouverture et un temps d'exposition de 8 secondes, permettant d'obtenir un résultat optimal et de capter les signaux émis par les microsphères.

Les photographies obtenues sont comparées les unes aux autres grâce à la méthode de Gilbert *et al.* (2003) (fig. 2). Chacune d'entre elles est soumise à un traitement d'image sous le logiciel «Adobe Photoshop» afin d'être seuillée et binarisée : les pixels contenant des microsphères sont codés en 1 et ceux n'en contenant pas (eau ou sédiment) deviennent des 0. Chaque image est alors associée à une matrice de 1 et de 0. L'évolution temporelle

entre deux matrices M1 et M2 est quantifiée par leur différence : -1 correspond au passage d'une microsphère à une particule de sédiment, 1 à l'arrivée d'une microsphère à la place du sédiment et 0 montre qu'il n'y a pas eu de changement entre la première et la deuxième image. La somme de tous les chiffres composant cette nouvelle matrice quantifie la variation totale des microsphères, mais dépend de la taille de l'image. C'est pourquoi on fixe un nombre k qui permet de considérer toutes les cellules de taille $k \times k$ pixels contenus dans l'image, k variant de 1 jusqu'à la taille de l'image. On calcule aussi la somme des nombres de chaque matrice et la moyenne de ces sommes. Pour chaque k, un nombre représentant la variation moyenne de la quantité de microsphères dans les cellules de taille k est obtenu ($\overline{\Delta Q} \cdot \text{cm}^{-1}$). Ce nombre augmente linéairement en fonction de k. La pente de cette droite, obtenue par une régression linéaire, quantifie le remaniement sans dépendre de la taille de l'image. Cette pente est ensuite divisée par l'intervalle de temps qui sépare les images initiale et finale, ce qui permet l'obtention d'un taux de remaniement quantifiant le mouvement moyen des microsphères par unité de surface et de temps ($\overline{\Delta Q} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$). On obtient alors un ORC (optical reworking coefficient) ou coefficient de remaniement optique.

L'analyse statistique des résultats s'est faite en deux parties. Tout d'abord, les résultats obtenus pour les triplicatas des 3 traitements de chacune des séries ont subi une transformation logarithmique, afin d'homogénéiser les variances, puis ont été comparés grâce à une ANOVA à mesures répétées. Une procédure mixte a été utilisée (SAS 9.1.3) avec une structure de co-variance à « symétrie composée » pour la série « s » et « autoregressive » pour la série « p ». Ensuite, une deuxième série de résultats a été obtenue

en soustrayant la moyenne des valeurs des témoins à celles des deux autres traitements. Après une transformation logarithmique des résultats, un test-t pour échantillons appariés a été effectué afin de comparer les données obtenues pour chacune des séries. Pour la série « s », les sept premiers jours et le reste des données ont été analysés de façon distinctes afin de considérer les observations faites dans la première analyse. Pour la série « p », ce sont les 60 premières heures et le reste du temps qui ont été séparés.

F. Gilbert et al. / J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 285–286 (2003) 251–263

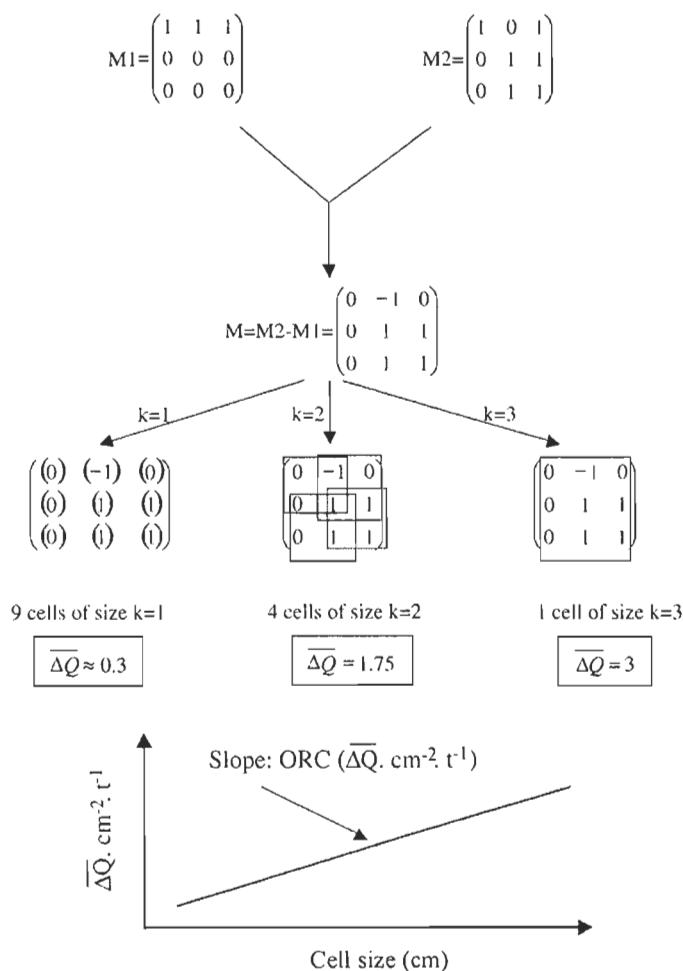


Figure 2 : Diagramme schématique, expliquant la méthode de Gilbert et al. (2003), basé sur une matrice simple théorique 3×3 et illustrant le calcul du taux de remaniement optique (ORC).

3. RÉSULTATS

3.1. Première série d'expériences « s »

Dans la première série, dans laquelle les microsphères ont été déposées à la surface du sédiment, les coefficients de remaniement optique ORC, représentés en fonction du temps, varient suivant les traitements Ts, NVs et NCs (fig. 3). Ces ORC sont le résultat d'un calcul de moyenne des triplicatas de chacun des traitements. Les courbes obtenues pour chaque traitement présentent une forme en dent de scie traduisant une forte variabilité, mais aucun cycle jour/nuit ne semble apparaître. Pour simplifier la description des figures, seules les valeurs issues de la courbe polynomiale d'ordre 4 de chaque traitement seront citées. Tout d'abord, pour le traitement Ts, on peut voir que l'ORC est élevé au début de l'expérience avec environ $14 \overline{\Delta Q}.\text{cm}^{-2}.\text{h}^{-1}$, puis diminue jusqu'à 70h environ (soit à peu près 3 jours) et se stabilise alors entre 3 et $4 \overline{\Delta Q}.\text{cm}^{-2}.\text{h}^{-1}$ jusqu'à la fin de l'expérience. Les ORC obtenus au cours du traitement NVs sont plus élevés que pour les témoins. En effet, durant les 7 premières heures, l'ORC est stable aux environs de $25 \overline{\Delta Q}.\text{cm}^{-2}.\text{h}^{-1}$ puis diminue jusqu'à la 170^{ème} heure, soit environ au septième jour de l'expérience, pour atteindre un plateau vers $8 \overline{\Delta Q}.\text{cm}^{-2}.\text{h}^{-1}$ jusqu'au dernier jour. Pour finir, la courbe obtenue lors du traitement NCs est divisée en 2 parties : tout d'abord l'ORC diminue de 30 à $5 \overline{\Delta Q}.\text{cm}^{-2}.\text{h}^{-1}$ en 60 heures (soit environ 2,5 jours), puis augmente jusqu'à la fin de l'expérience, passant de 5 à $22 \overline{\Delta Q}.\text{cm}^{-2}.\text{h}^{-1}$. On observe un effet du traitement sur le coefficient de remaniement

optique ($F_{2,504}=66,9$; $p<0,001$) (tableau 1). Les traitements NVs et NCs sont significativement différents de Ts ($p\leq 0,001$), mais pas différents entre eux ($p\geq 0,05$).

Test des effets fixes de type 3				
Effet	Num DF	Den DF	Valeur de F	Pr>F
Traitement	2	504	66,91	<0,0001
Temps	83	504	1,75	0,0001
Traitement x temps	166	504	1,21	0,0587

Tableau 1 : Résultats de l'ANOVA à mesures répétées lorsque les microosphère sont déposées à la surface du sédiment.

Les ORC obtenus à chaque temps pour le traitement Ts ont été soustraits aux ORC obtenus avec les traitements NVs ou NCs (fig. 4). Les deux courbes NVs' et NCs' permettent alors de mettre en évidence l'impact direct de l'introduction des annélides *Nereis virens* ou *Nephtys caeca* dans les aquariums. Pour le traitement NVs', on observe une augmentation de l'ORC de 11 à environ $16 \Delta Q \cdot cm^{-2} \cdot h^{-1}$ durant les 24 premières heures puis une diminution jusqu'à l'heure 180 environ, soit 7,5 jours après le début de l'expérience. L'ORC atteint alors un plateau de 3 ou $4 \Delta Q \cdot cm^{-2} \cdot h^{-1}$. Pour le traitement NCs', on peut voir une diminution rapide de l'ORC de 15 à $1 \Delta Q \cdot cm^{-2} \cdot h^{-1}$ en 48h environ (2 jours). Ce coefficient va ensuite augmenter progressivement jusqu'à atteindre $17 \Delta Q \cdot cm^{-2} \cdot h^{-1}$ à la fin de l'expérience. Les deux traitements sont significativement différents jusqu'au jour 7,5 ($t_{0,05; 29} = -2,90$; $p = 0,007$) et du jour 7,5 à la fin de l'expérience ($t_{0,05; 31} = 5,90$; $p\leq 0,001$) (tableau 2).

Test t pour échantillons appariés				
Traitement	α	DF	Valeur de t	Pr > t
NC's x NV's (7,5 premiers jours)	0,05	29	-2,899	0,007
NC's x NV's (7,5 derniers jours)	0,05	31	5,890	< 0,001

Tableau 2 : Résultats du test t pour échantillons appariés lorsque les microsphères sont déposées à la surface du sédiment.

Lors de la comparaison entre les premières et les dernières photographies de chacun des traitements, on a pu mettre en évidence l'effet de la compaction des sédiments au cours du temps. Afin de prendre en considération principalement l'impact des organismes sur la répartition des microsphères, cette compaction a été corrigée en recadrant les photographies par rapport à des points fixes dans les aquariums. Une seule figure représentative du triplicata de chaque traitement est présentée. Pour chacune des figures, on observe en noir la répartition des microsphères présentes au temps initial et en rouge celles présentes au temps final. Les particules fluorescentes qui n'ont pas été déplacées au cours du temps sont en bleu alors que le blanc correspond à tout le reste (sédiment, eau, terrier, etc.).

Lors du traitement Ts, la compaction a été estimée à $0,2 \pm 0,086$ cm. Les résultats montrent qu'il n'y a presque pas eu de mouvements de microsphères entre le début et la fin de l'expérience (fig. 5). La représentation obtenue pour le traitement NVs est très différente de celle des témoins (fig.6). Les microsphères sont mélangées dans les premiers millimètres de sédiments ou entraînées plus profondément. Leur répartition n'est pas uniforme et présente certaines caractéristiques particulières. En effet, à gauche de l'aquarium, les particules fluorescentes suivent la forme d'un des terriers construit par un individu *Nereis virens*. Certaines microsphères ont été entraînées jusqu'à 5 cm de profondeur. La couche de

surface des sédiments a été remaniée activement puisque la fine couche de microsphères déposée au début de l'expérience est presque complètement déplacée. Le traitement NCs a lui aussi entraîné de nombreux changements dans la répartition des microsphères au cours du temps (fig.7). En effet, la couche de particules fluorescentes déposées au temps initial est mélangée de façon assez homogène dans les 2 premiers centimètres de sédiments au temps final. Il ne semble pas y avoir de structure particulière qui apparaisse. Quelques particules ont cependant été entraînées jusqu'à 6 cm de profondeur mais la plupart d'entre elles reste dans les 2 cm proches de la surface.

Les fortes profondeurs d'ensouissement des microsphères dans les traitements NVs et NCs mettent en évidence que la compaction a un effet réduit par rapport aux mouvements engendrés par la bioturbation due à la présence d'organismes.

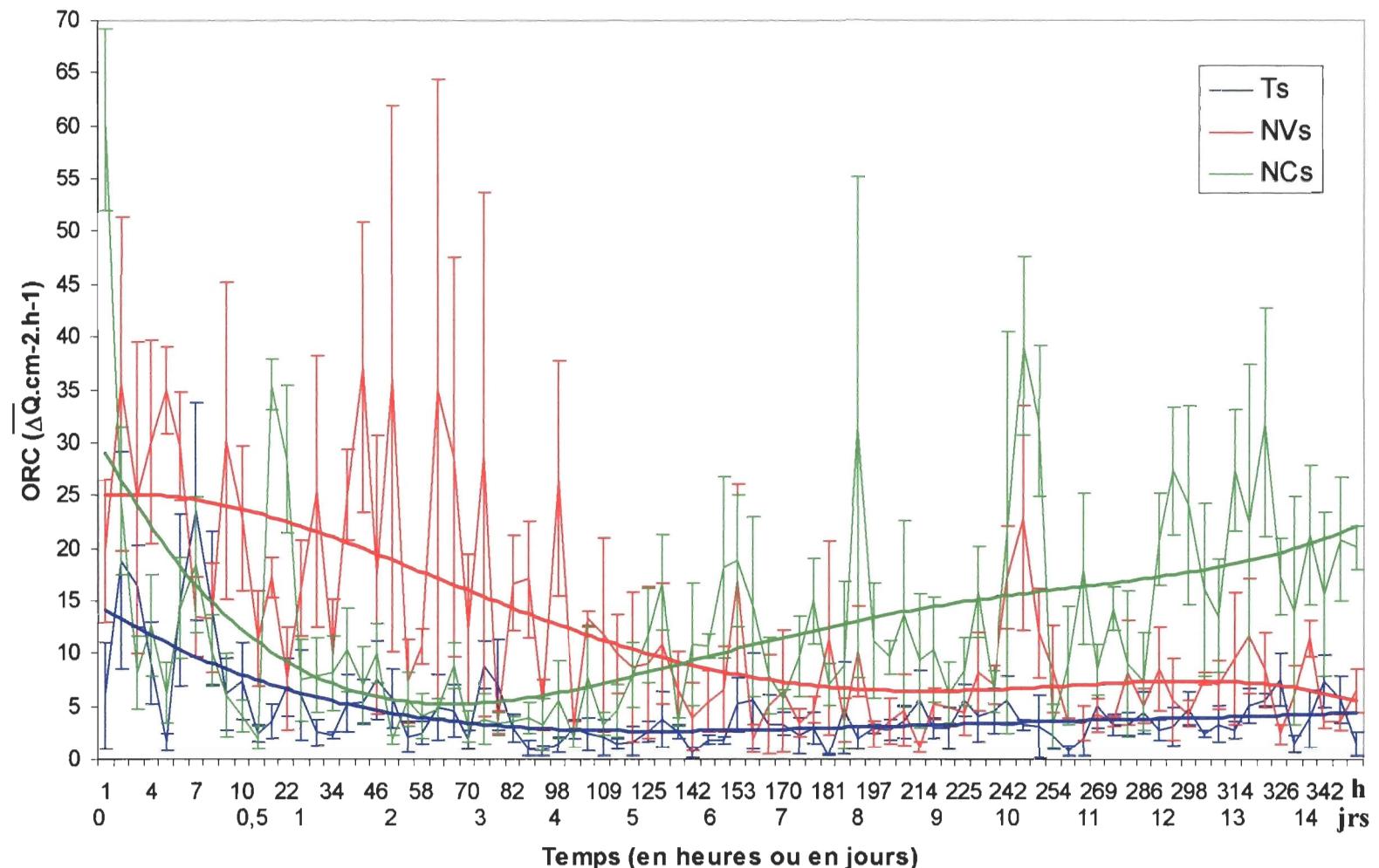


Figure 3 : Coefficient de remaniement optique (ORC) en fonction du temps suivant le traitement témoin (Ts), avec *N. virens* (NVs) ou avec *N. caeca* (NCs), et lorsque les particules ont été déposées à la surface du sédiment.

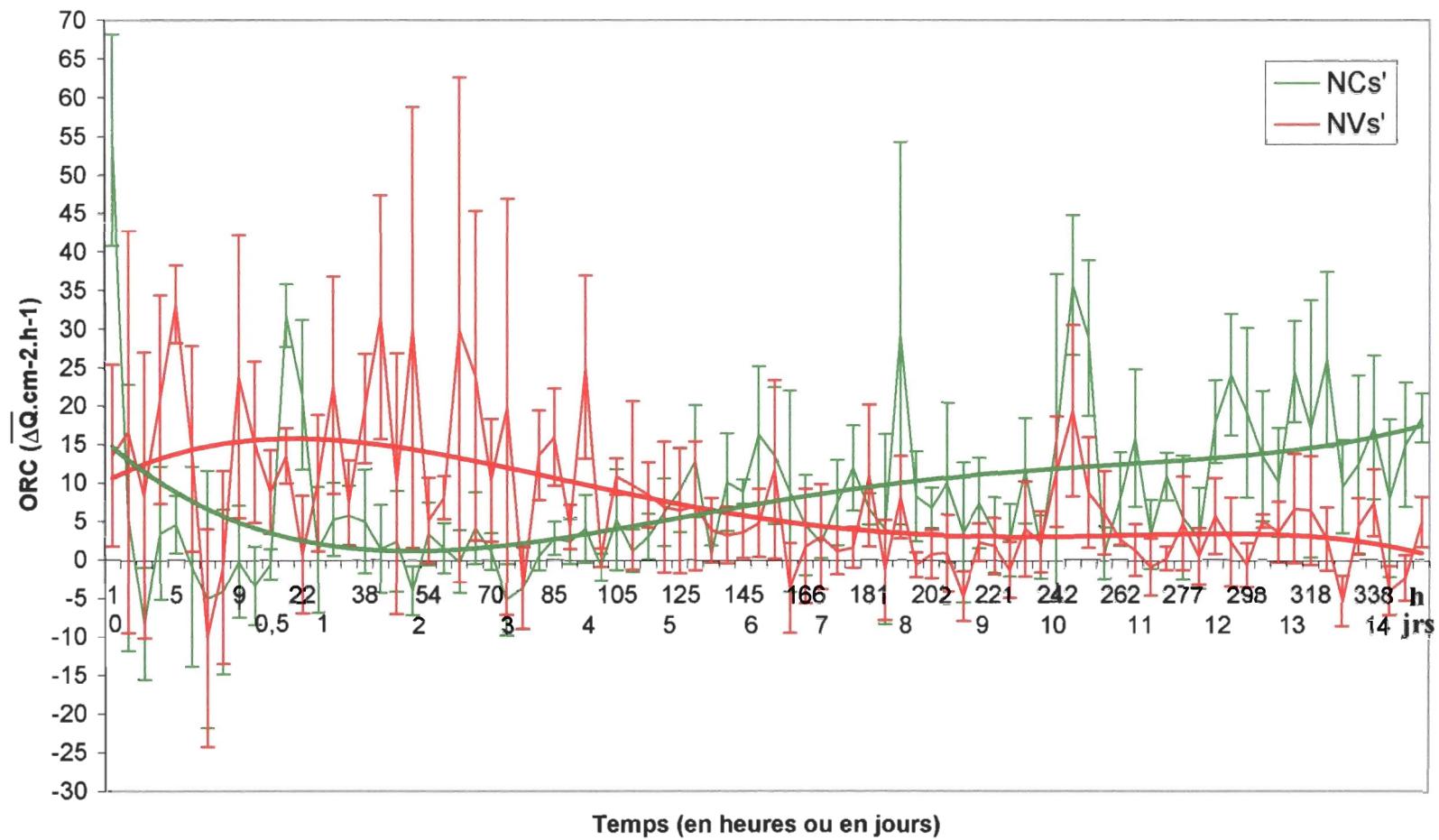


Figure 4 : Coefficient de remaniement optique (ORC) en fonction du temps et lorsque les microsphères ont été déposées à la surface du sédiment. Les ORC présentés ici sont obtenus par soustraction des ORC du traitement témoin aux ORC des traitements avec *N. virens* (NV's) ou avec *N. caeca* (NC's).

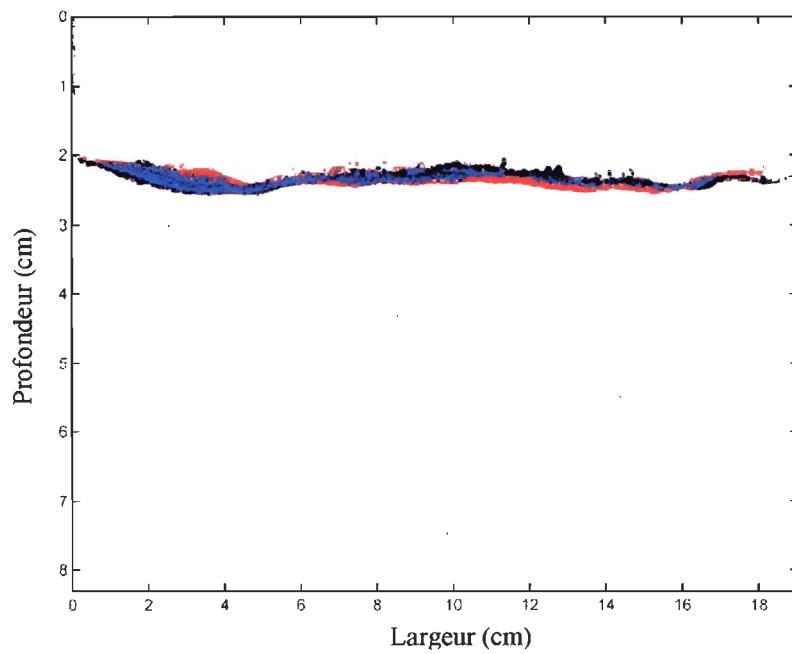


Figure 5 : Comparaison entre les photographies prises au temps initial et final d'un aquarium du traitement Ts. Noir : microsphères au temps initial; Rouge : microsphères au temps final; Bleu : microsphères qui ne se sont pas déplacées.

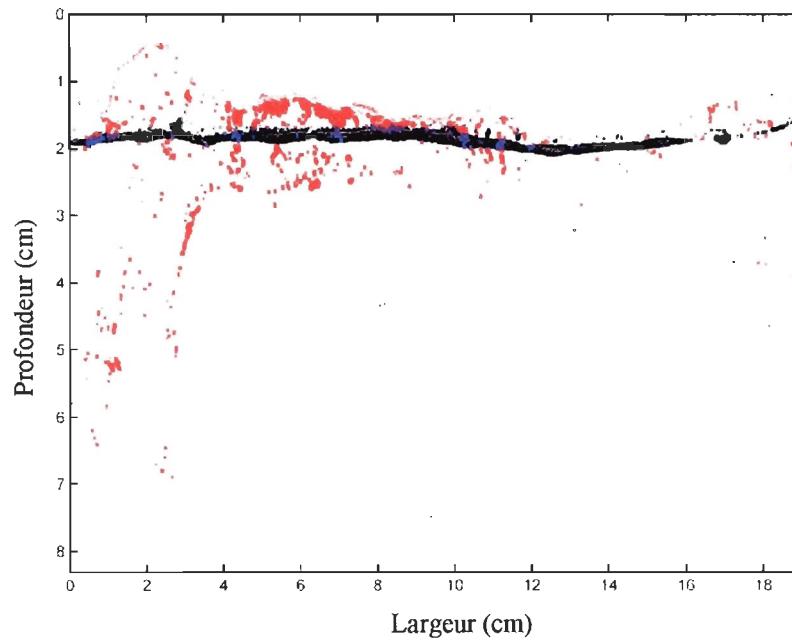


Figure 6 : Comparaison entre les photographies prises au temps initial et final d'un aquarium du traitement NVs. Noir : microsphères au temps initial; Rouge : microsphères au temps final; Bleu : microsphères qui ne se sont pas déplacées.

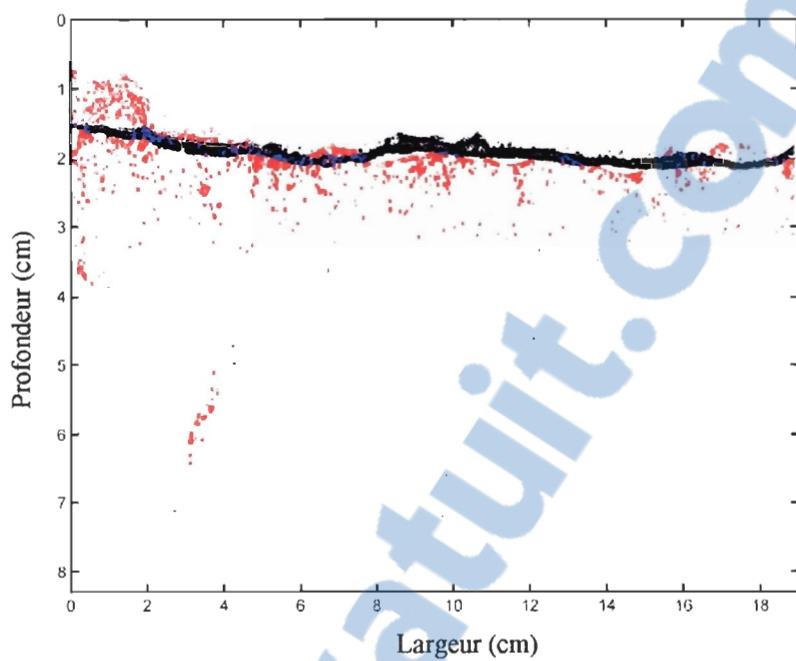


Figure 7: Comparaison entre les photographies prises au temps initial et final d'un aquarium du traitement NCs. Noir : microsphères au temps initial; Rouge : microsphères au temps final; Bleu : microsphères qui ne se sont pas déplacées.

3.2. Deuxième série d'expériences « p »

Dans la deuxième série, pour laquelle les microsphères sont enfouies sous 2 cm de sédiments, l'allure des courbes représentant les ORC en fonction du temps varie peu suivant les traitements Tp, NVp ou NCp (fig.8). Pour le traitement Tp, les ORC sont tout d'abord élevés ($20 \text{ } \overline{\Delta Q} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) puis diminuent rapidement pour atteindre environ $3 \text{ } \overline{\Delta Q} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ après 24h. Les valeurs augmentent alors jusqu'à $6 \text{ } \overline{\Delta Q} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ au temps 180h (soit environ 7,5 jours) puis diminuent jusqu'à la fin de l'expérience (entre 4 et $6 \text{ } \overline{\Delta Q} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$). Pour le traitement NVp, les valeurs sont un peu plus élevées que pour les témoins. On observe une diminution des ORC de 32 à $7 \text{ } \overline{\Delta Q} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ en 60h (2,5 jours), puis une légère augmentation pour atteindre $8 \text{ } \overline{\Delta Q} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ après 180h (7,5 jours). Pour finir, les ORC diminuent aux alentours de 4-5 $\overline{\Delta Q} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Le traitement NCp entraîne des ORC très élevés au début de l'expérience avec environ $65 \text{ } \overline{\Delta Q} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. En 60h (2,5 jours), le coefficient de remaniement passe de 65 à $10 \text{ } \overline{\Delta Q} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Il va ensuite augmenter jusqu'à $14 \text{ } \overline{\Delta Q} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ après 180h (7,5 jours) puis diminuer à nouveau vers 4-5 $\overline{\Delta Q} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ en fin d'expérience.

Test des effets fixes de type 3				
Effet	Num DF	Den DF	Valeur de F	Pr>F
Traitement	2	486	30,49	<0,0001
Temps	80	486	4,03	<0,0001
Traitement x temps	160	486	1,38	0,0047

Tableau 3 : Résultats de l'ANOVA à mesures répétées lorsque les microsphères sont enfouies sous 2 cm de sédiments.

Les traitements Tp et NVp ne sont pas significativement différents dans 85,2% du temps, Tp et NCp dans 81,5% et NVp et NCp dans 90,1% ($F_{160,486}=1,38$; $p=0,005$) (tableau 3 et 4).

Traitements	% du temps sans différence significative
Tp x NVp	85, 2 %
Tp x NCp	81,5 %
NCp x NVp	90,1 %

Tableau 4 : Tableau mettant en évidence le pourcentage de temps durant lequel aucune différence significative n'est apparue entre les différents traitements (témoin (Tp), avec *Nereis virens* (NVp) et avec *Nephtys caeca* (NCp)), et lorsque les microsphères sont enfouies sous 2 cm de sédiments.

De la même façon que pour la première série, les ORC obtenus à chaque temps pour le traitement Tp ont été soustraits aux ORC obtenus avec les traitements NVp ou NCp (fig.9). Les courbes NVp' et NCp' mettent alors l'accent sur l'impact direct de l'introduction d'organismes dans les aquariums. La courbe NVp' peut être divisée en 2 sections : tout d'abord, les ORC passent d'environ 12 à 3 $\overline{\Delta Q} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ en 60h (2,5 jours), puis se stabilisent autour de 3 $\overline{\Delta Q} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ durant tout le reste de l'expérience. La courbe NCp' est un peu différente. En effet, en 60h (2,5 jours) les ORC diminuent de 45 à 6 $\overline{\Delta Q} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ puis on observe une légère augmentation pour atteindre 8 $\overline{\Delta Q} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ après 190h (environ 8 jours) et enfin une diminution jusqu'à 1 $\overline{\Delta Q} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ à la fin de l'expérience. D'après les statistiques, les deux traitements sont significativement différents dans les 60 premières heures ($t_{0,05; 19} = 4,90$; $p \leq 0,001$), mais pas dans le reste du temps ($t_{0,05; 35} = 1,60$; $p = 0,124$) (tableau 5).

Test t pour échantillons appariés				
Traitement	α	DF	Valeur de t	Pr > t
NC's x NV's (2,5 premiers jours)	0,05	19	4,869	< 0,001
NC's x NV's (12,5 derniers jours)	0,05	35	1,578	0,124

Tableau 5 : Résultats du test t pour échantillons appariés lorsque les microsphères sont enfouies sous 2 cm de sédiments.

Lors de l'observation des photographies de cette série, on peut voir que 2 couches de microsphères sont présentes : une couche très fine en surface et une plus épaisse en profondeur. En effet, lors de la réalisation des aquariums, la couche profonde de microsphères a été recouverte par 2 cm de sédiments, mais quelques particules fluorescentes, restées en suspension dans l'eau pendant cette étape, se sont déposées par la suite à la surface du sédiment, formant la couche mince. Il est alors problématique de savoir différencier si les ORC décrits précédemment sont issus des mouvements des microsphères situées en profondeur ou de celles déposées en surface. Une comparaison des photographies entre le temps initial et final a donc été faite en prenant en compte la couche de surface puis celle en profondeur, nous permettant d'avoir une meilleure vision des phénomènes qui se produisent. Pour cette série d'expérience, il aurait été judicieux de retirer la pellicule de microsphères qui se dépose à la surface suite à l'introduction de la couche enfouie sous 2 cm de sédiment, afin de ne prendre en considération que cette couche profonde lors de l'analyse des résultats.

Pour le traitement Tp (fig.10), la compaction est évaluée à $0,21 \pm 0,01$ cm. On peut voir qu'il y a peu de déplacements des particules fluorescentes au cours du temps que ce soit en profondeur ou en surface. On remarque cependant que les particules présentes en

surface et à droite de l'aquarium ont disparu au temps final. Lors du traitement NVp (fig.11), on peut voir apparaître des déplacements des microsphères. Le remaniement de la couche profonde est assez faible mais elle s'est un peu déplacée au cours du temps. Elle a de plus été parfois traversée par les organismes, puisqu'on note la présence de coupures, mais elle n'est pas homogénéisée dans les sédiments. Certaines particules de la couche profonde ont été entraînées 1 cm sous la ligne de microsphères à gauche de l'aquarium. La fine couche de particules déposées à la surface du sédiment a, quant à elle, été remaniée activement. En effet, on peut voir que cette couche est complètement modifiée entre le début et la fin de l'expérience. Les microsphères restent cependant plutôt à la surface du sédiment et seulement quelques-unes d'entre elles sont enfouies dans les premiers centimètres de sédiment. Pour le traitement NCp (fig.12), la fine couche de microsphères qui s'est déposée en surface a été remaniée et entraînée dans les couches plus profondes à certains endroits. La couche de particules enfouies sous 2 cm de sédiments n'a, quant à elle, presque pas été déplacée. Seule quelques particules situées vers le centre de l'aquarium ont été remontées en surface ou descendues plus profondément, mais les déplacements n'excèdent pas 0,5 cm. Les mouvements se sont donc principalement passés en surface.

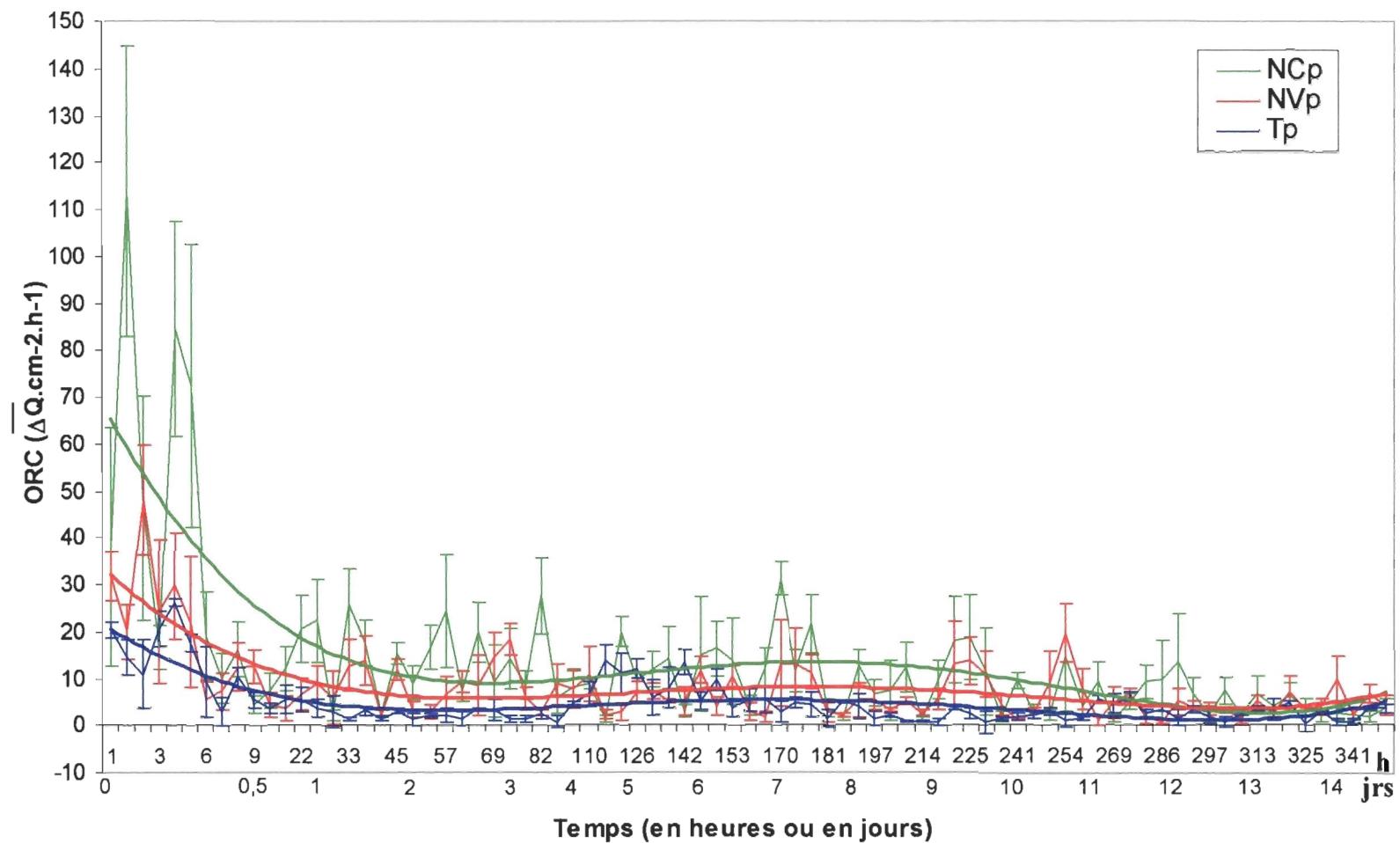


Figure 8 : Coefficient de remaniement optique (ORC) en fonction du temps suivant le traitement témoin (Tp), avec *N. virens* (NVp) ou avec *N. caeca* (NCp), et lorsque les particules ont été enfouies sous 2 cm de sédiment.

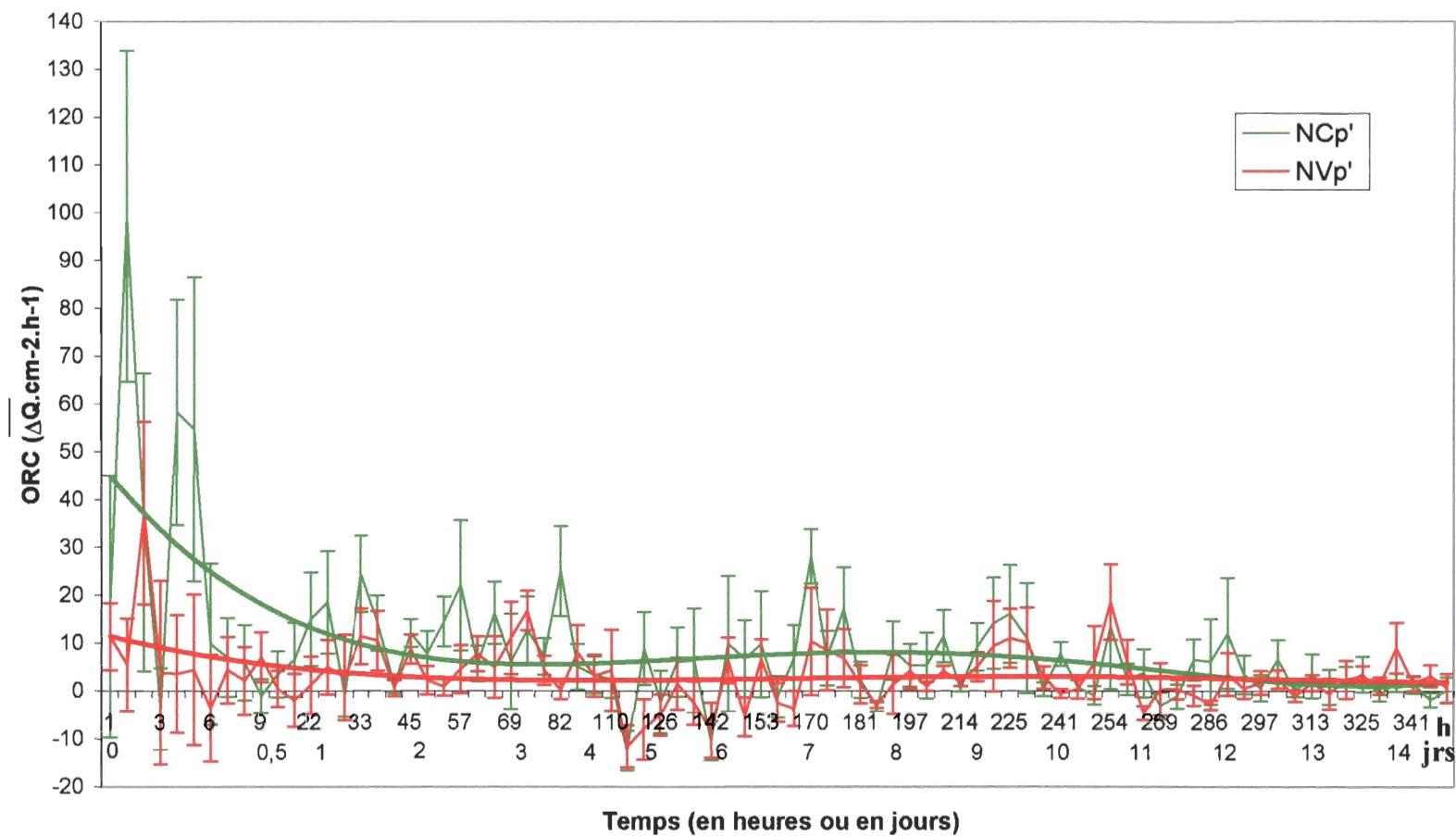


Figure 9 : Coefficient de remaniement optique (ORC) en fonction du temps et lorsque les microsphères ont été enfouies sous 2 cm de sédiments. Les ORC présentés ici sont obtenus par soustraction des ORC du traitement témoin aux ORC des traitements avec *N. virens* (NV'p) ou avec *N. caeca* (NC'p).

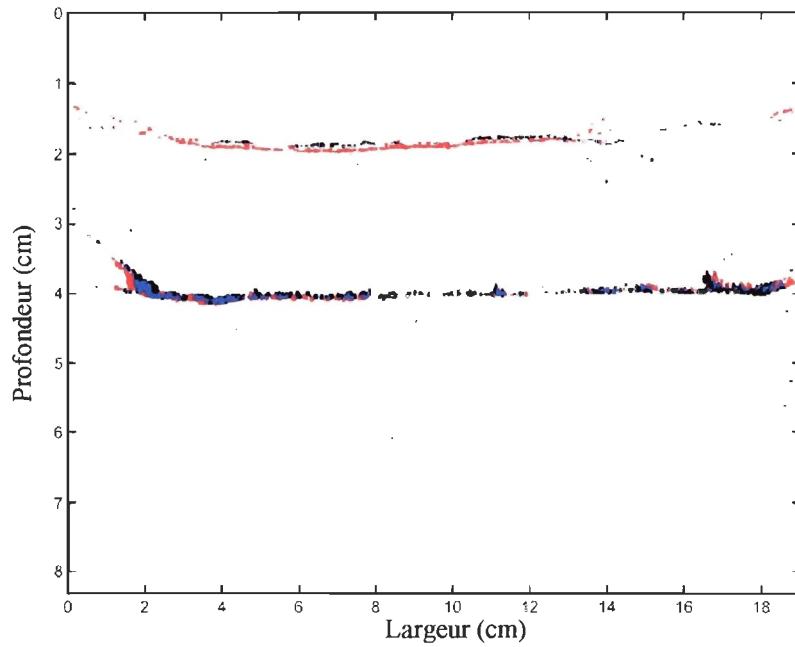


Figure 10 : Comparaison entre les photographies prises au temps initial et final d'un aquarium du traitement Tp. Noir : microsphères au temps initial; Rouge : microsphères au temps final; Bleu : microsphères qui ne se sont pas déplacées.

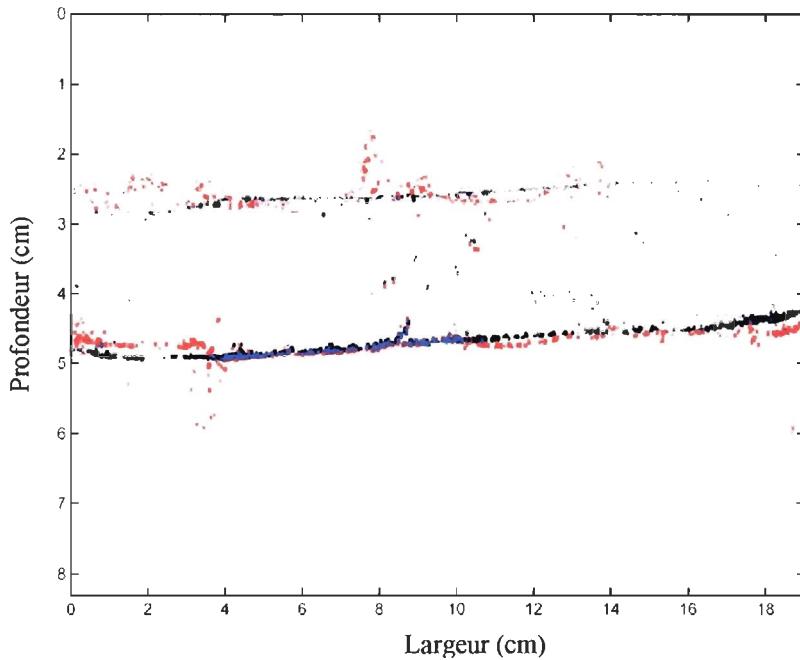


Figure 11 : Comparaison entre les photographies prises au temps initial et final d'un aquarium du traitement NVp. Noir : microsphères au temps initial; Rouge : microsphères au temps final; Bleu : microsphères qui ne se sont pas déplacées.

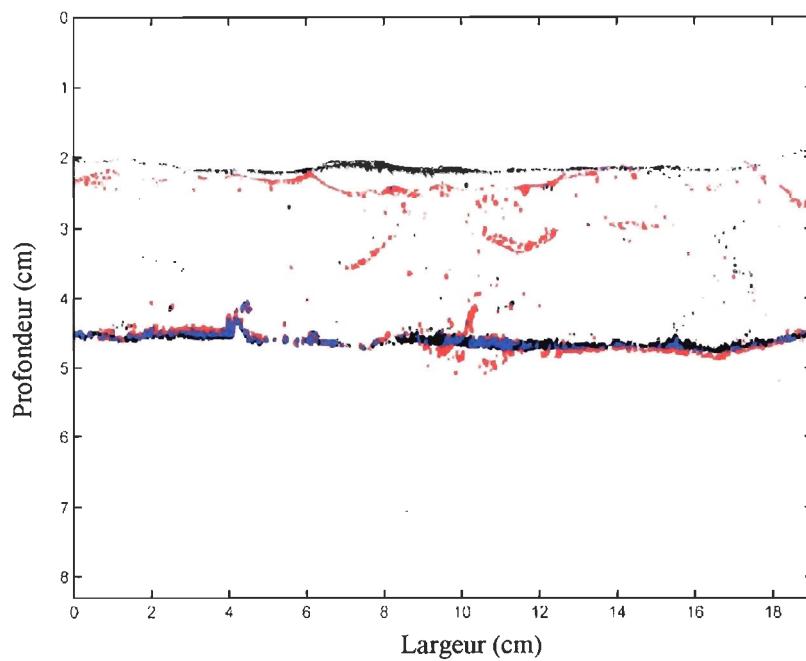


Figure 12 : Comparaison entre les photographies prises au temps initial et final d'un aquarium du traitement NCp. Noir : microsphères au temps initial; Rouge : microsphères au temps final; Bleu : microsphères qui ne se sont pas déplacées.

4. DISCUSSION

De nombreux chercheurs se sont intéressés aux comportements des annélides polychètes *Nereis virens* et *Nephtys caeca* (Olive et al., 1985, 1997; Miron et al., 1991a, 1991b; Caron et al., 1996a, b, 2004; Deschênes et al., 2005) ainsi qu'à l'impact de leur présence sur la bio-géochimie du sédiment qui les entoure (Kristensen et al., 1985; Michaud et al., 2005). Cependant, peu d'études traitent de l'influence que pouvaient avoir ces organismes sur des particules telles que les kystes de dinoflagellés (Giangrande et al., 2002; Tsujino et al., 2002; Tsujino et Uchida, 2004). Grâce aux résultats obtenus lors de nos expériences, certains phénomènes ont pu être mis en évidence.

4.1. Quelques remarques concernant les témoins

En milieu naturel, il est très difficile d'isoler un seul facteur tel que l'impact de deux annélides polychètes sur la répartition des microsphères. Tous les aquariums ont été soumis aux mêmes conditions contrôlées de température, photopériode, débit et composition de l'eau afin de pouvoir faire une comparaison des différents traitements. Les témoins nous permettent alors de voir l'influence des paramètres qui ne sont pas dus à l'ajout des organismes. En effet, dans ces aquariums, on observe un remaniement des particules fluorescentes, bien qu'aucun ver n'ait été ajouté. Tout d'abord, les ORC sont élevés au début de l'expérience et diminuent dans les 3 jours suivants. Cela s'explique par la remise

en route de l'apport d'eau, arrêté pendant l'introduction des vers, qui sert à oxygénier l'interface eau-sédiment et qui a probablement déstabilisé le système. En effet, il a souvent été montré que l'hydrodynamisme jouait un rôle important dans le remaniement des particules sédimentaires (Huettel et *al.*, 1996; Grossi et *al.*, 2003) et donc aussi des particules comme les microsphères. Les particules fluorescentes présentes à la surface du sédiment dans les 2 séries ont été déplacées par ce courant, d'où l'absence de ces particules à droite de la surface de certains aquariums (côté par lequel l'eau est introduite) après 15 jours d'expérience. D'autres facteurs peuvent aussi entrer en compte dans le fait que les ORC ne soient pas nuls dans les témoins. En effet, dans nos expériences, un phénomène de compaction a nettement été mis en évidence en comparant les photographies au temps initial et final. Il augmente donc les ORC, bien qu'il n'y ait pas de véritable remaniement des microsphères. Le traitement des photographies ainsi que l'étape où elles ont été recadrées par rapport à des points fixes des aquariums ont probablement engendré aussi un biais dans les résultats. Enfin, la méiofaune, qui n'a pas été éliminée des sédiments, joue peut être aussi un rôle dans la surévaluation des ORC, puisqu'il est reconnu que ces petits organismes (inférieurs à 1 mm) construisent des microstructures qui déstabilisent les sédiments de surface (Nehring et *al.*, 1990; Tita et *al.*, 2000; Michaud et *al.*, 2003), permettant aux particules de surface de pénétrer plus profondément dans les sédiments (Gérino et *al.*, 1998). Tous les aquariums ayant subit les mêmes conditions environnementales et ayant été construits de la même manière, on considère que les phénomènes observés dans les aquariums témoins se retrouvent dans tous les traitements. Ceci pose alors comme postulat qu'il n'y a aucune interaction entre la méiofaune et les

deux polychètes étudiés ici. Les ORC obtenus dans les témoins ont donc été soustraits aux ORC issus des 2 traitements avec les polychètes *N. virens* ou *N. caeca* afin de ne considérer que l'action des vers sur la répartition des microsphères, diminuant ainsi l'influence des autres facteurs.

4.2. Influence de *Nereis virens* sur la répartition des microsphères

Les polychètes fouisseurs, incluant *N. virens*, sont reconnus pour jouer un rôle important dans les phénomènes de bioturbation. En effet, les expériences de Ouellette et *al.* (2004) ont permis de mettre en évidence des déplacements des luminophores, déposés à la surface de carottes sédimentaires, en présence de *N. virens*. Dans nos expériences, l'introduction de *N. virens* dans les aquariums a également entraîné une augmentation du coefficient de remaniement optique des microsphères par rapport aux témoins. Des variations des ORC au cours du temps sont cependant visibles. Dans l'étude de Miron et *al.* (1991b), deux étapes distinctes ont été mises en évidence suite à l'arrivée de *N. virens* dans un nouvel environnement. Tout d'abord, durant une période de 5 à 7 jours, les vers présents en forte densité creusent de nombreuses galeries en se déplaçant dans les sédiments et les consolident avec du mucus afin de créer une paroi stable (Houel, 1998) : il s'agit de la phase « d'exploration-construction ». D'après les expériences de Ouellette et *al.* (2004), cette phase n'engendre qu'un faible remaniement des particules fluorescentes sur le plan vertical. Les particules ne sont donc pas enfouies profondément dans la colonne

sédimentaire. Après cette première étape, les vers entrent dans une phase de maintenance et de nutrition et le réseau de galerie est simplifié (Miron et al., 1991b). La recherche de nourriture à la surface du sédiment, qui entraîne un transport biodiffusif des particules fluorescentes dans la couche de surface (Ouellette et al., 2004), et la maintenance favorisent le transport direct et rapide (transport bioadvectif) des particules au fond des terriers quand les *N. virens* descendent dans leurs galeries (Charrois, 1990). Les particules sont donc entraînées plus profondément durant cette deuxième phase. Les expériences de Ouellette et al. (2004) ne permettent cependant pas de voir une évolution du taux de remaniement au cours du temps (seulement 2 temps sont considérés) et ne peuvent décrire les déplacements des particules que dans une direction : la profondeur.

Nos expériences, réalisées dans des aquariums plats, nous donnent une vision des phénomènes dans 2 dimensions : le plan horizontal et la profondeur. De plus le remaniement est évalué sans détruire les aquariums, ce que la méthode de comptage des luminophores par tranches de sédiment de Ouellette et al. (2004) ne permettait pas. De nouveaux phénomènes ont ainsi pu être mis en évidence. Tout d'abord, durant les 7 premiers jours, les particules fluorescentes sont déplacées activement, avec un pic d'activité après 24h. La phase d'exploration et de construction des terriers décrite par Miron et al. (1991b) entraînerait donc un fort remaniement des particules fluorescentes, surtout celles situées à l'interface eau-sédiment, et principalement après une journée d'activité. De plus, ces particules ne sont pas enfouies profondément durant cette période d'après les photographies prises au cours du temps, ce que confirment les observations de Ouellette et

al. (2004). Les résultats obtenus mettent en évidence que les microsphères qui sont déjà enfouies sous 2 cm de sédiments sont peu remaniées. En effet, il semble que les vers ne fassent que traverser cette couche de particules fluorescentes, sans effectuer un véritable remaniement comme c'est le cas pour la couche de surface. La création des galeries permanentes par ces annélides conduirait donc à un fort remaniement des particules fluorescentes déposées à l'interface eau-sédiment mais sur une faible épaisseur. D'après Ouellette et *al.* (2004), les microsphères sont poussées de part et d'autre du corps de *N. virens* lorsque celui-ci bouge dans le sédiment. De plus, en se déplaçant à l'interface eau-sédiment, où sont situées les particules fluorescentes de surface, ils captent les microsphères involontairement dans les soies qui sont situées de part et d'autre de leur corps (Fauchald et Rouse, 1997) et les entraînent, accroissant le remaniement.

Les activités exercées par ces annélides varient au cours du temps (Miron et *al.*, 1992). En effet, d'après cette étude, les actions les plus fréquentes des *N. virens*, lorsqu'ils sont en forte densité comme dans notre cas, sont la locomotion, l'irrigation et enfin l'inactivité. Ils observent cependant une augmentation de l'irrigation et une baisse de la locomotion au septième jour ainsi qu'une diminution de l'inactivité à partir du septième jour. La maintenance des terriers, quant à elle, ne semble pas changer au cours du temps. Le phénomène le plus remarquable dans cette étude est la forte augmentation des activités d'alimentation à partir du septième jour, passant de 1,3 à 5,3% des activités totales. Ceci a également été mis en évidence par Miron et *al.* (1991a) et correspond à la phase de maintenance et de nutrition décrite par Miron et *al.* (1991b). Dans nos expériences, on observe une stabilisation du coefficient de remaniement optique vers de faibles valeurs

(environ $4 \Delta Q \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$). Ce faible remaniement des microsphères peut s'expliquer par le fait que les déplacements des vers vont se limiter au terrier et à la zone d'alimentation. En effet, les *N. virens* vivent dans leurs terriers, qu'ils défendent activement (Miron et Desrosiers, 1990), avec la tête à l'extérieur ou proche de la surface du sédiment (Commito et Shrader, 1985). Les juvéniles sont omnivores (Olivier et al., 1993), bien qu'ils se nourrissent préférentiellement de débris végétaux (Caron, 1991; Desrosiers et al., 1991a, b; Miron, 1988; Miron et Desrosiers, 1990; Olivier, 1990). *N. virens* prospecte la surface du sédiment aux alentours de son terrier en sortant les premiers segments de son corps (Miron et al., 1991a) puis éverse son proboscis pour saisir les proies à l'aide de ses crochets afin de les emmener dans son terrier (Olivier et al., 1993). Il entraîne donc une perturbation du sédiment superficiel lors de sa nutrition (Commito et Shrader, 1985). Miron (1991) mentionne aussi que *N. virens* sécrète une nappe de mucus à la surface du sédiment lors de la capture des aliments. Il pourrait alors s'en nourrir ainsi que des particules qui s'y sont collées pendant la marée montante (Miron et al., 1992). Durant nos expériences, la présence de mucus a également été observée quelques jours seulement après l'introduction des vers. Cependant, aucune nourriture n'a été apportée afin d'éviter tout excès d'activité (Evans et al., 1974; Lambert, 1986). Le fait que l'animal ratisse la surface du sédiment avec ou sans production de mucus conduit à l'ingestion d'une part non négligeable de matière inorganique (Olivier et al., 1993) et probablement aussi de microsphères. La nutrition contribue donc probablement à la présence d'un remaniement dans nos expériences, principalement pour les microsphères déposées à la surface. Cependant, l'aire d'alimentation est réduite par rapport à la surface totale des sédiments de nos aquariums et

on peut donc penser que les mouvements des particules sont faibles. Les phénomènes de bioirrigation dus à une oscillation dorso-ventrale des organismes déstabilisent également les particules de surface et les entraînent au fond des terriers (François et *al.*, 2002). Ils contribuent au transport bioadvectif des particules et donc sûrement à celui des microsphères déposées à la surface du sédiment. Comme les terriers permanents sont finis d'être construits, les particules déposées à la surface vont pouvoir être entraînées jusqu'au fond de ces galeries, expliquant le transport rapide et direct décrit par Ouellette et *al.* (2004). Les particules sont enfouies jusqu'à 5 cm de profondeur dans nos expériences. Creaser et *al.* (1983) ont montré que les terriers peuvent atteindre 30 à 45 cm de profondeur, laissant penser qu'en présence de vers matures, les microsphères pourraient être entraînées à de telles profondeurs. Par contre, celles enfouies sous 2 cm de sédiments sont peu ou pas déplacées puisque les vers restent à l'intérieur de leurs galeries permanentes. La phase de nutrition et de maintenance n'engendre donc qu'un faible coefficient de remaniement optique puisque le modèle de Gilbert et *al.* (2003) ne prend en compte que s'il y a eu un déplacement ou non des particules, et pas la longueur du déplacement. Dans cette phase, les particules sont entraînées directement au fond des terriers mais le nombre des déplacements est moins élevé que dans la première phase de construction, expliquant la différence remarquable entre ces 2 étapes.

4.3. Influence de *Nephtys caeca* sur la répartition des microsphères

Les connaissances portant sur *N. caeca* sont beaucoup moins nombreuses que celles concernant *N. virens*. Cependant, certains comportements ont pu être mis en évidence dans différentes études. Caron et al. (2004) ont observé que *N. caeca* bouge librement dans les sédiments et ne présente pas de comportement de tubicole. Les traces laissées lors du passage des annélides dans le substrat reflètent simplement la perturbation de la structure sédimentaire consécutive au processus de forage (Caron et al., 1996b). Les individus de cette espèce préfèrent repasser dans les traces déjà faites mais n'adoptent pas de comportement lié à l'entretien des galeries, d'où une faible présence de mucus (Caron et al., 1996b). L'enfouissement et le déplacement des individus sont très rapides dans le substrat et sont caractéristiques de cette famille (Caron et al., 1996b). Ces vers sont capables de se déplacer dans les sédiments grâce à une alternance de poussée et d'ancrage qui permet une progression très efficace, bien qu'elle soit interrompue par des phases d'inactivité plus ou moins longues (Caron et al., 1996b). Les individus peuvent parfois ne pas se déplacer ou parcourir 40 cm dans une seule journée d'après l'étude faite par Caron et al. (1996b). En effet, ces expériences ont permis d'observer de nombreuses périodes d'inactivités à la surface du sédiment. Les individus s'immobilisent durant une période relativement longue en ne laissant dépasser que le prostomium et quelques segments sétigères antérieurs (7 à 10). Ce comportement essentiellement nocturne semble relié à leurs habitudes alimentaires (Caron et al., 1996b). Clark (1962) a étudié les contenus digestifs de plusieurs *Nephtyidae* et interprété les caractéristiques morphologiques et

comportementales, telles que les déplacements rapides dans le sédiment et un pharynx très large et éversible, comme étant des indicateurs d'un comportement carnivore. D'après Fauchald et Jumars (1979), les *Nephyidae* sont des annélides mangeant de petits invertébrés comme les mollusques, les crustacés et les polychètes. *N. caeca* s'immobiliserait à l'interface eau-sédiment en demeurant à l'affût des diverses proies animales venant à l'interface du substrat (Caron et al., 1996b). Cette espèce est également considérée comme étant omnivore, les individus se nourrissant parfois de matériel déposé. Dans une étude plus récente, Caron et al. (2004) confirment que les adultes sont carnivores mais montrent aussi que les juvéniles sont plutôt détritivores. Les vers utilisés dans nos expériences entreraient donc dans cette dernière catégorie.

Plusieurs phénomènes ont été mis en évidence lors de notre étude. Après l'introduction des vers dans les aquariums plats, les résultats ont montré un fort remaniement des particules fluorescentes, que ce soit celles déposées en surface ou celles enfouies sous 2 cm de sédiments. L'enfouissement et les déplacements rapides des vers décrits par Caron et al. (1996b) entraîneraient donc un remaniement important des microsphères. Les ORC vont cependant diminuer rapidement puisqu'ils atteignent des valeurs presque nulles après 2 jours. Cette baisse pourrait correspondre aux périodes d'inactivité décrites par Caron et al. (1996b), les vers s'immobilisant à l'interface eau-sédiment. Après cette forte baisse, on observe une ré-augmentation des coefficients de remaniement optique. Les vers sont donc de nouveau actifs, cherchant probablement de quoi se nourrir. Le fait que *N. caeca* ne construise pas de terrier permanent comme *N. virens*

(Caron et al., 1996a) engendre un mouvement des particules dès qu'il se déplace dans le sédiment. Cependant, d'après nos résultats, ce sont principalement les microsphères déposées à la surface du sédiment qui sont remaniées. Dans l'étude de Caron et al. (1996b), différents schémas sont présentés pour montrer les déplacements effectués par les vers dans des aquariums plats. On peut alors voir que les enfouissements profonds sont rares (une à deux fois en 8 jours) et se produisent principalement au tout début de l'expérience. Le remaniement de la couche de microsphères enfouies sous 2 cm de sédiments observé au début de nos expériences correspond donc probablement à un enfouissement profond des vers juste après leur introduction. Il est probable que la légère augmentation des ORC entre le septième et le huitième jour soit également due à ce phénomène. D'après Caron et al. (1996b), la couche de sédiments dans laquelle les individus matures évoluent, excède rarement les 10 cm d'épaisseur, mais ils exploitent toute la surface horizontale dont ils disposent. Dans nos expériences, les microsphères qui ont été déposées à la surface du sédiment sont mélangées de façon assez homogène dans les 2 premiers centimètres de la couche sédimentaire. Quelques rares microsphères sont également trouvées jusqu'à 6 cm de profondeur, montrant que les individus juvéniles de nos expériences sont descendus au moins jusqu'à cette profondeur. Le déplacement « libre » de *Nephtys caeca* dans le sédiment décrit par Caron et al. (1996b) entraîne donc un fort remaniement des 2 premiers centimètres de la couche de surface, homogénéisant par la même occasion les microsphères qui ont été déposées à la surface du sédiment. Les particules enfouies ne sont, quant à elle, que peu remaniées.

4.4. Relations entre les microsphères et les kystes de dinoflagellés

Notre étude consistait à simuler l'influence de la bioturbation exercée par les annélides *N. virens* et *N. caeca* sur la répartition des kystes de dinoflagellés dans les sédiments à l'aide de microsphères. Dans les sections 4.2. et 4.3. précédentes, plusieurs phénomènes ont pu être mis en évidence suite à l'introduction de ces 2 polychètes dans des aquariums plats. Les microsphères ont été choisies pour servir de traceurs fluorescents, relativement faciles à détecter dans les sédiments, et avec un diamètre de 45 µm afin de simuler les kystes de certaines espèces de dinoflagellés toxiques de même taille. De plus, les dinokystes ont une densité assez proche de celle des microsphères. En effet, d'après Anderson et al. (1985b), les kystes des espèces telles que *Alexandrium fundyense* et *Alexandrium tamarense* ont une densité entre 1,15 et 1,3 g.cm⁻³ alors que celle des microsphères est de 1,05 g.cm⁻³ (Polysciences, Inc.). Les kystes, ayant une densité une peu plus élevée, auront donc une tendance à s'ensouffrir plus rapidement sous l'effet de la gravité. De plus, Bolch et al. (1991) ont mis en évidence la présence de mucilage autour des kystes de dinoflagellés d'*Alexandrium minutum*. Cette substance composée de polysaccharides est gélatineuse, ce qui lui confère une propriété adhésive. Les kystes vont donc se « coller » aux particules sédimentaires et être probablement plus facilement remaniés lors des déplacements de ces sédiments. Cependant, on peut penser que les phénomènes observés avec les microsphères restent environ les mêmes en présence des kystes de dinoflagellés. Après une floraison phytoplanctonique, les kystes déposés seraient donc enfouis dans la couche sédimentaire. D'une part, *N. virens* entraînerait rapidement et activement des kystes

au fond de son terrier (déjà formé lors du dépôt) grâce aux activités de nutrition et de bioirrigation. L'enfouissement serait assez profond mais l'action de ce ver resterait limitée d'après les assez faibles ORC obtenus dans nos expériences. D'autre part, *N. caeca* serait responsable d'un fort remaniement des kystes dans les premiers centimètres de sédiments et d'une homogénéisation importante de cette couche. Les kystes déjà enfouis ne seraient, quant à eux, que très peu remaniés par ces 2 diffuseurs à galeries. L'étude de Giangrande et al. (2002) montre cependant que d'autres polychètes comme *Naineris laevigata* sont capables de remonter les kystes de dinoflagellés enfouis à la surface du sédiment par l'intermédiaire de leurs fécès. En effet, ces convoyeurs ingèrent les particules sédimentaires ainsi que les kystes présents en profondeur puis les rejettent à la surface, engendrant un transport vers le haut des dinokystes. Cette ingestion des kystes ne semble pas affecter leur capacité de germination (Tsujino et al., 2002; Tsujino et Uchida, 2004). *N. virens* et *N. caeca* ingèrent probablement aussi des kystes lors de leur nutrition (Olivier et al., 1993), mais ne remontent pas à la surface ceux enfouis sous 2 cm de sédiments d'après nos résultats. Les kystes seraient donc entraînés dans des conditions qui sont peu propices à leur germination, telles que le manque de lumière et d'oxygène (Binder et Anderson, 1986; Anderson et al., 1987; Bravo et Anderson, 1994; Kremp et Anderson, 2000). Cependant, puisque les kystes déposées en surface sont enfouis dans le sédiment, on peut penser que ceux situés juste en dessous de l'interface eau-sédiment et issus des floraisons phytoplanctoniques des dernières années sont susceptibles d'être remontés à la surface lors du remaniement. Ces kystes étant récents et se retrouvant dans des conditions favorables à la germination pourraient alors engendrer une nouvelle floraison.

Notre étude ne prend pas en compte certains facteurs retrouvés dans le milieu naturel. En effet, les phénomènes physiques tels que la houle due aux vents et les courants générés par les marées (Caron et *al.*, 1993b) sont très importants en milieux côtiers pour le dépôt particulaire et la resuspension sédimentaire (Huettel et *al.*, 1996). De plus, les déplacements des vers se font probablement dans les 3 dimensions et ne se limitent pas seulement à la forme des aquariums qui sont à 2 dimensions (Caron et *al.*, 1996b). Les mouvements de ces polychètes sont donc sûrement plus importants en milieu naturel qu'enserrés entre deux vitres, engendrant alors un plus grand remaniement des particules. Enfin, l'intensité et l'importance relative de chaque mécanisme de bioturbation dépend probablement de la taille et de l'abondance des organismes en question (Gérino et *al.*, 1998). On peut donc penser qu'en présence de vers matures, et non de juvéniles comme dans notre cas, les phénomènes observés auraient été de plus grande ampleur.

5. CONCLUSIONS

En conclusion, cette étude a montré que les annélides polychètes *Nereis virens* et *Nephtys caeca* jouent un rôle important dans le remaniement des particules fluorescentes, et donc probablement des kystes de dinoflagellés de même taille. Il s'agit principalement d'un enfouissement des particules déposées à la surface des sédiments, puisque celles enfouies sous 2 cm ne sont presque pas remaniées. Ces observations laissent donc penser qu'après des floraisons phytoplanctoniques, les kystes qui se déposent à la surface sont rapidement enfouis dans les sédiments alors que ceux déjà recouverts par 2 cm de sédiments sont peu remaniés. Les kystes situés juste sous l'interface eau-sédiment issus des années précédentes pourraient cependant être remontés vers des conditions propices à la germination lors du remaniement de la couche de surface. Des différences dans la manière de remanier les sédiments sont cependant apparues entre les 2 espèces. En effet, *N. virens* entraîne les particules plus profondément dans la colonne sédimentaire puisque les activités de nutrition et de bioirrigation amènent ces particules au fond des terriers permanents. *N. caeca*, quant à lui, remanie les particules de façon assez homogène dans les premiers centimètres de la couche sédimentaire grâce à un déplacement « libre ». Les kystes seraient donc généralement enfouis par les processus de bioturbation de ces deux annélides après s'être déposés à l'interface eau-sédiment, les entraînant dans des zones plutôt défavorables à leur germination.

Dans notre étude, les deux espèces d'annélides polychètes choisies ont été introduites dans les aquariums en allopatrie afin de voir l'influence de chacune d'entre elles sur la

répartition des microsphères servant à simuler des kystes de dinoflagellés. Il serait intéressant de renouveler cette expérience en mettant ces deux espèces en sympatrie, afin de pouvoir observer le résultat issu de leur interaction. De plus, Giangrande et *al.* (2002) ont montré que d'autres groupes fonctionnels, tels que les convoyeurs vers le haut, engendraient une remontée des kystes de dinoflagellés vers la surface. L'étude d'autres groupes fonctionnels permettrait donc probablement de mettre en évidence d'autres phénomènes et ainsi d'avoir une meilleure vision de l'influence des organismes benthiques sur la répartition des kystes de dinoflagellés. Il serait également intéressant de voir l'impact de la température sur ces phénomènes puisque, dans la zone intertidale du St Laurent, les fluctuations de la température sont très importantes au cours de l'année.

6. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aller**, R.C., 1980. Quantifying solute distributions in the bioturbated zone of marine sediments by defining an average microenvironment. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 44, 1955-1965.
- Aller**, R.C., 1982. The effects of macrobenthos on chemical properties of marine sediments and overlying water. In: McCall, P.L., Tevesz, M.J.S. (Eds.), *Animal-Sediment Relations*. Plenum Press, New York, pp.53-102.
- Aller**, R.C., 1994. Bioturbation and remineralization of sedimentary organic matter: effects of redox oscillation. *Chemical Geology*, 114, 331-345.
- Aller**, R.C., **Yingst**, J.Y., 1985. Effects of the marine deposit-feeders *Heteromastus filiformis* (Polychaeta), *Macoma balthica* (Bivalvia), and *Tellina texana* (Bivalvia) on averaged sedimentary solute transport, reaction rates, and microbial distributions. *Journal of Marine Research*, 43 (3), 615-645.
- Anderson**, D.M., 1980. Effects of temperature conditioning on development and germination of *Gonyaulax tamarensis* (Dinophyceae) hypnozygotes. *Journal of Phycology*, 16, 166-172.
- Anderson**, D.M., 1997. Bloom dynamics of toxic *Alexandrium* species in the northeastern U.S. *Limnology and Oceanography*, 42(5, part2), 1009-1022.
- Anderson**, D.M., **Aubrey**, D.G., **Tyler**, M.A., **Coats**, D.W., 1982. Vertical and horizontal distribution of dinoflagellate cysts in sediments. *Limnology and Oceanography*, 27 (4), 757-765.

- Anderson**, D.M., **Coasts**, D.W., **Tyler**, M.A., 1985a. Encystment of the dinoflagellate *Gyrodinium uncatenum*: temperature and nutrient effects. *Journal of Phycology*, 21, 200-206.
- Anderson**, D.M., **Keafer**, B.A., 1987. An endogenous annual clock in the toxic marine dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis*. *Nature*, 325, 616-617.
- Anderson**, D.M., **Lively**, J.J., **Reardon**, E.M., **Price**, C.A., 1985b. Sinking characteristics of dinoflagellate cysts. *Limnology and Oceanography*, 30 (5), 1000-1009.
- Anderson**, D.M., **Taylor**, C.D., **Armbrust**, E.V., 1987. The effects of darkness and anaerobiosis on dinoflagellate cyst germination. *Limnology and Oceanography*, 32 (2), 340-351.
- Anderson**, D.M., **Wall**, D., 1978. Potential importance of benthic cysts of *Gonyaulax tamarensis* and *G. excavata* in initiating toxic dinoflagellate blooms. *Journal of Phycology*, 14, 224-234.
- Berkenbusch**, K., **Rowden**, A.A., 1999. Factors influencing sediment turnover by the burrowing ghost shrimp *Callianassa filholi* (Decapoda: Thalassinidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 238, 283-292.
- Binder**, B.J., **Anderson**, D.M., 1986. Green light-mediated photomorphogenesis in a dinoflagellate resting cyst. *Nature*, 322, 659-661.
- Binder**, B.J., **Anderson**, D.M., 1987. Physiological and environmental control of germination in *Scrippsiella trochoidea* (Dinophyceae) resting cysts. *Journal of Phycology*, 23, 99– 107.

- Binder, B.J., Anderson, D.M.**, 1990. Biochemical composition and metabolic activity of *Scrippsiella trochoidea* (Dinophyceae) resting cysts. *Journal of Phycology*, 26, 289-298.
- Blanco, J.**, 1995. The distribution of dinoflagellate cysts along the Galician (NW Spain) coast. *Journal of Plankton Research*, 17, 283-302.
- Bolch, C.J., Blackburn, S.I., Cannon, J.A., Hallegraeff, G.M.**, 1991. The resting cyst of the red-tide dinoflagellate *Alexandrium minutum* (Dinophyceae). *Phycologia*, 30, 215-219.
- Bravo, I., Anderson, D.M.**, 1994. The effects of temperature, growth medium and darkness on excystment and growth of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* from northwest Spain. *Journal of Plankton Research*, 16, 513-525.
- Caron, A.**, 1991. Variations à moyenne échelle des structures démographiques de deux annélides polychètes (*Nereis virens*, *Nephtys caeca*) colonisant les zones intertidales sur la côte sud de l'estuaire maritime du St-Laurent, Québec. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Rimouski, 144p.
- Caron, A.**, 1995. Etude du partage des ressources par deux Annélides Polychètes, *Nereis virens* (Sars) et *Nephtys caeca* (Fabricius), dans les sédiments intertidaux de la rive sud de l'estuaire maritime du St Laurent. PhD thesis, Université du Québec à Rimouski, 256p.
- Caron, A., Desrosiers, G., Boucher, L., Retière, C.**, 1994. Population dynamics of the polychaete *Nephtys caeca* in an intertidal estuarine environment (Quebec, Canada). *Journal of Marine Biological Association of the U.K.*, 75 (4), 871-884.

- Caron, A., Desrosiers, G., Miron, G., Retière, C.**, 1996a. Comparison of spatial overlap the polychaetes *Nereis virens* and *Nephtys caeca* in two intertidal estuarine environments. *Marine Biology*, 124, 537-550.
- Caron, A., Desrosiers, G., Olive, P.J.W., Retière, C., Nozaïs, C.**, 2004. Comparaison de diet and feeding of two polychaetes, *Nephtys caeca* (Fabricius) and *Nereis virens* (Sars), in an estuarine intertidal environment in Québec, Canada. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 304, 225-242.
- Caron, A., Desrosiers, G., Retière, C., Brenot, S.**, 1996b. Occupation des sédiments par le polychète *Nephtys caeca* en conditions contrôlées. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences*, Paris, 319, 417– 423.
- Caron, A., Desrosiers, G., Retière, C., Hudier, E.**, 1993a. Comparaison démographique des populations de deux annélides polychètes selon l'orientation des baies dans l'estuaire du Saint-Laurent. *Oceanologica acta*, 16 (4), 403-412.
- Caron, A., Olivier, M., Desrosiers, G., Hudier, E., Côté, S., Koutitonsky, V.K., Miron, G., Retière, C.**, 1993b. Distribution spatiale d'une espèce benthique épitoque en zone intertidale : rôle de l'hydrodynamisme ? *Vie et milieu*, 43 (2-3), 85-93.
- Chapman, A.D., Pfiester, L.A.**, 1995. The effects of temperature, irradiance, and nitrogen on the encystment and growth of the freshwater dinoflagellates *Peridinium cinctum* and *P.willei* in culture (Dinophyceae). *Journal of Phycology*, 31, 355-359.
- Charrois, H.**, 1990. La bioturbation estivale des *Nereis* (*Neanthes*) *virens* (Sars) (Polychètes) adultes : perturbations sédimentaires. MSc thesis, Université du Québec à Rimouski, 146p.

- Clark**, R.B., 1962. Observations on the food of *Nephtys*. Limnology and Oceanography, 7, 380-385.
- Commito**, J.A., **Shrader**, P.B., 1985. Benthic community response to experimental additions of the polychaetes *Nereis virens*. Marine Biology, 86, 101-107.
- Creaser**, E.P., **Clifford**, D.A., **Hogan**, M.J., **Simpson**, D.B., 1983. A commercial sampling program for sandworm, *Nereis virens*, and bloodworm, *Glycera dibranchiata*, harvested along the Maine coast. NOAA National Marine Fisheries Service, Technical Report, U.S Department of Commerce, NMFS SSRF-7767, 1-57.
- Dale**, B., 1983. Dinoflagellate resting cysts: “benthic plankton”. In: Fryxell, G.A. (ed) Survival strategies of the algae. Cambridge University Press, Cambridge, pp.69-136.
- Davey**, J.T., 1994. The architecture of the burrow of *Nereis diversicolor* and its quantification in relation to sediment-water exchange. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 179, 115-129.
- Davis**, W.R., 1993. The role of bioturbation in sediment resuspension and its interaction with physical shearing. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 171, 187-200.
- Deschênes**, J., **Desrosiers**, G., **Ferron**, J., **Cloutier**, R., **Stora**, G., 2003. Variations in food utilisation and carbon sequestration by the polychaete *Nereis virens* under experimental conditions. Vie et milieu 53 (4), 171-178.
- Deschênes**, J., **Desrosiers**, G., **Ferron**, J., **Cloutier**, R., **Stora**, G., 2005. Environmental influence on activity levels and behavioural allocation in the polychaete *Nereis virens* (Sars). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 317, 203-212.

- Desrosiers, G., Brêthes, J.C.,** 1984. Etude bionomique de la communauté à *Macoma baltica* de la batture de Rimouski. Sciences et Techniques de l'Eau, 17, 25-30.
- Desrosiers, G., Caron, A., Olivier, M., Miron, G.,** 1994. Cycle de développement d'une population intertidale de *Nereis virens* (Polychaeta Nereidae) de l'estuaire maritime du Saint-Laurent. Oceanologica Acta, 17 (6), 683-695.
- Desrosiers, G., Olivier, M., Caron, A., Vincent, B.,** 1991a. Variations de la densité et de la croissance des recrues de l'annélide polychète *Nereis virens* (Sars), en zone intertidale. Canadian Journal of Zoology, 69, 560-566.
- Desrosiers, G., Olivier, M., Caron, A., Vincent, B., Koutitonsky, V., Coté, S.,** 1991b. Distribution spatiale des recrues de l'annélide polychète *Nereis virens* dans deux baies d'orientation différente. Données préliminaires et intérêts des travaux expérimentaux. Colloque « Acquisition de la vie benthique sous conditions contrôlées : Utilisation des enceintes expérimentales ». Programme National sur le Déterminisme du recrutement. Dinard 12-13, 21-25.
- Eckman, J.E., Nowell, A.R.M., Jumars, P.A.,** 1981. Sediment destabilisation by animal tubes. Journal of Marine Research, 39, 361–374.
- Evans, S.M., Cram, A., Rogers, F.,** 1974. Spontaneous activity and responses to stimulation in the polychaete *Nereis diversicolor* (O.F. Müller). Marine Behaviour and Physiology, 3, 35-38.
- Fauchald, K.P., Jumars, A.,** 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. Oceanogr. Marine Biology, Annual Revue, 17, 193-284.

- Fauchald, K., Rouse, G.**, 1997. Polychaete systematics: past and present. *Zoologica Scripta*, 26 (2), 71-138.
- Fensome, R.A., Taylor, F. J. R., Norris, G., Sarjeant, W.A.S., Wharton, D.I., Williams, G.L.**, 1993. A classification of living and fossil dinoflagellates. *Micropaleontology Special Publication Number 7*. New York: American Museum of Natural History.
- François, F.**, 1999. Mise au point d'un nouveau modèle de bioturbation pour une approche fonctionnelle du remaniement sédimentaire lié à l'activité des communautés macrobenthiques. Thèse de doctorat. Université de la Méditerranée Aix-Marseille II, 110p.
- François, F., Dalègre, K., Gilbert, F., Stora, G.**, 1999. Variabilité spécifique à l'intérieur des groupes fonctionnels. Etude du remaniement sédimentaire de deux bivalves *Veneridae*, *Ruditapes decussatus* et *Venerupis aurea*. Compte Rendu de l'Académie des Sciences, Paris, Sciences de la vie, 322, 339-345.
- François, F., Gerino, M., Stora, G., Durbec, J.P., Poggiale, J.C.**, 2002. Functional approach to sediment reworking by gallery-forming macrobenthic organisms: modeling and application with the polychaete *Nereis diversicolor*. *Marine Ecology Progress Series*, 229, 127-136.
- François, F., Poggiale, J.C., Durbec, J.P., Stora, G.**, 1997. A new approach for the modelling of sediment reworking induced by a macrobenthic community. *Acta Biotheoretica*, 45, 295-319.
- François, F., Poggiale, J.-C., Durbec, J.-P., Stora, G.**, 2001. A new model of bioturbation for a functional approach to sediment reworking resulting from macrobenthic

- communities. In: Aller, J.Y., Woodin, S.A., Aller, R.C. (Eds.), Organism-Sediment Interactions. The Belle W. Baruch Library in Marine Science, vol. 21. University of South Carolina Press, Columbia, pp. 73–86.
- Garcès, E., Bravo, I., Vila, M., Figueroa, R.I., Maso, M., Sampedro, N.**, 2004. Relationship between vegetative cells and cyst production during *Alexandrium minutum* bloom in Arenys de Mar harbour (NW Mediterranean). *Journal of Plankton Research*, 26 (6), 637-645.
- Gérino, M., Aller, R., Lee, C., Cochran, J.K., Aller, J., Green, M., Hirschberg, D.**, 1998. Comparaison of different tracers and method used to quantify bioturbation during a spring bloom: ^{234}Th , luminophores and chlorophyll *a*. *Estuarine and Coastal Shelf Science*, 46 (4), 531-549.
- Giangrande, A., Montresor, M., Cavallo, A., Licciano, M.**, 2002. Influence of *Naineris laevigata* (Polychaeta: *Orbiniidae*) on vertical grain size distribution, and dinoflagellate resting stages in the sediment. *Journal of Sea Research*, 47, 97-108.
- Gilbert, F., Hulth, S., Strömberg, N., Ringdahl, K., Poggiale, J.C.**, 2003. 2-D optical quantification of particle reworking activities in marine surface sediments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 285-286, 251-263.
- Grant, W.D., Boyer, L.F., Sandford, L.P.**, 1982. The effects of bioturbation on the initiation of motion of intertidal sands. *Journal of Marine Research*, 40 (3), 659-677.
- Grossi, V., Caradec, S., Gilbert, F.**, 2003. Burial and reactivity of sedimentary microalgal lipids in bioturbated Mediterranean coastal sediments. *Marine Chemistry*, 81, 57-69.

- Head, M.J.**, 1996. Modern dinoflagellate cysts and their biological affinities. In: Jansonius, J., McGregor, D.C. (Eds.), Palynology: principles and applications. AASPF, 3, pp. 1197-1248.
- Houel, S.**, 1998. Caractérisation de la composition chimique du mucus du polychète *Nereis virens* (Sars) et effets des terriers du polychète sur la distribution spatiale du carbone organique sédimentaire. MSc thesis (Oceanography), Université du Québec à Rimouski, 147p.
- Huettel, M., Ziebis, W., Forster, S.**, 1996. Flow-induced uptake of particulate matter in permeable sediments. Limnology and Oceanography, 41, 309-322.
- Hulthe, G., Hulth, S., Hall, P.O.J.**, 1998. Effect of oxygen on degradation rate of refractory and labile organic matter in continental margin sediments. Geochimica et Cosmochimica Acta, 62, 1319– 1328.
- Ichimi, I., Montani, S.**, 2001. Effects of deposit feeder ingestion on the survival and germination of marine flagellate cysts. Fisheries Sciences, 67, 1178-1180.
- Keafer, B.A., Buesseler, K.O., Anderson, D.M.**, 1992. Burial of living dinoflagellate cysts in estuarine and nearshore sediments. Marine Micropaleontology, 20, 147-161.
- Kokinos, J.P., Anderson, D.M.**, 1995. Morphological development of resting cysts in cultures of the marine dinoflagellate *Lingulodium polyedrum* (= *L. machaerophorum*). Palynology, 29, 143-166.
- Kremp, A., Anderson, D.A.**, 2000. Factors regulating germination of resting cysts of the spring bloom dinoflagellate *Scrippsiella hangoei* from the northern Baltic Sea. Journal of Plankton Research, 22, 1311 – 1327.

- Kremp, A., Shull, D.H., Anderson, D.M.**, 2003. Effects of deposit-feeder gut passage and fecal pellet encapsulation on germination of dinoflagellate resting cysts. *Marine Biology Progress Series*, 263, 65-73.
- Kristensen, E., Blackburn, T.H.**, 1987. The fate of organic carbon and nitrogen in experimental marine sediment systems: influence of bioturbation and anoxia. *Journal of Marine Research*, 45, 231–257.
- Kristensen, E., Holmer, M.**, 2001. Decomposition of plant materials in marine sediment exposed to different electron acceptors (O_2 , NO_3^- and SO_4^{2-}), with emphasis on substrate origin, degradation kinetics, and the role of bioturbation. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 65, 419–433.
- Kristensen, E., Jansen, M.H., Anderson, J.K.**, 1985. The impact of Polychaete (*Nereis virens* Sars) burrows on nitrification and nitrate reduction in estuarine sediments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 85, 75-91.
- Lambert, R.**, 1986. Etude de la territorialité chez *Nereis diversicolor*: approche méthodologique. D.E.A., Université de Rennes I, France, 37p.
- Madsen, S.D., Forbes, T.L., Forbes, V.E.**, 1997. Particles mixing by the polychaete *Capitella* species 1: coupling fate and effect of the particle-bound organic contaminant (fluoranthene) in a marine sediment. *Marine Ecology Progress Series*, 147, 129-142.
- Michaud, E., Desrosiers, G., Long, B., De Montety, L. and 5 others**, 2003. Use of axial tomography to follow temporal changes of benthic communities in an unstable

- sedimentary environment (Baie des Ha! Ha!, Saguenay Fjord). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 285-286, 265-282.
- Michaud, E., Desrosiers, G., Mermilliod-Blondin, F., Sundby, B., Stora, G.**, 2005. The functional group approach to bioturbation: The effects of biodiffusers and gallery-diffusers of the *Macoma balthica* community on sediment oxygen uptake. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 326 (1), 77-88.
- Miron, G.**, 1988. Distributions et variations intra-population de trois espèces de polychètes de la baie de l'Anse à l'Orignal, Parc du Bic. Mémoire de maîtrise. Université du Québec à Rimouski, 191p.
- Miron, G.**, 1991. Définition et description du domaine vital et biologie comportementale chez le polychète *Nereis virens* (Sars). Thèse de doctorat. Université du Québec à Rimouski.
- Miron, G., Desrosiers, G.**, 1990. Distributions and population structures of two estuarine polychaetes in the lower St. Lawrence Estuary, with special reference to environmental factors. *Marine Biology*, 105, 297-306.
- Miron, G., Desrosiers, G., Retière, C., Lambert, R.**, 1991a. Dispersion and prospecting behaviour of the polychaete *Nereis virens* (Sars) as a function of density. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 145, 65-77.
- Miron, G., Desrosiers, G., Retière, C., Lambert, R.**, 1991b. Evolution spatio-temporelle du réseau de galeries chez le polychète *Nereis virens* (Sars) en relation avec la densité. *Canadian Journal of Zoology*, 69 (1), 39– 42.

- Miron, G., Desrosiers, G., Retière, C., Masson, S.**, 1992. Variations in time budget of the polychaete *Nereis virens* as a function of density and acclimatation after introduction to a new burrow. *Marine Biology*, 114, 41-48.
- Nehring, S., Jensen, P., Lorenzen, S.**, 1990. Tube-dwelling nematodes: tube construction and possible ecological effects on sediment-water interfaces. *Marine Ecology Progress Series*, 64, 123-128.
- Nuzzo, L., Montresor, M.**, 1999. Different excystment patterns in two calcareous cyst-producing species of the dinoflagellate genus *Scrippsiella*. *Journal of Plankton Research*, 21, 2009– 2018.
- Olive, P.J.W., Bentley, M.G., Wright, N.H., Morgan, P.J.**, 1985. Reproductive energetics, endocrinology and population dynamics of *Nephrys caeca* and *N. hombergi*. *Marine Biology*, 88, 235-246.
- Olive, P.J.W., Fletcher, J., Rees, S.W., Desrosiers, G.**, 1997. Interactions of environmental temperature with photoperiod in determining age at maturity in a semelparous polychaete *Nereis (Neanthes) virens* Sars. *Journal of Thermal Biology*, 22 (6), 489-497.
- Olivier, M.**, 1990. Aperçu du recrutement larvaire benthique et de la première saison de croissance de quatre espèces de la zone intertidale de l'Anse à l'Orignal (Bic), Annelida, Polychaeta : *Nereis virens* (Sars) et *Eteone longa* (Fabricius), Bivalvia, Lamellibranchia : *Macoma balthica* (Linné) et *Mya arenaria* (Linné). Mémoire de maîtrise. Université du Québec à Rimouski, 184p.

- Olivier, M., Desrosiers, G., Caron, A., Retière, C.**, 1996. Juvenile growth of the polychaete *Nereis virens* feeding on a range of marine vascular and macroalgal plant sources. *Marine Biology*, 125, 693-699.
- Olivier, M., Desrosiers, G., Retière, C., Brêthes, J.C.**, 1993. Variations spatio-temporelles de l'alimentation du polychète *Nereis virens* (Sars) en zone intertidale (Estuaire maritime du St-Laurent, Québec). *Vie et Milieu*, 43, 1-12.
- Ouellette, D., Desrosiers, G., Gagné, J.P., Gilbert, F., Poggiale, J.C., Blier, P.U., Stora, G.**, 2004. Effects of temperature on in vitro sediment reworking processes by a gallery biodiffusor, the polychaete *Neanthes virens*. *Marine Ecology Progress Series*, 266, 185-193.
- Persson, A., Rosenberg, R.**, 2003. Impact of grazing and bioturbation of marine benthic deposit feeders on dinoflagellate cysts. *Harmful Algae*, 2, 43– 50.
- Pfiester, L.A., Anderson, D.M.**, 1987. Dinoflagellate reproduction. In: Taylor, F.J.R. (Eds.), *The biology of dinoflagellates*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 611-648.
- Qi, Y., Chen, J., Wang, Z., Xu, N., Wang, Y., Shen, P., Lu, S., Hodgkiss, I.J.**, 2004. Some observations on harmful algal bloom (HAB) events along the coast of Guangdong, southern China in 1998. *Hydrobiologia*, 512, 209-214.
- Reise, K.**, 2002. Sediment mediated species interactions in coastal waters. *Journal of Sea Research*, 48, 127-141.
- Rengefors, K., Anderson, D.M.**, 1998. Environmental and endogenous regulation of cyst germination in two fresh-water dinoflagellates. *Journal of Phycology*, 34, 568-577.

- Sgrosso, S., Esposito, F., Montresor, M.**, 2001. Temperature and daylength regulate encystment in calcareous cyst-forming dinoflagellates. *Marine Ecology Progress Series*, 211, 77-87.
- Smith, C.R., Jumars, P.A., DeMaster, D.J.**, 1986. *In situ* studies of megafaunal mounds indicate rapid sediment turnover and community response at the deep-sea floor. *Nature*, 323, 251– 253.
- Solan, M., Wigham, B.D., Hudson, I.R., Kennedy, R., Coulon, C.H., Norling, K., Nilsson, H.C., Rosenberg, R.**, 2004. *In situ* quantification of bioturbation using time-lapse fluorescent sediment profile imaging (f-SPI), luminophore tracers and model simulation. *Marine Ecology Progress Series*, 271, 1-12.
- Suchanek, T.H., Colin, P.L.**, 1986. Rates and effects of bioturbation by invertebrates and fishes at Enewetak and Bikini Atolls. *Bulletin of Marine Science*, 38 (1), 25-34.
- Suchanek, T.H., Colin, P.L., McMurtry, G.M., Suchanek, C.S.**, 1986. Bioturbation and redistribution of sediment radionuclides in Enewetak Atoll lagoon by callianassid shrimp: biological aspects. *Bulletin of Marine Science*, 38, 144-154.
- Tita, G., Desrosiers, G., Vincx, M., Nozaïs, C.**, 2000. Predation and sediment disturbance effects of the intertidal polychaete *Nereis virens* (Sars) on associated meiofaunal assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 243, 261-282.
- Tsujino, M., Kamiyama, T., Uchida, T., Yamaguchi, M., Itakura, S.**, 2002. Abundance and germination capability of resting cysts of *Alexandrium* spp. (Dinophyceae) from faecal pellets of macrobenthic organisms. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 271 (1), 1-7.

- Tsujino, M., Uchida, T.**, 2004. Fate of resting cysts of *Alexandrium* spp. ingested by *Perinereis nuntia* (Polychaeta) and *Theola fragilis* (Mollusca). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 303 (1), 1-10.
- Wang, Z., Matsuoka, K., Qi, Y., Chen, J., Lu, S.**, 2004a. Dinoflagellate cyst records in recent sediments from Daya Bay, South China Sea. *Phycological Research*, 52, 396-407.
- Wang, Z., Qi, Y., Lu, S., Wang, Y., Matsuoka, K.**, 2004b. Seasonal distribution of dinoflagellate resting cysts in surface sediments from Changjiang River Estuary. *Phycology Research*, 52, 387-395.
- Wilson, J.W.H.**, 1981. Sediment-mediated interactions in a densely populated infaunal assemblage: the effects of the polychaete *Abarenicola pacifica*. *Journal of Marine Research*, 39, 735-748.