

UNIVERSITÉ DE NANTES
FACULTÉ DES SCIENCES ET DES TECHNIQUES

ÉCOLE DOCTORALE VENAM

Année 2013

**FONDEMENTS DE LA GESTION DE LA PÊCHE À PIED SUR LES VASIÈRES DU GOIS
(CÔTE ATLANTIQUE FRANÇAISE)**

THÈSE DE DOCTORAT

Discipline : Biologie des populations et écologie

Spécialité : Écosystèmes

*Présentée
et soutenue publiquement par*

Inna BOLDINA

Le 25 octobre 2013, devant le jury ci-dessous

Président	Jean-Pierre BEURIER, Professeur émérite, Université de Nantes
Rapporteurs	Johan VAN DE KOPPEL, Chercheur, Royal Netherlands Institute of Sea Research Xavier DE MONTADOUIN, Maître de conférences, Université Bordeaux I
Examineurs	Stelios KATSANEVAKIS, Chercheur, European Commission, Italie Jean-Pierre BEURIER, Professeur émérite, Université de Nantes
	<i>Membres invités:</i> Philippe GLIZE, SMIDAP Céline CHADENAS, Maître de conférences, Université de Nantes

Directeurs de thèse : Peter G. Beninger, Professeur, Université de Nantes

Patrice Guillotreau, Professeur, Université de Nantes

UNIVERSITÉ DE NANTES
FACULTÉ DES SCIENCES ET DES TECHNIQUES

ÉCOLE DOCTORALE VENAM

Année 2013

**FONDEMENTS DE LA GESTION DE LA PÊCHE À PIED SUR LES VASIÈRES DU GOIS
(CÔTE ATLANTIQUE FRANÇAISE)**

THÈSE DE DOCTORAT

Discipline : Biologie des populations et écologie

Spécialité : Ecosystèmes

Présentée

et soutenue publiquement par

Inna BOLDINA

Le 25 octobre 2013, devant le jury ci-dessous

Président Jean-Pierre BEURIER, Professeur émérite, Université de Nantes
Rapporteurs Johan VAN DE KOPPEL, Chercheur, Royal Netherlands Institute of Sea Research
Xavier DE MONTADOUIN, Maître de conférence, Université Bordeaux I
Examineurs Stelios KATSANEVAKIS, Chercheur, European Commission
Jean-Pierre BEURIER, Professeur émérite, Université de Nantes
Membres invités: Philippe GLIZE, SMIDAP
Céline CHADENAS, Maître de conférences, Université de Nantes

Directeurs de thèse : Peter G. Beninger, Professeur, Université de Nantes

Patrice Guillotreau, Professeur, Université de Nantes

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à exprimer ma plus profonde gratitude à mon directeur de thèse, le Professeur Peter Beninger. Ces années de travail à vos côtés furent un vrai et grand plaisir. J'ai pu apprécier votre grande compétence scientifique et vos connaissances encyclopédiques dans tant de domaines complètement différents. Et comment ne pas reconnaître vos immenses qualités humaines, votre disponibilité et votre ouverture aux autres ?! Vous avez toujours été présent pour moi et pour beaucoup d'autres, vous m'avez appris tant de choses. Vous m'avez encouragée à persévérer dans les difficultés. Vous m'avez accordé votre confiance quand j'ai voulu me lancer sur un terrain inconnu, vous m'avez accompagnée dans de nombreuses sorties sur le terrain (les prélèvements que l'on a fait ensemble sur la vasière pendant les mois d'hiver par un vent glacial restent parmi mes souvenirs les plus forts !), bref, vous avez été mon directeur de thèse... et le meilleur que l'on puisse imaginer. Je ne trouverai jamais les mots qui conviennent pour vous exprimer ma gratitude et je souhaite que notre collaboration scientifique ne s'arrête pas avec la fin de ma thèse. Bientôt, vous ne serez plus mon directeur de thèse, mais vous serez toujours mon mentor.

Je souhaite remercier tout particulièrement mon co-directeur de thèse, le Professeur Patrice Guillotreau, qui m'a guidée sur un terrain qui m'était étranger: l'économie. Je vous remercie pour votre disponibilité sans faille, votre patience et votre bienveillance.

Je remercie le Professeur Jean-Pierre Beurier pour son aide et ses conseils lors du travail sur l'article juridique. Le cours de Master 2 sur le droit de la mer m'a permis d'avoir une vision nouvelle sur ce domaine. Votre talent à enseigner est capable d'insuffler de la vie aux sujets les plus rébarbatifs.

Je voudrais exprimer ma reconnaissance à Xavier De Montadouin, qui m'a si gentiment accueillie dans son laboratoire pour m'apprendre la taxonomie des trématodes malgré son emploi du temps chargé.

Je tiens particulièrement à remercier Philippe Glize pour sa présence indéfectible à nos côtés.

Merci à Céline Chadenas et Marie Foucart pour l'intérêt qu'elles ont porté à mon travail et pour leurs conseils.

Je suis très reconnaissante à Philipe Rosa et Odile Aumaille pour leur aide sur le terrain et au laboratoire, pour leur disponibilité et leur bienveillance.

Merci à SMIDAP et à la région Pays de la Loire pour leur soutien et leur confiance en nous.

Et comment ne pas mentionner Christophe Hery, pêcheur professionnel, qui, par tout temps mais toujours avec un sourire, nous a amené en bateau lors de nos sorties sur le terrain. Il m'a fait découvrir le monde de la pêche à pied professionnelle vue de celui qui en vit. Il m'a montré la vasière et sa vie d'une façon qu'il m'aurait fallu des années à découvrir sans lui.

Je remercie également toute l'équipe Eco du groupe MMS de l'université de Nantes pour l'ambiance chaleureuse et amicale qui y règne.

Mes remerciements les plus profonds et sincères à Claudine. Tu as toujours été présente quand j'avais besoin de toi. Tu savais écouter et soutenir d'un simple geste mais toujours vrai. Sans toi il m'aurait été beaucoup plus difficile de réaliser ce travail. Merci à Georges pour son amour, son soutien, nos rires, nos discussions et nos ballades avec Laïka.

Résumé

L'objectif de cette thèse est d'établir les bases permettant d'appréhender l'impact éventuel de la pêche à pied (PAP) sur l'écosystème de la vasière intertidale, ainsi que l'importance économique de la PAP, en utilisant une approche écosystémique. Cette thèse comporte trois volets: juridique, incluant une synthèse du cadre juridique national et régional de la PAP, écologique et économique.

L'impact de la PAP récréative a été étudié sur un écosystème où cette activité est pratiquée depuis plusieurs décennies. Trois composantes biotiques majeures ont été analysées : les bivalves ciblés par la PAP (*Cerastoderma edule* et *Venerupis philippinarum*), la macrofaune non ciblée par la PAP et la méiofaune. Les méthodes géostatistiques ont été utilisées pour évaluer l'impact de la PAP sur la distribution spatiale des organismes appartenant aux différents groupes taxonomiques. Des approches méthodologiques « non classiques » ont été utilisées pour détecter la présence éventuelle d'indicateurs temporels et spatiaux de changement de régime de l'écosystème.

Le surplus économique qu'engendre la PAP récréative sur le Gois a été évalué selon la méthode des coûts de transport.

Les résultats de cette étude fournissent des bases pour l'élaboration d'une gestion durable de la PAP au Gois, et permettent une meilleure compréhension des enjeux écologiques et économiques de ce site exceptionnel.

Mots clés: pêche à pied, distribution spatiale, méthode de coût de transport

Abstract

The objective of this thesis is to establish the foundations for understanding the potential impact of clam fishing on the intertidal mudflat ecosystem as well as its economical importance, using an ecosystem approach. This thesis has three parts: the legal component including the synthesis of national and regional clam fishing legal framework, ecological and economical parts.

The ecosystem where the recreational clam fishing has been practiced for several decades was studied to evaluate the eventual impact of this activity. Three major biotic components were analyzed: bivalves targeted by the clam fishing (*Cerastoderma edule* and *Venerupis philippinarum*), the non-targeted macrofauna and meiofauna. Geostatistical methods were used to assess the impact of the clam fishing on the spatial distribution of organisms belonging to different taxonomic groups. "Non-traditional" methodological approaches have been used to detect the presence of spatial and temporal indicators of regime shift in this ecosystem.

The economic surplus generated by recreational clam fishing on Gois site was calculated with the travel cost method.

The results of this study provide a basis for sustainable management of the clam fishing at Gois site, and allow a better understanding of the environmental and economical issues of this exceptional site.

Keywords: Clam fishing, spatial distribution, travel cost method

Table des matières

PREMIER CHAPITRE: INTRODUCTION GENERALE.....	1
1. SITUATION DU PROBLÈME DES EFFETS DE LA PÊCHE SUR LES ESPÈCES EXPLOITÉES ET SUR L'ÉCOSYSTÈME	3
1.1. Effets de la pêche sur les espèces ciblées.....	3
1.2. Effets de la pêche sur l'écosystème.....	4
1.2.1. Approche écosystémique de la gestion des pêches	4
1.2.2. Impact mécanique de la pêche sur l'écosystème.....	5
1.3. Impact de la pêche à pied (PAP) sur les vasières.....	6
1.3.1. Situation du problème	6
1.3.2. Contexte historique de la pêche à pied en France et situation actuelle	8
2. OBJECTIFS ET INTÉRÊTS DE L'ÉTUDE	9
SECOND CHAPITRE : SYNTHÈSE DU CADRE JURIDIQUE DE LA PÊCHE À PIED ..	13
1. ABSTRACT	15
1.1. Legal framework	15
1.2. Legal definition of clam fishing.....	15
1.3. Recreational clam fishing.....	16
1.4. Professional clam fishing	16
1.5. Resource management and conservation	17
1.5.1. European fisheries regulation.....	17
1.5.2. French legislation	17
1.5.3. Supplementary regional legislation.....	18
2. INTRODUCTION.....	19
2.1. Historique	19
2.2. Définition de la pêche à pied.....	20
2.3. La pêche à pied de loisir.....	21
2.4. La pêche à pied professionnelle	22
3. GESTION ET CONSERVATION DE LA RESSOURCE	24
3.1. Législation européenne	24
3.2. Législation française	25
3.2.1. Salubrité des coquillages.....	26
3.2.2. Tailles minimales	29
3.3. Dispositions réglementaires complémentaires régionales.....	31

3.3.1. Loire-Atlantique	31
A. Mise en place des licences et des timbres	31
B. Création d'une licence pour le gisement de la Baule	31
C. Création d'une licence pour tous les gisement de Loire-Atlantique et création des timbres	32
D. Création de timbres supplémentaires et création d'une licence spéciale pour la pêche des huîtres	33
E. Les pièces administratives nécessaires pour pouvoir exercer la pêche à pied professionnelle en Loire-Atlantique en 2010.	34
F. Modalités d'attribution des licences et des timbres.	35
G. Réglementation en vigueur spécifique pour la Loire-Atlantique	36
3.3.2. Vendée.....	37
3.3.3. Bretagne	39
4. CONCLUSION	40
5. TEXTES DE RÉFÉRENCE.....	40
Directives communautaires	40
Dispositions nationales.....	42
Dispositions locales.....	46
Loire-Atlantique	46
Vendée.....	47
Bretagne	48
TROISIÈME CHAPITRE : CONTEXTE D'ÉTUDE	53
1. RENFORCEMENT DES PRATIQUES STATISTIQUES EN ÉCOLOGIE MARINE .	55
1.1. Résumé	55
1.2. Abstract	56
1.3. Introduction	56
1.4. Epistemological fundamentals	58
1.4.1. Reasoned judgment vs blinkered mechanics.....	58
1.4.2. Observational vs experimental studies.....	59
1.4.3. Hypothesis testing vs significance testing.....	59
1.5. Problems encountered with null hypothesis significance testing (NHST).....	61
1.5.1. Criticism of NHST	61
1.5.2. α levels and P-values.....	62
1.5.3. Misinterpretation of P-values	63

A. Statistical significance.....	64
B. Statistical non-significance.....	65
C. Multiple comparisons	67
1.5.4. What about β ?.....	69
1.5.5. The expanding role of confidence intervals (CI)	71
1.5.6. A fresh start for Fisher?.....	73
1.5.7. Final word of caution: the P-value Achilles heel	74
1.6. Alternate approaches to investigation and data analysis.....	75
1.6.1. Likelihood analysis	76
1.6.2. Information-theoretic analysis.....	77
1.6.3. Bayesian analysis	78
1.7. Classical and alternate approaches: informed use is critical	80
1.8. The crucial role of editors and reviewers	81
1.8.1. Study replication	81
1.8.2. Systematic publication bias.....	82
1.8.3. Statistical overkill.....	82
1.8.4. The roles of statisticians.....	83
1.9. Conclusion.....	84
1.10. Acknowledgments.....	85
2. BRÈVE DESCRIPTION DES MÉTHODES STATISTIQUES DE SÉRIES TEMPORELLES UTILISÉES DANS L'ÉTUDE	85
3. LES SITES D'ÉTUDE.....	88
3.1. Introduction – the problem of replication	88
3.2. Introduction – le problème de la réplication	89
3.3. Situation géographique et fréquentation	91
3.4. Caractéristiques abiotiques.....	93
4. MÉTHODE ET RYTHME D'ECHANTILLONAGE	93
QUATRIÈME CHAPITRE : BIVALVES CIBLÉS PAR LA PAP.....	95
1. CONTEXTE DES TRAVAUX : IMPORTANCE DE LA DISTRIBUTION SPATIALE DES COMPARTIMENTS ÉCOLOGIQUES	97
2. DISTRIBUTION SPATIALE DE <i>CERASTODERMA EDULE</i> SUR LES DEUX SITES D'ÉTUDE.....	98
2.1. Résumé	98

2.2. Abstract	101
2.3. Introduction	102
2.4. Materials and methods	103
2.4.1. Description of the study locations.....	103
2.4.2. Sampling dates	104
2.4.3. Sampling strategy	105
2.4.4. Statistical analysis	106
2.5. Results	109
2.5.1. Cohorts	109
2.5.2. Isotropy.....	110
2.5.3. Characteristics of spatial distribution - non-impacted site	110
2.5.4. Characteristics of spatial distribution — impacted site.....	111
2.5.5. Temporal stability of spatial characteristics.....	113
2.5.6. Relationship between adults and juveniles.....	114
2.6. Discussion	115
2.6.1. Type of spatial distribution	115
2.6.2. Temporal stability of spatial characteristics.....	115
2.6.3. Influence of fishing pressure on <i>C. edule</i> spatial distribution.....	115
2.6.4. Relationship between adults and juveniles at the impacted site.....	117
2.6.5. Importance of fine-scale spatial distribution in ecological studies of the mudflat habitat.....	118
2.7. Acknowledgments.....	119
3. DISTRIBUTION SPATIALE DE <i>VENERUPIS PHILIPPINARUM</i> SUR LES DEUX SITES D'ÉTUDE.....	119
3.1. Matériels et méthodes.....	119
3.1.1. Dates de prélèvement et technique d'échantillonnage	119
3.1.2. Analyses statistiques	119
3.2. Résultats	120
3.2.1. La structure démographique de <i>V. philippinarum</i>	120
3.2.2. Caractéristiques spatiales. Témoin.....	121
3.2.3. Caractéristiques spatiales. Gois.....	122
3.3. Discussion	123
4. EFFETS DE LA PAP SUR L'ÉTAT PARASITAIRE.....	123
4.1. Abstract	123

4.2. Introduction	125
4.3. Matériels et méthodes.....	126
4.3.1. Identification des espèces de trématodes digènes	126
4.3.2. Suivi temporel de l'abondance des principales espèces de trématodes	127
4.4. Résultats	128
4.4.1. Identification des espèces de trématodes digènes	128
4.4.2. Prévalence des trématodes digènes	132
4.4.3. Abondance de <i>H. quissetensis</i> et <i>M. minutus</i>	133
4.4.3.1. Autocorrélation.....	133
4.4.3.2 Analyse en ondelette des données d'abondance.	135
4.4.3.3. Comparaison des valeurs moyennes de l'abondance de <i>H. quissetensis</i> et <i>M. minutus</i> entre les deux sites d'étude	138
4.4.3.4. Corrélation croisée	138
4.5. Discussion	139
5. EFFETS DE LA PAP SUR L'ALLOMÉTRIE.....	141
5.1. Abstract	141
5.2. Introduction	142
5.2.1. Data deviation from the power law	143
5.2.2. Error structure and back-transformation of log data values.....	143
5.2.3. Dependence structure of data	144
5.2.4. Copula-based regression	144
5.2.5. Case study: Allometric modeling of <i>Cerastoderma edule</i> and <i>Venerupis philippinarum</i>	146
5.3. Material and methods	146
5.3.1. Statistical analysis	147
Definition of error structure and verification of regression assumptions.....	147
Copula-based regression	147
5.4. Results	149
5.4.1. Error structure	149
5.4.2. Choice of copula - based models.....	151
5.5. Discussion	155
6. EFFETS DE LA PAP SUR LES CYCLES REPRODUCTEURS.....	157
6.1. Introduction	157
6.2. Matériel et méthodes	159

6.2.1. Protocole histologique.....	159
6.2.2. Mise au point de la coloration pour <i>Cerastoderma edule</i>	162
6.3. Résultats	162
6.3.1. Homogénéité de la gonade	162
6.3.2. Constance d'emplacement.....	163
6.3.3. Synchronicité.....	165
6.4. Discussion	166
CINQUIÈME CHAPITRE : EFFET DE LA PAP SUR LA DISTRIBUTION SPATIALE DE LA MÉIOFAUNE	171
1. Résumé.....	173
2. ABSTRACT	175
3. INTRODUCTION.....	176
4. MATERIALS AND METHODS	177
4.1. Study locations and sampling dates	177
4.2. Sampling strategy	179
4.3. Extraction - identification.....	181
4.4. Statistical analysis	181
5. RESULTS.....	184
5.1. Characteristics of nematode spatial distribution	184
5.2. Characteristics of copepod spatial distribution	187
6. DISCUSSION	188
6.1. Non-impacted site	188
6.2. Impacted site	189
6.3. Implications for sampling in meiofaunal studies	191
6.4. Effect of fishing on meiofauna spatial distribution.....	191
7. ACKNOWLEDGEMENTS	192
SIXIÈME CHAPITRE : IMPACT DE LA PAP SUR LA MACROFAUNE NON CIBLÉE.....	193
1. L'IMPACT DE LA PAP SUR L'ABONDANCE DE LA MACROFAUNE NON CIBLÉE. SÉRIES TEMPORELLES	195
1.1. ABSTRACT	195
1.2. INTRODUCTION.....	196
1.3. MATÉRIELS ET MÉTHODES.....	196
1.3.1. Échantillonnage.....	196
1.3.2. Traitement des échantillons sédimentaires.....	197

1.3.3. Analyse statistique.....	198
A. Approche de groupes fonctionnels	199
B. Approche par caractéristiques biologiques et calcul de l'indice de diversité fonctionnelle.....	200
1.4. Résultats	202
1.4.1. Séries temporelles	202
1.4.2. Indice d'entropie quadratique de Rao	207
1.5. Conclusion.....	208
2. THE SPATIAL DISTRIBUTION OF <i>ARENICOLA MARINA</i>	209
2.1. Abstract	209
2.2. Introduction	210
2.3. Materials and methods	211
2.3.1. Study locations and sampling dates	211
2.3.2. Sampling strategy	212
2.3.3. Statistical analysis	213
Second - order point pattern analysis	213
Spatial analysis on quadrat count data	215
Moran's <i>I</i> spatial autocorrelation analysis	216
Wavelet analysis.....	216
2.4. Results	217
2.4.1. Testing for spatial homogeneity of studied areas.....	217
2.4.2. Spatial point pattern analysis.....	218
Non-impacted site	218
Impacted site	219
2.4.3. Autocorrelation analyses for quadrat-count transformed data	220
Non-impacted site	220
Impacted site	220
2.4.4. Wavelet analyses for quadrat-count data	221
Non-impacted site	221
Impacted site	222
2.5. Discussion	223
2.6. Acknowledgements	224
SEPTIÈME CHAPITRE : ÉVALUATION ÉCONOMIQUE DE LA PÊCHE À PIED RÉCRÉATIVE SUR LE SITE DU GOIS.....	229

1. ABSTRACT	231
2. INTRODUCTION.....	232
3. PRESENTATION DE LA MCT	233
4. OBJECTIF ET METHODE	236
5. PRÉSENTATION DE L'ENQUÊTE.....	239
6. RÉSULTATS	239
6.1. Surplus moyen de consommateur	239
6.2. Profil sociologique des pêcheurs récréatifs	243
7. CONCLUSION	248
HUITIÈME CHAPITRE : CONCLUSION	251
1. CONCLUSION	251
2. THESIS EXPLOITATION TO DATE	255

Liste des tableaux

Table 3.1. A rogue's gallery of common classical statistical errors.....	75
Table 4.1. Summary of sampling dates and corresponding spatial characteristics at the two study sites in Bourgneuf Bay. Normal type = C2 cohort, bold type = C3 cohort.	106
Table 4.2. Error structure of the four data sets.	149
Table 4.3. Results of copula fitting for <i>C.edule</i> and <i>V. philippinarum</i>	151
Tableau 4.4. Renseignements sur le cycle reproducteur fournis par l'analyse histologique quantitative	158
Tableau 4.5. Tableau récapitulatif des outils quantitatifs applicables pour <i>C. edule</i> et <i>V. philippinarum</i> en fonction de la validité (+) ou non (-) des critères d'homogénéité, de synchronicité ou de constance anatomique de la gonade	168
Table 5.1. Characteristics of two investigated sites and sediments	179
Tableau 6.1. Caractéristiques et modalités choisies pour l'analyse de la diversité fonctionnelle.....	201
Tableau 7.1. Les paramètres de régression	240
Tableau 7.2. Résultats de la régression de Poisson tronquée avec les variables supplémentaires : sexe, âge, profession.	241
Tableau 7.3. Résultats de la régression de Poisson tronquée avec les variables multiples.....	242
Tableau 7.4. Le profil sociologique des pêcheurs récréatifs du site du Gois.....	244
Tableau 7.5. Résultats de test de khi-deux.	246

Liste des figures

Figure 3.1. Characteristics of Fisherian, Neyman–Pearson, and NHST approaches to evaluating differences.	61
Figure 3.2. Baie de Bourgneuf. Localisation des deux sites d'étude (http://www.geoportail.gouv.fr).....	91
Figure 3.3. Passage du Gois.....	92
Figure 4.1. Location of the two study sites in Bourgneuf Bay.	103
Figure 4.2. A. <i>Cerastoderma edule</i> , non-impacted site. Length-frequency distribution, December 2010–January 2011. B. <i>C. edule</i> , impacted site. Length-frequency distribution, April 2011.....	109
Figure 4.3. A. <i>Cerastoderma edule</i> . Bearing correlogram for distribution of C3 cohort at the non-impacted site using 15 equidistant classes, December 2010–January 2011. B. Bearing correlogram for distribution of C2 cohort at the impacted site using 12 equidistant classes. Black circles indicate significant positive correlation; gray circles indicate significant negative correlation, white circles indicate statistically non-significant correlation. April 2011.....	110
Figure 4.4. A. <i>C. edule</i> . All-directional spatial autocorrelogram for cockle densities using 15 equidistant classes. Non-impacted site, December 2010–January 2011. Data grouped for all transects. Statistically-significant values are represented by black circles. B. <i>C. edule</i> . All-directional spatial autocorrelogram for cockle densities using 10 distance classes with an equal numbers of observations. Non-impacted site, 18 August 2011. Significant values are represented by black circles, and non-significant values are represented by empty circles.	111
Figure 4.5. A. <i>C. edule</i> . All-directional spatial autocorrelogram for cockle densities using 12 equidistant classes. Impacted site, 7 April 2011. C2 cohort is presented by solid line and circles; C3 by dashed line and triangles. Significant values are represented by black symbols; non-significant values are represented by empty symbols. B. <i>C. edule</i> . All-directional spatial autocorrelogram for cockle densities using 12 equidistant classes. Impacted site, 2 and 3 May 2011. C2 cohort is represented by solid line and circles; C3 by dashed line and triangles. Significant values are represented black symbols, and non-significant values are represented by empty symbols. C. <i>C. edule</i> . All-directional spatial autocorrelogram for cockle densities using 9 equidistant classes, Impacted site, 19 August 2011. C2 cohort is	

represented by solid line and circles; C3 by dashed line and triangles. Significant values are represented by black symbols, and non-significant values are represented by empty symbols 112

Figure 4.6. Histogramme de fréquence de tailles de *V. philippinarum*. **A.** Site témoin
B. Gois 120

Figure 4.7. Témoin. *V. philippinarum*. Autocorrélogramme utilisant 10 classes équidistantes. Les points remplis représentent une autocorrélation statistiquement significative, les points vides représentent une autocorrélation non statistiquement significative 121

Figure 4.8. Gois. *V. philippinarum*. Autocorrélogramme utilisant 15 classes équidistantes. Les points remplis représentent une autocorrélation statistiquement significative, les points vides représentent une autocorrélation non statistiquement significative. 122

Figure 4.9. Ondelette dérivée sixième d'une Gaussienne 128

Figure 4.10. Sporocystes de *B. minimus*. 129

Figure 4.11. Kystes de métacercas de *H. quissetensis* dans les tissus du pied de la coque. **A.** Sous loupe binoculaire. **B.** Microscopie électronique à balayage 130

Figure 4.12. Les métacercas de *Meiogymnophallus minutus* dans les tissus de *C. edule*. 131

Figure 4.13. Prévalence moyenne (%) des espèces de trématodes recensées sur le site Témoin. 132

Figure 4.14. Prévalence moyenne (%) des espèces de trématodes recensées sur le site de Gois. 133

Figure 4.15. Autocorrélation des séries temporelles de l'abondance de *H. quissetensis* et *M. minutus* pour les deux sites d'études. La ligne rouge en pointillé représente le seuil de l'autocorrélation statistiquement significative à $p = 0.05$ (les coefficients de corrélation qui se trouvent en dehors de la ligne rouge, présentent une corrélation statistiquement significative). HT – *Himasthla* Témoin ; HG – *Himasthla* Gois ; MT – *Meiogymnophallus* Témoin, MG – *Meiogymnophallus* Gois. 134

Figure 4.16. Série temporelle de l'abondance de *Himasthla quissetensis* sur les deux sites d'étude. Les barres représentent les intervalles de confiance. La température mensuelle moyenne de l'eau est représentée par une ligne rouge. 135

Figure 4.17. Spectre en ondelettes des valeurs mensuelles moyennes de l'abondance de <i>H. quissetensis</i> . A. Témoin B. Gois. Pour la définition de la période, voir texte.	135
Figure 4.18. Spectre en ondelettes des valeurs mensuelles moyennes de température.....	136
Figure 4.19. Série temporelle de l'abondance de <i>Meiogymnophallus minutus</i> sur les deux sites d'étude. Les barres représentent les intervalles de confiance. La température mensuelle moyenne de l'eau est représentée par une ligne rouge.....	137
Figure 4.20. Spectre en ondelettes des valeurs mensuelles moyennes de l'abondance de <i>M. minutus</i> . A. Témoin B. Gois.	137
Figure 4.21. Corrélation croisée entre l'abondance de <i>H. quissetensis</i> et <i>M. minutus</i> , et la température moyenne mensuelle. La ligne rouge en pointillé représente le seuil d'autocorrélation statistiquement significative à $p = 0.05$. HT – <i>Himasthla</i> Témoin ; HG – <i>Himasthla</i> Gois ; MT – <i>Meiogymnophallus</i> Témoin, MG – <i>Meiogymnophallus</i> Gois.....	138
Figure 4.22. Residual dependence plots for <i>C.edule</i> and <i>V. philippinarum</i> with fitted loess curves (in red). A. <i>C.edule</i> . Impacted site. B. <i>C. edule</i> . Non-impacted site. C. <i>T. philippinarum</i> Impacted site. D. <i>V. philippinarum</i> Non-impacted site.....	151
Figure 4.23. Copulae for <i>V. philippinarum</i> and <i>C. edule</i> , non-impacted site. U1, standard uniform distribution of length; U2, of weight. A. Probability density function of the estimated Gaussian copula, $\rho = 0.822$. B. Contour plot for Gaussian copula, $\rho = 0.822$. C. Probability density function of the estimated Clayton copula, parameter $\theta = 4.71$. Copula density axis arbitrarily cut at 14. D. Contour plot for Clayton copula, $\theta = 4.71$	153
Figure 4.24. Scatter plots for empirical and simulated data from corresponding copula. Green circles - empirical joint distribution. Blue squares - simulations from corresponding copula. A. <i>V. philippinarum</i> , non- impacted site. B. <i>V. philippinarum</i> , impacted site. C. <i>C. edule</i> , non-impacted site. D. <i>C. edule</i> , impacted site	154
Figure 4.25. Schéma du traitement des tissus.....	160
Figure 4.26. Schéma des étapes de coloration des gonades de coques et de palourdes avec une variante du trichome de Masson	161
Figure 4.27. Étude du critère d'homogénéité de la gonade de <i>C. edule</i> et <i>V. philippinarum</i> . CF : gonade femelle de <i>C. edule</i> , mai 2011, objectif x4, Te : tégument de la masse viscérale, T : tubules, O : ovocytes vitellogénique. CM : gonade mâle de	

<i>C. edule</i> , mars 2011, objectif x4, M : muscles, T : tubules, DI : diverticules digestifs, SP : spermatozoïdes flagellés. PF : gonade femelle de <i>V. philippinarum</i> , mai 2011, objectif x4, I : intestin, S : stylet cristallin, A : acinus, O : ovocytes vitellogénique, M : muscles. PM : gonade mâle de <i>V. philippinarum</i> , mai 2011, objectif x4, A : acinus, Te : tégument de la masse viscérale, I : intestin.	163
Figure 4.28. Photos de l'emplacement de la gonade de <i>C. edule</i> chez un individu femelle du mois de mai, objectif x4. A. dans le pied, T : tubule, O : ovocyte vitellogénique, M : muscles, Te : épithélium du pied. B. entre la masse viscérale et le pied, M : muscles, DI : diverticules intestinaux. C. dans la masse viscérale, T : tubules, O : ovocyte vitellogénique, AD : acini digestifs, DI : diverticules digestifs..	164
Figure 4.29. Photo de l'emplacement de la gonade de <i>V. philippinarum</i> en période de repos sexuel, décembre 2010, objectif x4. I : intestin, A : acini en dégénérescence, Te : tégument de la masse viscérale, M : muscles.	165
Figure 4.30. Photos d'ovocytes vitellogéniques provenant de coupes d'un même individu, réalisées dans différents plans, 16 juin 2011, objectif x20. Ov : ovocyte vitellogénique, Ny : noyau, N : nucléole, C : cytoplasme, T : Tubule.....	166
Figure 5.1. Location of the two study sites in Bourgneuf Bay	178
Figure 5.2. Meiofauna sampling protocol.....	181
Figure 5.3. Omnidirectional spatial autocorrelogram for nematode densities using 10 equidistant classes. Significant values are represented by solid symbols; non-significant values are represented by empty symbols.	184
Figure 5.4. Nematodes, non-impacted site. The standardized experimental variogram is presented by the dashed line and circles, the exponential model by the solid green, the exponential-cosine composite model by the solid blue line.	185
Figure 5.5. Nematodes, impacted site. Standardized experimental variogram is represented by dashed line and circles, gaussian model by solid line.	186
Figure 5.6. Variogram models of nematode density vs distance (extrapolated) for the non-impacted and impacted sites.	187
Figure 5.7. Omnidirectional spatial autocorrelogram for copepod densities using 9 equidistant classes. Significant values are represented by solid symbols; non-significant values are represented by empty symbols.	188
Figure 6.1. Températures mensuelles moyennes de l'eau, matière organique du sédiment, et nombre moyen d'individus par m ² pour chaque groupe fonctionnel trophique. TEMP – températures mensuelles moyennes de l'eau; TMO – matière	

organique total, %, Témoin ; TS – Suspensivores, Témoin ; TD – Dépositives, Témoin ; TC – Carnivores, Témoin ; GMO – matière organique total, %, Gois ; GS – Suspensivores, Gois ; GD – Dépositives, Gois ; GC – Carnivores, Gois. 203

Figure 6.2. Abondance des groupes fonctionnels trophiques. Les données discrétisées : TEMP – température moyenne d’eau ; TMO – matière organique total, %, Témoin ; TS – Suspensivores, Témoin ; TD – Dépositives, Témoin ; TC – Carnivores, Témoin ; GMO – matière organique total, %, Gois ; GS – Suspensivores, Gois ; GD – Dépositives, Gois ; GC – Carnivores, Gois. Les catégories avec les valeurs les plus faibles sont représentées en blanc, les catégories avec les valeurs les plus fortes en vert foncé. Pour une meilleure visualisation les données de température sont répétées deux fois. Les mois sont présentés sur l’axe des abscisses (juillet 2010 – septembre 2012). 204

Figure 6.3. Dendrogramme hiérarchique des séries temporelles des abondances des groupes fonctionnels. TEMP – température moyenne d’eau ; TMO – matière organique total, %, Témoin ; TS – Suspensivores, Témoin ; TD – Dépositives, Témoin ; TC – Carnivores, Témoin ; GMO – matière organique total, %, Gois ; GS – Suspensivores, Gois ; GD – Dépositives, Gois ; GC – Carnivores, Gois. 205

Figure 6.4. Corrélation croisée entre séries temporelles des températures moyennes de l’eau et les séries temporelles de matière organique. TMO – matière organique, Témoin. TGO – matière organique, Gois. 206

Figure 6.5. Indice d’entropie quadratique de Rao pour les deux sites. 207

Figure 6.6. Fecal casts and burrow of *A. marina* 213

Figure 6.7. Test for presence of visible spatial trend with Kernel density estimation of *A. marina*. **A.** Non-impacted site. Bandwidth = 10. **B.** Impacted site. Bandwidth = 5. 217

Figure 6.8. Non-impacted site. **A.** Besag’s L-function for the *A. marina* spatial distribution. **B.** Detail of Besag’s L-function for the *A. marina* spatial distribution, 0-15 cm. The solid line corresponds to the estimated function. The dashed line represents the corresponding random spatial point process. Grey areas define the 95 % confidence envelope under the null hypothesis of spatial randomness, computed by Monte Carlo simulation using 199 replicates. 218

Figure 6.9. Non-impacted site. Pair correlation function for the *A. marina* spatial distribution. The solid line corresponds to the estimated function; the dashed line represents the corresponding random spatial point process; grey areas define the 95

% confidence envelope under the null hypothesis of spatial randomness, computed by Monte Carlo simulation using 199 replicates.	219
Figure 6.10. A. Impacted site. Besag's L-function for the <i>A. marina</i> spatial distribution. B. Impacted site. Pair correlation function for the <i>A. marina</i> spatial distribution. The solid line corresponds to the estimated function. The dashed line represents the corresponding random spatial point process. Grey area defines the 95 % confidence envelope under the null hypothesis of spatial randomness, computed by Monte Carlo simulation using 199 replicates.	220
Figure 6.11. All-directional spatial autocorrelogram for quadrat-count transformed data using 20 equidistant classes. Statistically significant values are represented by black symbols; non-significant values are represented by empty symbols. A. Non-impacted site. B. Impacted site.....	221
Figure 6.12. Wavelet analysis for quadrat count data of <i>A. marina</i> . A. French hat wavelet transformation for <i>A. marina</i> densities. Non-impacted site. Horizontal axis corresponds to the quadrat number. Each quadrat numbered on the horizontal axis had a side length of 35 cm; transect distances in cm may be obtained by multiplying the quadrat number by 35. B. Wavelet variance of <i>A. marina</i> densities, non-impacted site. C. French hat wavelet transformation for <i>A. marina</i> densities, impacted site. D. Wavelet variance of <i>A. marina</i> densities, impacted site	222
Figure 7.1. La présentation graphique de la fonction de demande. CT_i - le prix dépensé par une personne pour chaque visite sur le site. n_i – le nombre de voyages effectué sur une période donnée.	234
Figure 7.2. Courbe de demande avec les modèles de régression. L'axe des abscisses commence à 0 pour mieux montrer la différence entre la régression tronquée et non tronquée.....	240
Figure 7.3. Plan factoriel des axes 1 et 2 de l'ACM. (Les modalités reliées par un segment correspondent au nombre de visites du site).	246
Figure 7.4. Dendrogramme de la Classification Ascendante Hiérarchique sur facteurs.	247

PREMIER CHAPITRE: INTRODUCTION GENERALE

1. SITUATION DU PROBLÈME DES EFFETS DE LA PÊCHE SUR LES ESPÈCES EXPLOITÉES ET SUR L'ÉCOSYSTÈME

Pendant des siècles, l'impact direct de la pêche sur la biomasse des espèces ciblées était considéré comme négligeable et les ressources halieutiques étaient vues comme éternelles (Beurier 1979). Tant au sein de la communauté scientifique que de celle des gestionnaires des ressources, est apparue une prise de conscience croissante, dans toutes ses dimensions, des effets de la pêche sur les espèces ciblées ainsi que sur les écosystèmes marins exploités (Cléach 2008). L'idée que la pêche peut avoir des effets négatifs sur l'écosystème marin dans son ensemble n'est pas venue à l'esprit jusqu'à la fin du 20ème siècle.

1.1. Effets de la pêche sur les espèces ciblées

Le concept d'abondance éternelle des ressources marines remonte à Hugo Grotius (Grotius 1625), qui affirmait que les ressources vivantes marines étaient inépuisables. Après la seconde guerre mondiale et avec la généralisation des bateaux à combustion interne, l'exploitation des ressources halieutiques s'intensifia dans les pays développés. C'est alors que la possibilité de l'effet de la pêche sur les espèces ciblées a commencé à être considérée avec beaucoup plus d'attention.

Lors de la troisième conférence des Nations Unies (1982) sur le droit de la mer, la nécessité de la protection des stocks de poissons a été formellement reconnue (Duvic-Paoli 2011). Depuis lors, de nombreuses mesures de protection des espèces pêchées ont été mises en place. Cependant, certains chercheurs estiment que les mesures prises ne sont pas suffisantes pour endiguer le déclin des stocks (Worm et al. 2006, Pauly 2011). Ce point de vue est partagé par le rapport du Programme des Nations Unies pour l'Environnement (2010). Toutefois, d'autres chercheurs estiment que les mesures de protection des espèces pêchées sont suffisantes (Hilborn 2007, Murawski et al. 2007, Pauly et al. 2013). Étant donné la non exhaustivité des connaissances actuelles sur les systèmes halieutiques et les avis partagés sur la gestion de pêcheries, le principe de précaution (FAO 1995, Pikitch et al. 2004) paraît être le meilleur concept à appliquer pour pérenniser les stocks des espèces pêchées.

Les effets de la pêche sur les espèces exploitées ne concernent pas uniquement la diminution de la biomasse des espèces pêchées. La pêche est aussi un facteur sélectif qui modifie la structure démographique de la population exploitée. Par exemple, la taille moyenne des individus des espèces ciblées tend à diminuer, étant donné que le plus souvent, ce sont systématiquement les individus de grande taille qui sont retirés de la population (Conover 2007, Sharpe & Hendry 2009, Salinas et al. 2012).

A son tour, ce changement de la structure démographique des populations pêchées peut impacter la reproduction de l'espèce, surtout pour les espèces à croissance lente qui ont un âge de maturité élevé (Jennings et al. 2001b), ceci pouvant aller jusqu'à l'effondrement du stock (Hutchings & Reynolds 2004, Hsieh et al. 2006). De plus, la réduction importante de la taille de population due à la surpêche augmente les risques de fixation génétique (Smith 1995, Hauser et al. 2002)

1.2. Effets de la pêche sur l'écosystème

1.2.1. Approche écosystémique de la gestion des pêches

Tandis que la diminution de la biomasse des espèces pêchées a été le premier effet négatif constaté, les effets de la pêche sur les autres composantes de l'écosystème marin exploité ont attiré l'attention des scientifiques plus tard. Pendant longtemps les efforts de gestion ont été conçus uniquement pour protéger le stock ciblé, en surveillant la quantité d'organismes pêchés. Malheureusement, cette approche ne tient pas compte des effets indirects de la pêche sur l'écosystème. Cependant, ces effets sont nombreux et concernent le fonctionnement de l'écosystème entier. La diminution de la biomasse des espèces pêchées ne peut pas être considérée isolément, elle doit être considérée dans un ensemble qui prend en compte les différentes interactions dans l'écosystème.

L'approche écosystémique de la gestion des pêches (AEP) adoptée par la FAO en 2001 est une nouvelle approche holistique de gestion des pêches qui modifie l'ordre des priorités de gestion en privilégiant la bonne santé de l'écosystème marin (Grumbine 1994, Pikitch et al. 2004, Cochrane 2005). L'approche écosystémique est

actuellement largement reconnue et appliquée (Browman & Stergiou 2004, 2005, Arkema et al. 2006, Bennett et al. 2009, Crain et al. 2009). Dans cette démarche l'écosystème marin est analysé dans son ensemble et toutes les incidences possibles sur l'écosystème doivent être prises en compte (Botsford et al. 1997, Jennings & Kaiser 1998). Pour mettre en place cette approche, il faut tenir compte non seulement des effets de la pêche sur les espèces ciblées, mais également des effets indirects tels que les prises collatérales des espèces non ciblées (Coleman & Williams 2002, Garcia et al. 2003), de la perte de la biodiversité taxonomique et fonctionnelle qui peuvent déstabiliser l'écosystème en entraînant d'irréversibles modifications dans la structure des communautés (Pauly & Watson 2005, MacDougall et al. 2013), ainsi que l'impact mécanique sur l'écosystème marin.

1.2.2. Impact mécanique de la pêche sur l'écosystème

L'impact mécanique est provoqué par les engins qui raclent ou creusent le fond, perturbant et mettant en suspension les couches supérieures de sédiment (Riemann & Hoffmann 1991, Durrieu de Madron et al. 2005, Dellapenna et al. 2006), pouvant s'étendre au-delà de la zone de pêche (Martín et al. 2008). La resuspension de sédiments favorise le relargage de sels nutritifs contenus dans les eaux interstitielles de sédiment dans la colonne d'eau (Fanning et al. 1982, Pilskaln et al. 1998), ce qui peut augmenter la production primaire de phytoplancton et même générer une efflorescence algale dans le cas où la production primaire est limitée par la disponibilité de sels nutritifs (Falcao et al. 2003, Durrieu de Madron et al. 2005). A l'inverse, ce processus peut augmenter la turbidité de la colonne d'eau, réduisant ainsi la production primaire lorsqu'elle est limitée par la pénétration de la lumière (Ambrose et al. 1996). La resuspension de sédiment peut également provoquer un changement de la structure de la communauté benthique et sa domination par les dépositivores (Watling & Norse 1998) à cause du changement de la composition biochimique de la matière organique particulaire (Pusceddu et al. 2005). De plus, la remise en suspension du sédiment peut augmenter la dispersion dans la colonne d'eau de métaux lourds et autres contaminants (Jones 1992).

Les engins de pêche peuvent également simplifier la structure tridimensionnelle du benthos. Lorsque présente, cette complexité tridimensionnelle fournit des micro habitats et joue des rôles importants dans l'écosystème (Gray et al. 2006). La

modification de cette structure complexe, peut à son tour modifier les cycles d'azote et de carbone (Aller 1988, Watling & Norse 1998). Le lissage des structures tridimensionnelles peut également provoquer la perte de biodiversité du macrobenthos (Thrush et al. 2001, Coleman & Williams 2002, Thrush & Dayton 2002, Gilkinson et al. 2003).

La perturbation mécanique affecte également le couplage benthique-pélagique en enlevant la couche supérieure oxygénée de sédiment (Warnken et al. 2003, Pusceddu et al. 2005). Par exemple, le dragage des coquillages peut entraîner à long terme la diminution du recrutement des espèces ciblées, ce qui à son tour entraîne la diminution du stock (Piersma et al. 2001).

Ces effets de la perturbation mécanique engendrée par la pêche, modifient considérablement la dynamique trophique des communautés benthiques, ce qui peut provoquer d'importantes modifications dans la structure des communautés (Pusceddu et al. 2005), notamment la domination du peuplement benthique par les espèces opportunistes (Miller et al. 2002). Toutes ces altérations de la structure de l'écosystème le rend plus vulnérable, surtout s'il subit en même temps d'autres impacts environnementaux tels que le réchauffement climatique ou la pollution (MacDougall et al. 2013).

1.3. Impact de la pêche à pied (PAP) sur les vasières

1.3.1. Situation du problème

Si l'impact de la pêche sur l'environnement marin dans la zone subtidal et en haute mer a fait l'objet de nombreuses études, tout en restant insuffisant pour une compréhension efficace du processus et du système, l'impact de la pêche à pied et surtout de la pêche à pied sur les vasières a reçu beaucoup moins d'attention. Cependant la pêche à pied, commerciale et récréative, est une activité très répandue (Kaiser et al. 2001a). On est en droit de se poser la question de l'impact de la PAP, compte tenu de ce que nous savons aujourd'hui sur la pêche en mer.

Plusieurs études récentes indiquent que les activités de pêche sur les fonds meubles peuvent endommager diversement l'habitat benthique, avec des répercussions importantes sur l'écosystème benthique – pélagique dans son

ensemble (Rossi et al. 2007). La majorité des études des effets de la pêche à pied concerne principalement l'impact sur les espèces ciblées et les facteurs abiotiques (Griffiths et al. 2006).

Généralement, les espèces pêchées sur les vasières ne sont pas visibles à la surface du sédiment, ce qui implique une activité de creusage ou de retournement (Kaiser et al. 2001a). La perturbation mécanique associée à la pêche à pied modifie les caractéristiques granulométriques du sédiment, qui devient plus grossier avec une plus faible teneur en matière organique (Anderson & Meyer 1986).

La pêche à pied modifie également le cycle du phosphore dans le sédiment perturbé (Falcão et al. 2006). Elle affecte également la composition globale de communauté (Brown & Herbert Wilson Jr 1997, Griffiths et al. 2006), diminue la densité de certaines espèces, essentiellement les polychètes habitants dans les couches superficielles du sédiment (Brown & Herbert Wilson Jr 1997, Skilleter et al. 2005). Elle augmente la mortalité des espèces non ciblées et des juvéniles des espèces ciblées (Jackson & James 1979). La pêche à pied a également un impact sur l'écologie de la recherche de proies ('foraging ecology'), des oiseaux limicoles (Navedo & Masero 2008).

Jusqu'ici, les quelques études sur les effets de la PAP sur les écosystèmes se sont surtout penchées sur les aspects liés à la dynamique et la structure des populations et communautés (mortalité, biodiversité, biomasse etc.). Cependant, l'analyse du changement de la variabilité de processus écologiques suite à la perturbation, et notamment de la densité des organismes, est une approche assez récente mais très prometteuse. Elle permet de détecter les changements dans l'écosystème, indétectables par d'autres méthodes d'analyse (Fraterrigo & Rusak 2008). A noter que le changement de la variabilité naturelle de processus écologiques peut avoir des effets imprévisibles sur la structure et le fonctionnement de communauté, d'où l'importance de les détecter à temps (Fraterrigo & Rusak 2008). Parmi ces processus, la distribution spatiale des organismes constitue un facteur structurant de l'écosystème (Legendre 1993, Borcard et al. 2004). Cependant, jusqu'ici peu d'études ont abordé la question des effets éventuels de la PAP sur la distribution spatiale de ces populations et communautés.

Les premières études sur l'impact de la pêche sur l'agrégation spatiale se basent sur les valeurs de variance, particulièrement sur la relation entre la variance et la moyenne (Skilleter et al. 2005, Hewitt & Thrush 2009). Cependant, le rapport variance / moyenne est un outil statistique qui permet, au mieux, de distinguer uniquement la différence entre une distribution aléatoire, groupée, ou régulière. En plus, bien que largement répandue, l'inadéquation de cet outil a été démontré il y a plus de 20 ans déjà (Hurlbert 1990, Dale et al. 2002). Par contre, l'utilisation d'outils géostatistiques tels que la semivariance ou I de Moran, qui implique la connaissance des coordonnées spatiales de chaque point de prélèvement, produit des informations plus complètes sur les caractéristiques spatiales et permet en particulier d'estimer l'intensité des processus spatiaux (Dale et al. 2002, Fortin & Dale 2005).

Dans les études traitant de perturbation de l'écosystème, on distingue deux types de perturbations : 'pulse' (perturbation brève et sporadique), et 'press' (perturbation chronique). La nature de la réponse écosystémique à ces deux types de perturbation n'est pas la même (Bender et al. 1984). La plupart des études analysent les effets de la pêche à pied après une perturbation de type pulse (Boese 2002, Dernie et al. 2003, Carvalho et al. 2013) ainsi que la vitesse de récupération du milieu ('recovery rate') à la suite d'une perturbation de type 'pulse' (Kaiser et al. 2001a).

1.3.2. Contexte historique de la pêche à pied en France et situation actuelle

La pêche à pied se pratique sur les vasières du littoral atlantique français depuis le Mésolithique au moins (Dupont & Gruet 2005). Dans certains endroits l'intensité de ramassage était telle que déjà à cette époque la diminution de stock des mollusques pêchés était possible (Serrand 2006). Cependant, aucune étude spécifiquement destinée à fournir les éléments de base permettant la gestion biologique de ces ressources n'a été effectuée jusqu'à ce jour. Quelques études réalisées sur la pêche à pied sur les vasières de la côte Atlantique française analysent essentiellement l'état des ressources, sans vraiment analyser l'impact de la PAP (Lemoigne et al. 1988, Laspougeas 2007).

Sans connaître l'impact de la pêche sur les populations des bivalves ciblés, d'une part, et sur les autres composantes de l'écosystème, d'autre part, il est

impossible d'envisager une véritable gestion biologique, et encore moins une gestion durable, incorporant à la fois les fondements biologiques et les paramètres économiques de l'exploitation.

Pourtant, le littoral atlantique français supporte deux types de pêche à pied : la pêche professionnelle et la pêche récréative ou de loisir. En Loire-Atlantique depuis 2005 et en Vendée depuis 2006, la gestion de la pêche professionnelle est basée sur un système de licences payantes et contingentées d'une part, et une estimation des biomasses disponibles afin d'établir des quotas d'autre part.

Par contre la pression de la pêche à pied de loisir n'est pas quantifiée, bien qu'elle s'exerce tout au long de l'année par des pêcheurs de loisir. Elle s'intensifie considérablement pendant les vacances. La fréquentation de beaucoup de gisements est en augmentation constante, par exemple la fréquentation du gisement du Gois a augmenté de 249 % de 1997 à 2009 (Hitier et al. 2010). La non-prise en compte de cette pression de pêche récréative rend la gestion biologique, et a fortiori la gestion économique, de ces ressources encore plus hasardeuse.

Il est donc évident que la gestion éclairée de la pêche à pied, et surtout de la pêche à pied récréative, trop longtemps ignorée, doit devenir une priorité de la gestion de l'écosystème côtier.

Dans la présente étude nous avons évalué l'impact de la pêche à pied de loisir sur le site du Gois, dont la description détaillée est donnée dans le troisième chapitre (3.3).

2. OBJECTIFS ET INTÉRÊTS DE L'ÉTUDE

L'objectif de cette thèse est d'établir les bases permettant d'appréhender l'impact de la PAP récréative sur l'écosystème de la vasière, ainsi que l'importance économique de la PAP, afin d'établir des critères permettant de gérer cette activité soit dans le cadre juridique existant, soit dans un cadre modifié.

Cette thèse comporte donc trois volets : juridique, écologique et économique.

Dans le premier volet nous avons fait une synthèse du cadre juridique de la pêche à pied. Dans une perspective d'actions, il est nécessaire de bien cerner la situation réglementaire de la PAP, tant au niveau national que régional.

Dans le deuxième volet l'étude écologique de l'impact de la pêche à pied récréative est présentée.

L'impact de la PAP récréative a été étudié sur un écosystème où cette activité est pratiquée depuis plusieurs décennies. Nous avons divisé cet écosystème en ses trois composantes biotiques majeures :

- Bivalves ciblés par la PAP
- Macrofaune non ciblée par la PAP
- Meiofaune

Dans le troisième volet nous avons fait une évaluation économique de la PAP sur le site d'étude.

PREMIER VOLET – ÉTUDE JURIDIQUE

SECOND CHAPITRE : SYNTHÈSE DU CADRE JURIDIQUE DE LA PÊCHE À PIED

D'après un article publié dans L'annuaire de Droit maritime et océanique. 2011
Tome XXIX, pp. 143-179.

CADRE JURIDIQUE DES ACTIVITÉS DE LA PÊCHE A PIED DES COQUILLAGES SUR LE LITTORAL ATLANTIQUE FRANÇAIS

Inna BOLDINA

1. ABSTRACT

1.1. Legal framework

Historically, clam digging emerged as a key source of livelihood for some populations on what is today the French Atlantic coast. Shell remains dating from the end of the Mesolithic have been found near human settlements. Even in this period, the intensity of harvesting was so high that it may have decimated the population of some targeted shellfish species (Serrand 2006). Clam harvesting, having been a tradition in certain populations, then became a commercial activity over the years, and has recently been transformed into an outdoor leisure activity. Currently, the motivations of recreational fishermen are varied, with sustenance and economic interest reappearing due to the economic crisis. It is thus imperative that fisheries management takes into account all of these different motivations.

1.2. Legal definition of clam fishing

Although there is currently no consensus on the legal definition of recreational clam fishing, it is possible to define it as a fishing activity without using a boat or any kind of floating craft (Beurier 2010). Clam fishing is a free activity governed by the twin requirements of freedom of movement along the coastal strip (Law n° 86-2 of 3 January 1986) and free use of beaches, derived from ancient legislation. Nevertheless, some restrictions remain. Clam fishing is forbidden from sunset to sunrise (Decree of 9 January 1852) and near shellfish farms.

1.3. Recreational clam fishing

Recreational seashore fishers are not subjected to any prior administrative formalities. Nevertheless, the Rural Code and the Code of Maritime Fishing (Book IX, Article L921-1) provide that recreational fishing may also be subjected to the deliverance of fishing permits with the aim of sustainable exploitation of fishery resources.

There is a total prohibition on the marketing of recreational fishery products (Decree No. 90-618 of 11 July 1990, Article 1 amended by Decree No. 99-1163 of 21 December 1999).

Decree No. 90-618 of 11 July 1990 (consolidated version of 21 June 2009) regulates recreational clam fishing in the French maritime public domain. It stipulates that recreational fishers are subject to the regulations applicable to professional fishers regarding the authorized minimum size of catches, fishing areas and seasons, and fishing gear. However, the Minister of Fisheries has the authority to specify the rules of the authorized minimum size of certain species. The rules applicable to recreational fishing cannot be more favorable than those applicable to professional fishing (Decree of 11 July 1990, Article 2 amended by Decree No. 2007-1317 of 6 September 2007). The relevant administrative authorities, in particular the prefects of the regions, also have the right to prohibit fishing permanently or temporarily in certain zones and during certain periods (Decree No. 90-618 of 11 July 1990, Article 6).

1.4. Professional clam fishing

Although professional fishing has an important socio-economic role, it has been regulated only recently. The status of a commercial fisherman was established only in 2001 by Decree No. 2001-426 of 11 May 2001, consolidated version of 07 August 2003. The exercise of professional fishing is subject to the possession of a license delivered for one year by the prefect of the department. The number of licenses delivered may be limited in order to protect the stock.

1.5. Resource management and conservation

Fisheries policy uses three different tools: fishing activity limitations (fleet size and time spent fishing), catch limits (TACs and quotas) and technical measures (particularly closed areas and seasons). The policy of sustaining the fisheries resource is regulated at three different levels: European, national and regional.

1.5.1. European fisheries regulation

Council Regulation (EEC) No. 3760/92 of 20 December 1992 establishes a Community system for the management of fisheries and aquaculture for the Member States of the European Community. This regulation provides the legal framework for fisheries with the aim of protecting available aquatic resources. It is entirely and directly applicable in France.

Nevertheless, the system of TAC and quotas has failed to prevent the overfishing of many stocks and a reform of the Common Fisheries Policy is currently being prepared (Lutchman et al. 2009). This reform aims to reduce discards, improve the use of available scientific data and set catch limits using a maximum sustainable yield.

1.5.2. French legislation

Fishing in France is conducted in accordance with the regulations of the European Economic Community. However, when fishing is practiced in those waters that are not within the scope of these regulations, Council of State Decrees may determine the conditions of fishing authorization and establish the periods, zones, quotas and minimum legal size of capture (Decree of 9 January 1852, amended by Article 3 of Law No. 91-627 of 3 July 1991). The protection of resources and restrictions on fishing periods and fishing gear in certain areas and for certain species are under the responsibility of national authorities. Fishing regulations are organized in relation to each harvesting site. All harvesting sites are listed and classified in order to apply a regulation permitting the proper management of resources.

1.5.3. Supplementary regional legislation

Clam harvesting sites do not have the same productivity as marine fisheries and consequently they cannot support the same intensity of fishing pressure. National legislation does not take into account this difference, so there is a need to set up an appropriate management policy for each harvesting site at the regional level.

In the departments of Loire-Atlantique and Vendée, the fishing permit was sufficient to exploit all harvesting sites and all species. This provoked a collapse of certain sites so the system of fishing licenses giving access to only the harvesting sites of these regions was introduced in 2005 (prefectural order No. 103/2004). This licensing system favors the local commercial fishers who take care of the resources of their regions. A system of stamps was introduced at the same time in order to adapt the number of commercial fishers to the capacity of each harvesting site. The fishers must buy stamps for the principal exploited species in addition to fishing licenses. Thus, the commercial fisher should have a fishing permit (free of charge), fishing license (with costs) and sometimes buy stamps for certain species and sites. The licensing system was introduced in the region of Vendée in 2006 and in the region of Bretagne in 2005. It is very flexible and enables resources to be managed effectively.

However, recreational clam fishing does not have such a comprehensive legal framework as commercial clam fishing. It is impossible to adapt the fishing pressure for each harvesting site without the system of fishing permits, licenses and stamps. Consequently, the impact of recreational clam fishing on the ecosystem can be difficult to evaluate and is often neglected.

2. INTRODUCTION

2.1. Historique

Historiquement, la pêche à pied est tout d'abord apparue comme un moyen essentiel de subsistance pour certaines populations côtières. Depuis le néolithique les mollusques marins constituent une ressource alimentaire non négligeable, mais les premiers vestiges coquilliers archéologiques observés sur le littoral atlantique français sont datés de la fin du Mésolithique (Dupont 2003). Les espèces les plus consommées à cette période sont, selon les sites, les patelles *Patella sp.*, l'huître plate *Ostrea edulis*, la moule *Mytilus edulis*, la coque *Cerastoderma edule*, la scrobiculaire *Scrobicularia plana*, la monodonte *Osilinus lineatus* et la palourde *Venerupis decussata* (Dupont 2006). Par endroits l'intensité de ramassage de certaines espèces de mollusques était telle qu'elle pouvait même entraîner un appauvrissement de population des espèces ciblées (Serrand 2006). La pêche à pied était considérée dans certains milieux populaires comme une tradition.

Les échanges commerciaux devenant de plus en plus fréquents, les motivations de subsistance stricto sensu furent progressivement transformées en activité économique. Au fil du temps, ce mobile économique initial va toutefois laisser la place à d'autres motivations plus ludiques d'activités de plein air et de loisirs. Ainsi, dans la période de l'après-guerre 39-45 la quasi-totalité des pêches à pied commerciales disparaît, essentiellement en raison de la faiblesse des revenus qu'elle procure. La ressource n'est pas restée pour autant inexploitée; la pêche à pied récréative prend peu à peu le relais, de sorte que ce type d'activité, d'abord économique, devient de facto un loisir.

Ce n'est qu'au milieu des années 80 que l'activité va encore une fois se modifier profondément. Une croissance importante de la population des pêcheurs à pied commerciaux est observée dans des zones comme Vannes, Saint-Nazaire ou Cherbourg. La raison de ce changement est d'une part la crise économique, responsable de la montée du chômage, et d'autre part l'apparition et l'explosion de nouvelles ressources, telles que la palourde japonaise en Morbihan et la coque en baie de La Baule, associées à une demande nationale en coques et palourdes, et

une demande hollandaise et espagnole en coques, favorisée, en outre, par une liberté quasi-totale d'accès au droit de pêcher.

Ces modifications successives ont eu notamment pour effet de modifier profondément la problématique relative au support juridique de l'activité. C'est ainsi que si, au départ, tout ce qui touchait à la pêche à pied était relativement facile à cerner puisqu'il s'agissait essentiellement de motivations de subsistance se satisfaisant d'une réglementation relativement succincte, il n'en est pas de même aujourd'hui en raison de la diversité de motivation des populations concernées qui s'y adonnent de proche en proche (populations locales, touristes, professionnels, braconniers, etc.).

2.2. Définition de la pêche à pied

Bien qu'il n'existe actuellement aucune définition administrative précise de la pêche à pied, il demeure possible cependant de cerner les contours de cette activité qui se caractérise essentiellement par une pratique de pêche sur l'estran, sans le recours d'une embarcation ou «d'un quelconque engin flottant». D'une manière générale, la pêche à pied trouve sa définition par opposition à la pêche en bateau et à la pêche sous-marine (Droits maritimes, 2010). L'article 1 du décret n° 2001-426 du 11 mai 2001 précise notamment que l'action de pêche doit se faire «sans que le pêcheur cesse d'avoir un appui au sol» et «sans équipement respiratoire permettant de rester immergé» (Cette disposition est reprise dans l'article R722-2 du Livre VII du Code rural et de la pêche maritime).

La pêche à pied est une activité en principe libre et gratuite par application du double critère, d'une part, de la liberté de circulation le long du littoral et d'accès au rivage (principe consacré dans la Loi n° 86-2 du 3 janvier 1986) et, d'autre part, de la gratuité des plages, fondement issu de l'Ancien Régime. Toutefois, certaines restrictions subsistent. La pêche à pied est interdite du coucher au lever du soleil (Décret du 9 janvier 1852) ainsi qu'à l'intérieur et autour des concessions conchylicoles. La pêche des coquillages est soumise à un permis et à une licence dès lors qu'elle se pratique à titre professionnel : l'octroi du permis et de la licence a pour objectif majeur de protéger la ressource. Enfin, il existe des restrictions locales concernant les zones et les périodes de pêche.

Avant de pousser plus en avant l'étude du cadre juridique de la pêche à pied, il convient d'effectuer la distinction entre la pêche à pied de loisir et la pêche à pied professionnelle. Le décret du 9 janvier 1852, signé par Louis Napoléon, modifié par le décret du 22 mai 1985 fait la distinction entre la pêche à pied de loisir et la pêche à pied professionnelle : "Il est interdit de colporter, exposer à la vente, vendre sous quelque forme que ce soit, acheter en connaissance de cause les produits de la pêche sous-marine ou à pied pratiquée à titre non professionnel".

2.3. La pêche à pied de loisir

Actuellement les pêcheurs à pied de loisir ne sont soumis à aucune formalité administrative préalable, cependant, l'article L921-1 du Livre IX du Code rural et de la pêche maritime, crée par l'Ordonnance n° 2010-462 du 6 mai 2010 prévoit que la pêche à pied non professionnelle peut être également soumise à la délivrance d'autorisations dans le but d'une exploitation durable des ressources maritimes.

Il existe une interdiction absolue de commercialiser le produit de la pêche de loisir sous quelque forme que ce soit. Il doit demeurer à usage personnel du pêcheur et de sa famille : décret n° 90-618 du 11 juillet 1990, art. 1 modifié par décret n° 99-1163 du 21 décembre 1999. Les infractions à cette disposition sont passibles de peines prévues par l'article L945-4 (alinéa 17) du Livre IX du Code rural et de la pêche maritime, qui abroge l'article 6 du Décret du 9 janvier 1852.

Le décret n° 90-618 du 11 juillet 1990 modifié (Version consolidée au 21 juin 2009) régit l'exercice de la pêche de loisir sur le domaine public maritime. Il stipule que ces pêcheurs sont soumis aux règlements applicables aux professionnels en ce qui concerne la taille minimale des captures autorisées, les caractéristiques et conditions d'emploi des engins de pêche, les modes et procédés, ainsi que les zones, périodes, interdictions et arrêtés de pêche. Cependant, le ministre chargé des pêches maritimes est habilité à fixer par arrêté des règles relatives au poids ou à la taille minimale de certaines espèces de poissons ou autres animaux marins. Ces règles, propres à la pêche de loisir, ne peuvent être plus favorables que celles qui s'appliquent aux pêcheurs professionnels : décret du 11 juillet 1990, article 2 modifié par décret n° 2007-1317 du 6 septembre 2007.

En vue notamment d'éviter que la pêche de loisir ne contribue à la dégradation des ressources lorsque ces dernières apparaissent menacées, le décret n° 99-1163 du 21 décembre 1999 pris pour l'application de l'article 5 du décret n° 90-618 du 11 juillet 1990 prévoit certaines dispositions. Les autorités administratives compétentes ont ainsi le droit d'interdire par des arrêtés, de façon permanente ou temporaire, l'exercice de la pêche dans certaines zones ou à certaines périodes, d'interdire la pêche de certaines espèces ou d'en limiter les quantités pouvant être pêchées ou transportées, de fixer la liste des engins ou procédés de pêche qui peuvent être utilisés pour la pêche à pied et de fixer les caractéristiques et conditions d'emploi des engins autorisés.

L'article 6 du décret n° 90-618 du 11 juillet 1990 modifié investit les préfets de régions du pouvoir d'application de ces différentes mesures. L'article 8 du décret susvisé précise que le non respect de quotas de ramassage par les pêcheurs de loisir est passible d'une amende prévue pour les contraventions de cinquième classe.

2.4. La pêche à pied professionnelle

Bien que la pêche à pied professionnelle représente un poids socio-économique important, les autorités régionales et nationales ne l'ont réglementé que récemment. Le retard quant à la définition de statut du pêcheur à pied professionnel est dû en partie à l'absence d'un régime social de rattachement. La loi n° 97-1051 d'orientation sur la pêche et les cultures marines de 1997, modifiant les dispositions du code rural (ancien) planifiait la reconnaissance de la pêche à pied professionnelle, mais sa réglementation a été mise en place uniquement en 2001 par le décret n° 2001-426 du 11 mai 2001, version consolidée au 07 août 2003.

L'article 2 du décret n° 2001-426 du 11 mai 2001 stipule que l'exercice de la pêche à pied professionnelle est soumis à la détention d'un permis, délivré pour une année renouvelable par le préfet du département sur le littoral duquel l'activité doit être pratiquée (cette compétence étant en pratique déléguée à la Direction de la Mer et du Littoral (DML). L'arrêté du 11 juin 2001 détermine les conditions de délivrance du permis de pêche à pied professionnelle. Le nombre de permis n'est pas limité, mais l'autorité administrative compétente, définie par les décrets n° 90-94 et n° 90-95

du 25 janvier 1990, peut, en vue de préserver les ressources halieutiques lorsqu'elles apparaissent menacées, réglementer les activités des pêcheurs maritimes professionnels à pied en limitant leur nombre pour un secteur géographique donné ou pour la pêche d'une espèce déterminée.

Affiliation des pêcheurs à pied professionnels au régime de sécurité sociale

Pour être reconnu en qualité de pêcheur à pied professionnel, il convient d'apporter la preuve d'une affiliation au régime social de la MSA (Mutualité Sociale Agricole) ou de l'ENIM (Etablissement national des invalides de la marine). L'affiliation à l'un ou l'autre de ces deux régimes dépend des conditions dans lesquelles s'exerce leur activité professionnelle. Lorsque les pêcheurs utilisent des embarcations pourvues d'un rôle d'équipage, ils relèvent obligatoirement du régime social des marins, et lorsqu'ils utilisent des embarcations munies d'un simple permis de circulation, ils relèvent du régime des non-salariés agricoles (JO du 01/09/2009, p. 8373, question n° 52689).

Affiliation à l'ENIM

Les pêcheurs à pied affiliés à l'ENIM peuvent avoir des statuts juridiques différents :

1. Pêcheurs ayant un statut de marin : ils justifient d'un armement de pêche qui est inscrit au POP (Plan d'Orientation Pluriannuel des flottes de pêche). Ce sont les marins propriétaires qui pratiquent la pêche à pied ponctuellement à certaines périodes de l'année, les marins salariés débarqués de leur navire habituel qui exercent également la pêche à pied occasionnellement, et les pensionnés de l'ENIM.

2. Pêcheurs ayant un statut de conchyliculteur : elle est leur activité principale mais ils ont également le droit d'utiliser leur embarcation qui est armée en conchyliculture / petite pêche mixte (CCPM) pour exercer la pêche à pied professionnelle. Ils sont souvent détenteurs d'une licence pour une pêche spécifique (ex : pêche à la palourde à la drague). La licence est accordée au couple bateau/pêcheur. Plusieurs licences peuvent être accordées par bateau (4 au maximum).

3. Pêcheurs n'ayant ni le statut de marin, ni le statut de conchyliculteur : un statut "bivalves" créé en 1991 en Morbihan pour la pêche à pied des palourdes et des oursins (bien qu'ils ne soient pas des bivalves) met un terme à des situations irrégulières.

Affiliation à la MSA

La pêche à pied étant reconnue comme activité agricole, les personnes qui l'exercent peuvent également être rattachées au régime de sécurité sociale agricole.

A partir de 1993, la MSA a assoupli le régime de ses seuils d'affiliation pour les pêcheurs à pied (qui étaient à la fin des années 80 assez élevés). Actuellement, pour être affiliés à la MSA, les pêcheurs à pied doivent justifier d'au moins 1 200 heures de travail par an au titre de leur activité, conformément aux dispositions des articles L. 722-1 (4°), L. 722-5 du code rural. Les pêcheurs à pied sont soumis aux mêmes conditions d'assujettissement que toutes les autres personnes dont l'activité agricole ne peut être mesurée en termes de superficie des terres mises en valeur.

3. GESTION ET CONSERVATION DE LA RESSOURCE

La politique de conservation de la ressource est basée sur les mesures techniques qui réglementent les engins de pêche, la taille minimale des espèces prélevées et la détermination des zones où les activités de pêche sont restreintes ou interdites.

3.1. Législation européenne

Le fondement juridique de la conservation des ressources marines repose sur le règlement CEE n° 3760/92 du 20 décembre 1992 modifié, organisant le régime communautaire de pêche et de l'aquaculture pour l'ensemble des États-membres de la Communauté qui a abrogé le règlement CEE n° 170/83 du 25 janvier 1983 instituant un régime communautaire de conservation et de gestion des ressources de pêche et de l'aquaculture.

L'article 2-1 de ce règlement stipule notamment qu'en ce qui concerne les activités d'exploitation, les objectifs généraux de la politique commune des pêches

visent à protéger et à conserver les ressources aquatiques marines vivantes, «disponibles et accessibles» et à prévoir durablement leur exploitation «rationnelle et responsable» dans des conditions économiques et sociales appropriées pour le secteur, en tenant compte bien évidemment de ses conséquences sur l'écosystème marin et en réalisant au mieux l'adéquation entre les besoins des producteurs et ceux des consommateurs; des dispositions qui s'appliquent également aux non professionnels. Le règlement est obligatoire dans tous ces éléments; il est applicable directement en France.

3.2. Législation française

La pêche maritime en France s'exerce conformément aux règlements de la communauté économique européenne et notamment ceux relatifs au régime de conservation et de gestion des ressources. Cependant, lorsque la mise en application effective de ces règlements l'exige ou le permet, ou lorsque la pêche s'exerce dans des eaux ne relevant pas du champ d'application de ces règlements, des décrets en Conseil d'État peuvent déterminer les conditions d'autorisation de pêche, en fixer les périodes, les zones, les quotas et la taille minimale de captures (Décret du 9 janvier 1852, modifié par l'article 3 de la loi n° 91-627 du 3 juillet 1991 portant diverses dispositions en matière de pêches maritimes et de cultures marines).

La protection de la ressource, la taille minimale de capture, la limitation du nombre d'engins de pêche dans certaines zones et pour certaines pêches relève de la compétence des directeurs Interrégionaux de la mer (La direction interrégionale de la mer DIRM est créée par le décret n° 2010-130 du 11/02/10 et remplace les directions régionales des affaires maritimes), agissant par délégation des préfets de région, par application des dispositions du décret n° 82-635 du 21 juillet 1982 pris en application de l'article 3 du décret 82-389 du 10 mai 1982 et de l'article 3 du décret n° 82-390 du 10 mai 1982.

La réglementation de la pêche à pied s'organise par rapport à un gisement coquillier. Par le décret n° 69-576 du 12 juin 1969 modifiant le décret du 9 janvier 1852, son classement administratif incombe au préfet de région. Ceci permet d'établir pour ce gisement un calendrier de pêche, fixant les dates d'ouverture et de

fermeture, ainsi que les conditions particulières d'exploitation, notamment l'octroi des licences qui constituent à la fois une autorisation et un moyen de gestion.

Tous les gisements de coquillages importants sont répertoriés et délimités en vue d'y appliquer une réglementation permettant une bonne gestion de la ressource. Seuls, les bancs peu importants demeurent librement exploitables car ils ne font l'objet d'aucun classement.

3.2.1. Salubrité des coquillages

L'ancienne réglementation concernant les règles sanitaires de la production et du ramassage des coquillages était basée sur le décret du 20 août 1939 modifié par le décret n° 69-578 du 12 juin 1969. Selon les dispositions de ce décret, le littoral et les gisements coquilliers étaient classés en zones «salubres» et «insalubres». Le classement de la zone était établi sans distinction d'espèces et selon le seul critère de la contamination microbiologique. L'exploitation en zone insalubre était interdite ou conditionnelle (la consommation des coquillages provenant de cette zone était autorisée après le reparcage et l'épuration). (Reparcage: transfert des coquillages vivants dans des secteurs coquilliers de classe A pour la période de temps nécessaire à la réduction du niveau des contaminants).

La réglementation sanitaire des Etats-membres de l'Union Européenne a été harmonisée la première fois par la directive n° 79/923/CEE du 30/10/79, puis modifiée par la directive communautaire n° 91/492 du 15 juillet 1991 également modifiée fixant les règles sanitaires régissant la production et la mise sur le marché des coquillages vivants. Le classement de salubrité des zones de production repose sur la mesure de la contamination microbiologique et de la pollution chimique, ce qui avait permis de répartir les secteurs géographiques en quatre zones A, B, C et D en fonction de leur degré de salubrité. En fonction de ce classement, des opérations de purification ou de reparcage des coquillages sont alors prévues afin de les rendre comestibles. Ce décret était également applicable à la pêche de loisir, de sorte qu'il était interdit aux plaisanciers de pêcher en-dehors de la zone A, déclarée la plus salubre.

S'agissant des conditions relatives à la salubrité des coquillages, le décret n° 89-247 du 14 avril 1989 a transféré aux préfets de département le pouvoir de classer

les zones de pêche en zones salubres ou insalubres; une compétence exercée auparavant par les directeurs des Affaires Maritimes, par délégation des préfets de région.

Les zones de production sont identifiées et classées en 4 catégories :

Zone de classe A : Les mollusques sont consommables sans traitement particulier

Zone de classe B : Les mollusques doivent être purifiés ou reparqués

Zone de classe C : Les mollusques doivent être purifiés ou reparqués en longue durée

Zone de classe D : Exploitation interdite. Les mollusques des zones D ne peuvent être récoltés ni pour la consommation humaine, ni pour le reparcage, ni pour la purification.

Cette directive communautaire a été transcrite en droit français dans les textes réglementaires suivants: le décret n° 94-340 du 28 avril 1994, relatif aux conditions sanitaires de production et de mise sur le marché des coquillages vivants, suivi de l'arrêté du 21 juillet 1995 relatif au classement de salubrité et à la surveillance des zones de production et des zones de reparcage des coquillages vivants puis de l'arrêté du 25 juillet 1994 fixant les règles sanitaires de la purification et de l'expédition des coquillages vivants. Le décret n° 94-340 du 28 avril 1994 a été abrogé par décret n° 2003-768 du 1 août 2003, créant les articles R231-42, R231-43 et R231-44 du livre 2 du code rural.

L'article 4 du décret n° 2001-426 du 11 mai 2001 précise qu'un pêcheur à pied professionnel doit commercialiser les coquillages par l'intermédiaire d'un centre d'expédition agréé conformément aux dispositions des articles R. 231-35 à R. 231-59, R. 237-4 et R. 237-5 du code rural, et est soumis à l'obligation de déclaration statistique prévue au décret n° 89-273 du 26 avril 1989.

De plus, en France les coquillages sont classés en trois groupes distincts en fonction de leur physiologie et notamment de leur aptitude à la purification par l'arrêté du 21 mai 1999 relatif au classement et à la surveillance des zones de parcage :

1. Gastéropodes, échinodermes et tuniciers

2. Bivalves "fouisseurs"

3. Bivalves "non fouisseurs»

Le classement de chaque zone se fait en fonction du groupe de coquillages considéré.

Actuellement, les gisements coquilliers et les zones conchyliques sont suivis dans le cadre de différents réseaux de surveillance. La pêche professionnelle peut être autorisée uniquement dans une zone dont on connaît la qualité sanitaire.

1. Le contrôle microbiologique est fondé sur le dénombrement des bactéries *Escherichia coli* dans les bivalves filtreurs qui sont de bons indicateurs du niveau de contamination du milieu. Dans les zones de pêche à pied professionnelle c'est l'IFREMER qui effectue le contrôle microbiologique dans le cadre de réseau REMI (REseau de surveillance Microbiologique), créé en 1989. Le contrôle microbiologique des gisements naturels des coquillages exploités en pêche à pied de loisir s'effectuait par la DDASS (Direction départementale des affaires sanitaires et sociales) suivant les dispositions de l'article 3 du décret n° 94-1046 du 6 décembre 1994 abrogé et l'article R1421-6 du code de la santé publique. Depuis le 1 avril 2010 cette tâche incombe aux agences régionales de santé (ARS), créées par le décret en vertu de la loi n° 2009-879 du 21 juillet 2009.

2. La qualité phytosanitaire des zones (détection de toxicité des coquillages due à certaines algues planctoniques : le Dinophysis, l'Alexandrium, le Pseudo-nitzschia) est également suivie par IFREMER par l'intermédiaire du réseau REPHY (REseau de Surveillance du PHYtoplancton et des Phycotoxines), créée en 1984.

3. La contamination chimique (hydrocarbures, métaux lourds etc.) des bivalves dans les zones de production classées est surveillée par IFREMER dans le cadre du réseau RNO (Réseau National d'Observation de la qualité du milieu marin), créé en 1974 qui est devenu ROCCH (Réseau d'Observation de la Contamination CHimique du milieu marin) en 2007. Les valeurs normatives de contaminants chimiques sont définies par le règlement CEE n° 466/2001 du 8 mars 2001.

Dans le cadre de la révision de la législation relative à l'hygiène des denrées alimentaires («paquet hygiène»), l'Union européenne définit un cadre communautaire pour les contrôles officiels des produits d'origine animale destinés à la consommation humaine et fixe des règles spécifiques notamment pour les mollusques bivalves dans le règlement CEE n° 854/2004 du 29 avril 2004. Ce texte ne prévoit aucune tolérance pour les résultats d'analyses servant à l'établissement d'une zone classée en A, tandis que pour les zones classées en B un dépassement de seuil réglementaire de 10 % est toléré. Suivant les dispositions de ce règlement un système de contrôle doit être mis en place afin de vérifier systématiquement l'évolution des caractéristiques ayant servies au classement des zones de production. Ce règlement est applicable en France depuis le 1er janvier 2006.

Suivant les dispositions de l'article 14 du décret du 20 août 1939 modifié, tous les sacs de coquillages mis en vente doivent être à tout moment identifiables par une étiquette de salubrité oblitérée à la date du départ du lieu d'expédition et solidement attachée au nœud du sac.

3.2.2. Tailles minimales

Cette prescription particulière, essentiellement édictée par les règlements CEE, a été modifiée à plusieurs reprises. Le Règlement européen n° 850/98 du 30 mars 1998 visant à la conservation des ressources, modifié par Règlement CEE n° 1459/1999 du Conseil, du 24 juin 1999 indique les tailles minimales des organismes marins.

Pour l'exercice de la pêche maritime dans les eaux qui relèvent de la souveraineté ou de la juridiction française, le ministre chargé des pêches maritimes peut fixer par arrêté le poids ou la taille en dessous desquels la capture et le débarquement des poissons, crustacés, mollusques et autres animaux marins sont interdits (Décret n° 89-1018 du 22 décembre 1989 modifié).

La taille minimale et le poids de capture des espèces pour la pêche de loisir dans les eaux maritimes qui relèvent de la juridiction française, mais qui ne sont pas couvertes par la réglementation communautaire ont été fixés par l'arrêté du 7 juin 1994. Cet arrêté a été modifié par l'arrêté du 25 octobre 1994 et l'arrêté du 19 décembre 2006. En ce qui concerne la taille minimale des coquillages, seule la taille

de la coque (*Cerastoderma edule*) a été changée par l'arrêté du 19 décembre passant ainsi de 3 cm à 2,7 cm pour les pêcheurs à pied de loisir, et par arrêté du 18 décembre 2006 pour les pêcheurs à pied professionnels.

L'arrêté ministériel du 19 mars 2007 s'applique aux pêcheurs à pied professionnels et complète la réglementation communautaire en matière de taille minimale de captures des organismes marins. Cet arrêté est abrogé par celui du 16 juillet 2009 et détermine la taille minimale des coquillages comme il est indiqué ci-dessous:

Coque (*Cerastoderma edule*) : 2,7 cm. Gisement de la baie de Somme, région Basse-Normandie, gisement de

La Baule : 3 cm

Praire (*Venus verrucosa*) : 4,3 cm

Huître plate (*Ostrea edulis*) : 6 cm

Huître creuse (*Crassostrea gigas*) : 5 cm

Oursin (*Paracentrotus lividus*) : 4 cm piquants exclus ; région Bretagne : 5,5 cm piquants exclus

Moule (*Mytilus edulis*) : 4 cm

Ormeau (*Haliotis spp.*) : 9 cm

Bouquet (*Palaemon serratus*) : 5 cm dans les régions Bretagne, Basse-Normandie et secteur de la baie de Granville

Palourde rose (*Venerupis rhomboides*) : 3,8 cm

Vénus (*Spisula spp.*) : 2,8 cm

Vernis (*Challista spp.*) : 6 cm

Coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus*) : 10,2 cm en zone VII

Coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus*) : 10,5 cm pour la rade de Brest et les pertuis charentais

Palourde japonaise (*Venerupis philippinarum*) : 4 cm dans la région Basse-Normandie

(Observation étant faite que la taille minimale pour la palourde japonaise avait été réduite à 35 mm par le règlement CEE n° 40/2008 du 16 janvier 2008 et le règlement CEE n° 43/2009 du 16 janvier 2009, alors que la taille minimale de palourde européenne demeurerait fixée à 40 mm. Un règlement technique CEE n° 1288/2009 du 27 novembre 2009 prolonge l'application de l'article 16 de l'annexe III du règlement n° 43/2009 concernant la taille de palourde japonaise jusqu'en juin 2011). L'arrêté du 16 juillet 2009 ne s'applique pas aux produits issus de l'élevage, c'est-à-dire les coquillages ayant séjourné au minimum douze mois dans une concession. La taille d'un mollusque bivalve est mesurée conformément à la réglementation communautaire en vigueur (article 4 du présent arrêté) et correspond, en tout état de cause, à la plus grande dimension de la coquille.

3.3. Dispositions réglementaires complémentaires régionales

Les gisements coquilliers ne supportent pas la même pression de pêche car ils n'ont pas la même productivité. Or l'encadrement juridique national de l'activité de la pêche à pied ne tient pas compte de cette différence, d'où la nécessité de la mise en place d'une gestion appropriée aux spécificités de chaque gisement coquillier par des arrêtés locaux.

3.3.1. Loire-Atlantique

A. Mise en place des licences et des timbres

La limitation de l'effort de pêche n'existait pas en Pays de Loire avant 2005, le permis de pêche donnant accès à tous les gisements et tous les coquillages. Ce qui fut catastrophique à la fin de l'année 2004. Cette année là, le gisement de coques de la baie de La Baule était le plus productif au niveau national. 510 pêcheurs avaient obtenu un permis contre 197 en 2003, et ont envahi la baie en hiver et littéralement pillé le gisement en un mois et demi. La plupart de ces pêcheurs provenaient de différents départements contre seulement 11 % des pêcheurs locaux (Foucart 2005).

B. Création d'une licence pour le gisement de la Baule

Pour éviter que cette situation ne se reproduise en 2005, la Direction Départementale des Affaires Maritimes (actuellement Direction Départementale des Territoires et de la Mer - DDTM) de Loire-Atlantique a limité l'accès à la ressource en fermant temporairement le gisement et en contingentant le nombre de permis à 250 par l'arrêté 2005/63 du 02 décembre 2005.

Un système de licences professionnelles payantes obligatoires en plus du permis pour pêcher les coques sur le gisement de la Baule a été également instauré par arrêté préfectoral n° 2004/64 à compter du 1 janvier 2005 à la demande des pêcheurs à pied professionnels de Loire-Atlantique qui se sont organisés en Commission au sein du Comité Local des Pêches du Croisic. Le prix de la licence pour les coques de la Baule a été fixé à 300 € et le quota par jour et par personne à 150 kg.

C. Création d'une licence pour tous les gisement de Loire-Atlantique et création des timbres

Par arrêté préfectoral n° 103/2004 une licence générale payante d'un montant de 100 € est devenue obligatoire à partir du 1 janvier 2005 pour tous les professionnels souhaitant exploiter les gisements classés de Loire-Atlantique, et pas uniquement pour la Baule. Ce système de licences payantes est destiné à favoriser des pêcheurs réguliers qui sont préoccupés par la bonne gestion des gisements de leur région, à l'opposé des pêcheurs opportunistes. La seule exception a été faite pour la pêche professionnelle des huîtres, où seul un permis était obligatoire.

Le système de timbres a été introduit en même temps dans le but d'adapter le nombre de pêcheurs à la capacité d'exploitation des différents gisements. Le système de timbres spécifiques payants en plus de l'obtention de la licence générale a été créé pour les principaux coquillages exploités et les gisements les plus importants. La licence donnait accès à tout coquillage sur toute zone non soumise à un timbre. Il est nécessaire de posséder la licence générale pour disposer des timbres. Tout comme les autres mesures de gestion de la pêche, la création de ces timbres a été réalisée en concertation avec les professionnels. De telle manière le pêcheur professionnel doit posséder un permis (gratuit) et une licence payante (100 €). Pour certains gisements et espèces il faut posséder un timbre en plus du permis et de la licence, (donc les pêcheurs sont obligés de payer la double taxe). Chaque timbre est contingenté en fonction de la capacité d'exploitation des gisements et correspond aux espèces de coquillages et/ou des secteurs suivants :

Coque de la Baule 300 €

Moule Loire-Atlantique 400 €

Palourde Loire-Atlantique 150 €

Tous coquillages Traict du Croisic 300 €

Le nombre de timbres délivrés a été limité à 50 pour les palourdes de Loire-Atlantique, 35 pour les moules de Loire-Atlantique, et 18 pour tous coquillages du Traict du Croisic (avec quota de pêche de 70 kg de coques par jour et par pêcheur).

D. Création de timbres supplémentaires et création d'une licence spéciale pour la pêche des huîtres

Pour la campagne de pêche de 2009-2010 des timbres supplémentaires appelés timbres «petits gisements» ont été instaurés par l'arrêté préfectoral n° 34/2009 pour les espèces de coquillages et/ou secteurs suivants :

Gastéropodes (ormeau, bigorneau, bernique, etc.) 30 timbres

Autres bivalves (tout bivalve sauf huître, coque, moule, palourde et sauf coquillage du Traict du Croisic) 40 timbres

Coques du Pouliguen 30 timbres

Coques autres gisements de Loire-atlantique 50 timbres

Coques de Pen Bé 45 timbres

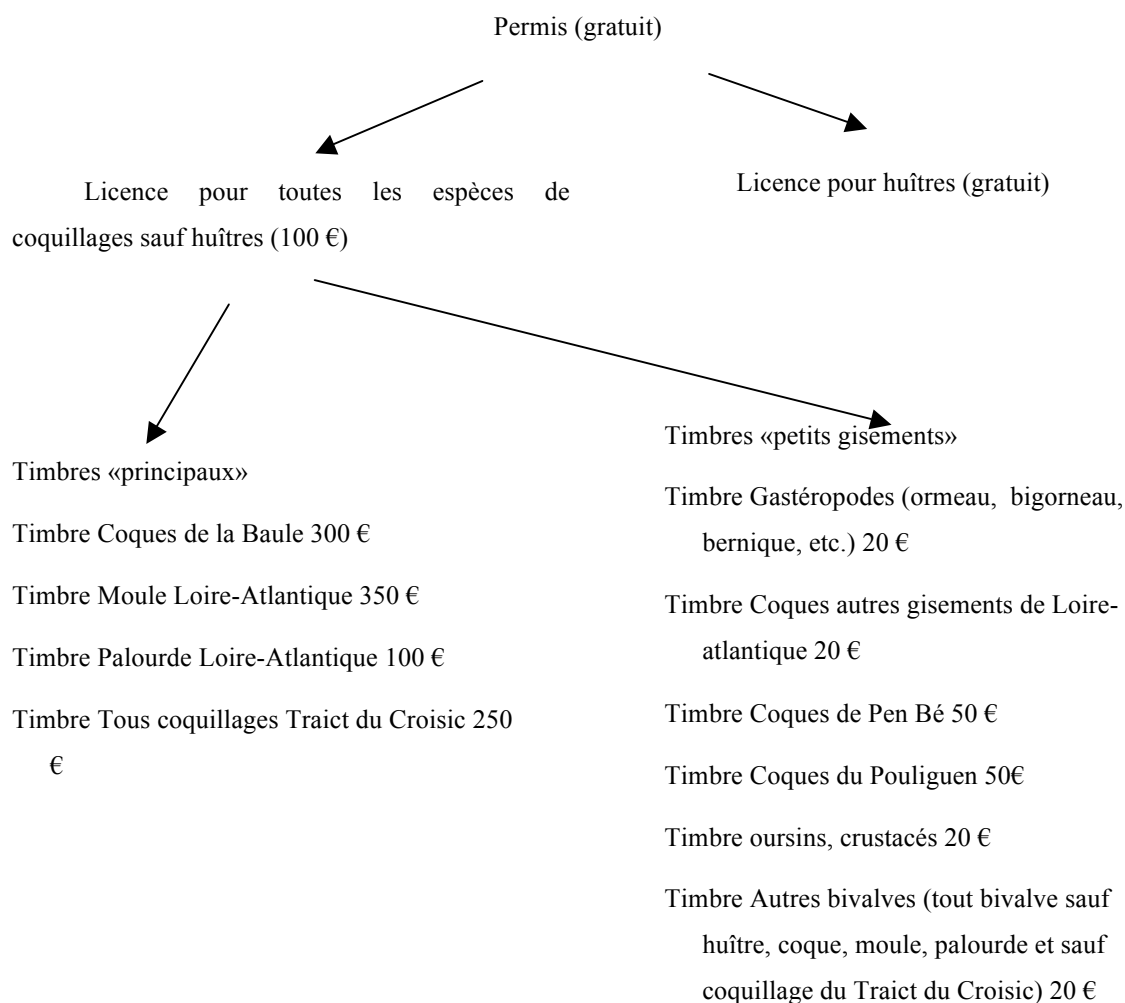
Pour ajuster l'effort de pêche à la capacité du gisement de coques de la Baule, la décision a été prise de ne pas augmenter le nombre de timbres «coques de la Baule». L'attribution de timbres à un nouveau demandeur était rendue possible uniquement à condition que cinq anciens détenteurs ne renouvellent pas leur demande pour la campagne suivante (Article 6 de l'arrêté n° 34/2009).

L'arrêté 269/2007 du 31/12/07 a institué une licence spéciale pour la pêche à pied à titre professionnel des huîtres sur le littoral de Loire-Atlantique. Le nombre de licences «huîtres» a été fixé à 68. Il a été cependant prévu qu'en cas de circonstances particulières liées à l'activité ostréicole, leur nombre pourrait être modifié. Les nouvelles licences ainsi créées seraient attribuées en priorité aux ostréiculteurs détenteurs de concessions d'huîtres sur le DPM du littoral concerné. Effectivement, en 2008, en raison de surmortalité de naissains et de juvéniles d'huîtres creuses, un dispositif dérogatoire consistant à délivrer des licences «huîtres» à titre exceptionnel dut être mis en place. Le nombre maximal de licences supplémentaires autorisant les ostréiculteurs à pêcher les huîtres creuses a été fixé à 37. Ce dispositif a été reconduit à l'identique pour les campagnes de pêche 2009 – 2010 et 2010 – 2011. (Article 4 de l'arrêté 43/2010).

E. Les pièces administratives nécessaires pour pouvoir exercer la pêche à pied professionnelle en Loire-Atlantique en 2010.

Ainsi depuis l'année 2005 tout pêcheur à pied professionnel doit posséder au minimum à la fois le permis et la licence pour avoir accès aux gisements de Loire-Atlantique et depuis 2009, au moins un timbre principal (voir schéma ci-après). Les licences ne peuvent être attribuées qu'aux pêcheurs titulaires d'un permis de pêche professionnel délivré par le Préfet du département de Loire-Atlantique. Le contingent du nombre de permis est fixé par le Préfet de Région Pays de Loire. Une carte unique faisant office de licences et de permis de pêche à pied est délivrée par la DDTM et le COREPEM (Comité Régional des Pêches et des Élevages Marins des Pays de Loire) en collaboration avec le Comité Local des Pêches (article 5 de l'arrêté n° 34/2009). La licence et les timbres sont valables un an.

Aujourd'hui, l'implication des professionnels dans la gestion de la pêche à pied est très importante : ils ont pris part entière à la mise en place du cadre réglementaire local et de son évolution. La réglementation locale est issue de la collaboration entre le Comité Régional des Pêches, le Comité Local des Pêches du Croisic et les Affaires maritimes, avant d'être entérinée par arrêté préfectoral (Foucart 2005).



F. Modalités d'attribution des licences et des timbres.

Suivant les dispositions de l'article 5 de l'arrêté n° 34/2009 pour bénéficier des licences il faut :

- exercer l'activité de la pêche à pied professionnelle
- être affilié à un régime de protection sociale (MSA ou ENIM)
- être à jour au moment de la demande des obligations de déclaration de captures et des cotisations professionnelles obligatoires dues aux différents organismes professionnels de pêche.

Si le nombre de demandes des licences est supérieur au contingent, les licences sont attribuées selon l'ordre de priorité suivante :

- demandeur ayant obtenu la licence demandée l'année précédente en Loire-Atlantique et dont la situation reste inchangée
- demandeur ayant déposé un dossier complet de demande de licence pour la campagne précédente et ayant obtenu un refus
- tout autre demandeur ayant déposé une première demande conforme.

Selon l'article 6 de l'arrêté susvisé les timbres sont attribués uniquement aux titulaires de licence générale de pêche à pied professionnelle sur le littoral de Loire-Atlantique pour la même campagne. Pour pouvoir obtenir un timbre «petits gisements» il faut posséder au moins un timbre «principal». Les modalités d'attribution des timbres au cas où le nombre de demandes est supérieur au contingent sont les mêmes que pour les licences générales.

G. Réglementation en vigueur spécifique pour la Loire-Atlantique

L'arrêté n° 51/2002 définit la réglementation pour la pêche à pied de loisir en Loire-Atlantique. La pêche de loisir des coquillages est autorisée en dehors des zones de production classées ainsi que dans les zones de productions de coquillages classées A. La pêche dans les zones classées B est autorisée mais déconseillée. La pêche de loisir des coquillages est interdite dans les zones de production classées C ou D, à moins de 10 mètres du périmètre des concessions de cultures marines et à l'intérieur du périmètre des ports. Les tailles minimales et les quantités maximales autorisées à prélever sont fixées pour les pêcheurs de loisir comme suit :

- Moules 4 cm / 5 kg
- Coques 2,7 cm (3 cm à la Baule) / 5 kg
- Huîtres creuses 5 cm / 5 kg
- Palourdes 3,5 cm / 3 kg
- Spisules (vénius) 2,8 cm / 3 kg
- Praires 4 cm / 3 kg
- Pétoncles 3,5 cm / 3 kg

Pour les pêcheurs à pied professionnels la pêche est interdite à moins de 10 mètres du périmètre des concessions de cultures marines et en dehors des zones de production de coquillages. (Article 8 de l'arrêté n° 51/2002).

L'article 2 de l'arrêté préfectoral n° 43/2010 fixe le nombre maximal de permis de pêche à pied professionnelle pour la campagne de pêche 2010-2011 comme suit :

- pour tous les coquillages du Traict du Croisic : 18 permis
- pour les coques du gisement naturel de la baie de La Baule : 208 permis
- pour les coques du Pouliguen : 30 permis
- pour les coques de Pen Bé : 45 permis
- pour les coques des autres gisements de la Loire-Atlantique : 50 permis
- pour les palourdes de la Loire-Atlantique : 60 permis
- pour les moules de la Loire-Atlantique : 36 permis
- pour les oursins et les crustacés de la Loire-Atlantique : 10 permis
- pour les gastéropodes de la Loire-Atlantique : 30 permis
- pour les huîtres de la Loire-Atlantique : 31 permis
- pour tous les autres bivalves de la Loire-Atlantique : 20 permis
- pour les autres organismes marins : aucun contingent

Le nombre de timbres pour certains espèces et gisements pour la campagne de pêche 2010-2011 défini dans la délibération n° 10/2009 et validé par l'arrêté préfectoral n° 44/2010 est identique au nombre de permis relatifs aux mêmes gisements.

3.3.2. Vendée

La pêche à pied professionnelle est également encadrée en Vendée par les Affaires Maritimes avec la collaboration du COREPEM et le Comité Local des pêches de Noirmoutier. Les mêmes principes de gestion qu'en Loire-Atlantique sont appliqués en Vendée (Foucart 2008).

La licence payante a été mise en place par le COREPEM en 2006, le timbre pour les palourdes a également été créé en 2006, et celui pour les coques en 2007.

Les modalités d'attribution de licences et de timbres sont précisées dans l'arrêté n° 22/2010 du 2 février 2010. Les principes d'attribution de licences et de timbres sont les mêmes qu'en Loire-Atlantique.

La pêche à pied en Vendée est réglementée par l'arrêté n° 16/2007 du 15 février 2007 modifié. Suivant les dispositions de cet arrêté, la pêche à pied de loisir et professionnelle est interdite à moins de 25 mètres du périmètre des concessions de cultures marines. La pêche de loisir des coquillages est autorisée en dehors des zones de productions classées ainsi que dans les zones de productions de coquillages classées A et B. La pêche de loisir des coquillages est interdite dans les zones de productions de coquillages classées C ou D et dans les zones définies par l'arrêté du Préfet de la région Pays de la Loire n° 56/2000 du 28 juillet 2000.

Suivant les dispositions de l'article 1 de l'arrêté n° DDAM 17/08 la pêche à pied professionnelle sur le littoral de la Vendée est interdite dans les zones classées C et/ou D.

Les tailles minimales et les quantités maximales autorisées à prélever sont fixées pour les pêcheurs de loisir comme suit :

- Moules 4 cm / 5 kg
- Coques 2,7 cm / 3 kg
- Huîtres creuses 5 cm / 3 douzaines
- Palourdes 3,5 cm / 3 kg
- Spisules (vénius) 2,8 cm / 3 kg
- Pétoncles 3,5 cm / 2 kg
- Tellines (pignon, donax) 2,5 cm / 2 kg

En 2009-2010 a eu lieu une évolution de la réglementation de la pêche à pied en Vendée. Des quotas ont été redéfinis : le quota des coques a été abaissé de 75 kg à 60 kg par marée et par pêcheur, le quota des palourdes a été fixé à 70 kg par marée. Des zones de restriction de pêche à pied ont été également changées : une interdiction de pêcher dans les allées séparatives des concessions de cultures marines (y compris si elles font plus de 50 mètres) a été établie. Cette évolution de la réglementation concerne également les engins de pêche. L'arrêté n° 274/2009 interdit l'utilisation de tout engin de triage équipé de barreaux dont l'écartement

mesuré d'un bord interne à l'autre est inférieur à 19 mm. L'usage du tellinier, de la drague à la main et de tout engin assimilé a été également spécifié.

3.3.3. Bretagne

Le conseil CRPEM Bretagne a exprimé le souhait d'instaurer un système de licences pour la pêche à pied professionnelle en 2003. Finalement, ce système n'a été mis en place qu'à partir du 1 janvier 2005. Trois licences distinctes ont été adoptées : pêche à pied des coquillages, pêche à pied des crustacés et pêche à pied des poissons. La licence coquillage se décline en timbres correspondant à la pêche d'une espèce sur un gisement classé ou un secteur de pêche.

L'arrêté relatif à la gestion durable de la pêche à pied en Bretagne du 04 février 2009 régit l'exercice de la pêche à pied. La pêche professionnelle est soumise, outre la licence à la détention d'un permis de pêche à pied professionnelle délivré par le directeur départemental des affaires maritimes et, dans le cas des pêches pratiquées dans les zones sanitaires classées en C, à la détention d'un contrat liant le pêcheur professionnel à un établissement agréé sur le plan sanitaire à traiter des produits issus de zone C.

La modalité d'attribution de licences et de timbres pour l'année 2010 est réglementée par délibération «PAP-CPRM-2009-A» du Comité Régional des Pêches Maritimes et des Elevages Marins de Bretagne du 04 décembre 2009. La licence est attribuée aux demandeurs ayant obtenu au moins un timbre de pêche à pied dans la Région de Bretagne et de Loire-Atlantique tandis qu'en Vendée un pêcheur professionnel n'a pas l'obligation de disposer d'un timbre pour obtenir sa licence.

Suivant les dispositions de l'article 3 de la présente délibération, le Conseil du CRPEM Bretagne, sur proposition du Président et de la commission du CLPM concerné par le gisement, après avis de la Commission Coquillages régionale peut fixer pour chaque campagne de pêche un contingent global de licences et de timbres, les dates d'ouverture et de fermeture de gisements ainsi les quotas de pêche.

Dans le souci de couvrir l'intégralité des espèces pêchées par des licences y compris celles pêchées en dehors des gisements classés, les timbres «hors gisement» ont été introduits. Depuis l'année 2010 seuls les demandeurs ayant

obtenu un timbre sur un des gisements particuliers peuvent prétendre à l'obtention du timbre «hors gisement». Exceptionnellement, les demandeurs qui ont été titulaires d'un timbre «hors gisement» sans être titulaire d'un autre timbre de pêche à pied lors de la campagne de pêche 2009-2010, peuvent renouveler ce timbre pour la campagne 2010-2011 (Article 2 de la délibération «pêche à pied-CRPM-2010/2011-B» du 4 décembre 2009).

4. CONCLUSION

La pêche à pied est une activité réglementée à plusieurs niveaux : européen, national et régional. Les différents principes de gestion de la pêche à pied sont également appliqués : mesures techniques concernant l'outil de pêche, aménagement spatio-temporel des gisements coquilliers, tailles minimales des espèces capturées et quotas. La pêche à pied professionnelle est encadrée au niveau régional grâce au système de timbres et de licences mis en place par le CRPEM en étroite collaboration avec les pêcheurs professionnels et les affaires maritimes.

La pêche à pied de loisir ne bénéficie pas d'un encadrement juridique aussi complet que la pêche à pied professionnelle. L'absence du système de permis et de licences pour les pêcheurs récréatifs ne permet pas d'adapter l'effort de la pêche récréative à la capacité de chaque gisement et rend quasiment impossible le contrôle du nombre de pêcheurs de loisir et donc leur impact sur l'environnement. Par conséquent l'impact de la pêche à pied de loisir sur l'environnement est souvent négligé, tandis qu'il est aussi important que l'impact de la pêche à pied professionnelle.

5. TEXTES DE RÉFÉRENCE

Directives communautaires

Directive CEE n° 79/923 du 30 octobre 1979 relative à la qualité requise des eaux conchylicoles, modifiée par Directive CEE n° 91/492 du 15 juillet 1991, sera abrogée à partir à compter du 22 décembre 2013. JOCE n° L 281 du 10/11/1979.

Règlement CEE n° 170/83 du Conseil du 25 janvier 1983 instituant un régime communautaire de conservation et de gestion des ressources de pêche, abrogé par règlement CEE n° 3760/92 du Conseil du 20 décembre 1992. JO n° L 24 du 27/01/1983, p.p. 1–13.

Directive CEE n° 91/492 du 15 juillet 1991 fixant les règles sanitaires régissant la production et la mise sur le marché des coquillages vivants, modifié par directive CEE 97/79 du 18 décembre 1997, par directive CEE 97/91 du 20 octobre 1997, par règlement CEE 806.2003 du 14 avril 2003.

JO n°L 268 du 24/09/1991, p.p. 1–14.

Règlement CEE n° 3760/92 du Conseil du 20 décembre 1992 instituant un régime communautaire de la pêche et de l'aquaculture. JO n° L 389 du 31/12/19 92, pp. 0001 – 0014.

Règlement CEE n° 850/98 du Conseil du 30 mars 1998 visant à la conservation des ressources de pêche par le biais de mesures techniques de protection des juvéniles d'organismes marins. JO n° L 125 du 27/04/1998, p.p. 0001 – 0036.

Règlement CEE n° 1459/1999 du Conseil du 24 juin 1999, modifiant le règlement CEE n° 850/98 du Conseil visant à la conservation des ressources de pêche par le biais de mesures techniques de protection des juvéniles d'organismes marins. JO n° L 168 du 03/07/1999, p.p. 0001 – 0005.

Règlement CEE n° 466/2001 de la Commission du 8 mars 2001 portant fixation de teneurs maximales pour certains contaminants dans les denrées alimentaires. JO n° L 077 du 16/03/2001, p.p. 0001 – 0013.

Règlement CEE n° 854/2004 du Conseil du 29 avril 2004 fixant les règles spécifiques d'organisation des contrôles officiels concernant les produits d'origine animale destinés à la consommation humaine. JO n° L 139 du 30/04/2004.

Règlement CEE n° 40/2008 du Conseil du 16 janvier 2008 établissant, pour 2008, les possibilités de pêche et les conditions associées pour certains stocks halieutiques et groupes de stocks halieutiques, applicables dans les eaux

communautaires et, pour les navires communautaires, dans les eaux soumises à des limitations de capture. JO n° L 019 du 23/01/2008, p.p. 0001 – 0203.

Règlement CEE n° 43/2009 du Conseil du 16 janvier 2009 établissant, pour 2009, les possibilités de pêche et les conditions associées pour certains stocks halieutiques et groupes de stocks halieutiques, applicables dans les eaux communautaires et, pour les navires communautaires, dans les eaux soumises à des limitations de capture. JO n° L 022 du 26/01/2009, p.p. 0001 – 0205.

Règlement CEE n° 1288/2009 du Conseil du 27 novembre 2009 instituant des mesures techniques transitoires du 1er janvier 2010 au 30 juin 2011. JO n° L 347 du 24/12/2009, p.p. 0006 – 0008.

Dispositions nationales

Décret du 9 janvier 1852 sur l'exercice de la pêche maritime, modifié. Version consolidée au 08 mai 2010. JORF du 21 août 1944, p. 53.

Décret du 20 août 1939 relatif à la salubrité des huîtres, moules et autres coquillages. Version consolidée au 01 mars 2009. JORF du 13 septembre 1939, p.11366.

Décret n° 69-576 du 12 juin 1969. Classement des gisements naturels de coquillages et exercice de la pêche sur lesdits gisements. Version consolidée au 14 juin 1969. JORF du 13 juin 1969, p. 5922.

Décret n° 82-635 du 21 juillet 1982 pris en application de l'article 3 du décret n° 82-389 du 10 mai 1982 et de l'article 3 du décret n° 82-390 du 10 mai 1982, relatif aux pouvoirs des préfets sur les services des affaires maritimes. Version consolidée au 27 janvier 1990. JORF du 23 juillet 1982, p. 2373.

Loi n° 85-542 du 22 mai 1985 modifiant le décret du 9 janvier 1852 sur l'exercice de la pêche maritime. JORF du 24 mai 1985, p. 5815.

Loi n° 86-2 du 3 janvier 1986 relative à l'aménagement, la protection et la mise en valeur du littoral. Version consolidée au 01 juillet 2006. JORF du 4 janvier 1986, p. 200.

Décret n° 89-247 du 14 avril 1989 portant application de l'article 1 de la loi n° 84-608 du 16 juillet 1984 relative à l'Institut français de recherche pour l'exploitation de la mer. Version consolidée au 20 avril 1989. JORF du 20 avril 1989, p.5071.

Décret n° 89-273 du 26 avril 1989 portant application du décret du 9 janvier 1852 modifié sur l'exercice de la pêche maritime en ce qui concerne la première mise en marche des produits de la pêche maritime et les règles relatives aux communications d'informations statistiques. Version consolidée au 08 juin 2006. JORF du 3 mai 1989, p. 5663.

Décret n° 89-1018 du 22 décembre 1989 portant application du décret du 9 janvier 1852 modifié sur l'exercice de la pêche maritime en ce qui concerne la détermination de la taille minimale de capture et de débarquement des poissons et autres organismes marins. Version consolidée au 26 janvier 2007. JORF n° 4 du 5 janvier 1990, p. 177.

Décret n° 90-94 du 25 janvier 1990 pris pour l'application des articles 3 et 13 du décret du 9 janvier 1852 modifié sur l'exercice de la pêche maritime. Version consolidée au 01 avril 2009. JORF n° 23 du 27 janvier 1990, p. 1152.

Décret n° 90-95 du 25 janvier 1990 pris pour l'application de l'article 3 du décret du 9 janvier 1852 modifié fixant les conditions générales d'exercice de la pêche maritime dans les zones de pêche non couvertes par la réglementation communautaire de conservation et de gestion. Version consolidée au 29 août 2009. JORF n° 23 du 27 janvier 1990, p. 1155.

Loi n° 91-627 du 3 juillet 1991 portant diverses dispositions en matière de pêches maritimes et de cultures marines. Version consolidée au 21 septembre 2000. JORF n° 155 du 5 juillet 1991, p. 8761.

Décret n° 90-618 du 11 juillet 1990 relatif à l'exercice de la pêche maritime de loisir. Version consolidée au 21 juin 2009. JORF n°162 du 14 juillet 1990, p. 8367.

Décret n° 94-340 du 28 avril 1994 modifié, relatif aux conditions sanitaires de production et de mise sur le marché des coquillages vivants, abrogé par décret n° 2003-768 du 1 août 2003. JOFR n° 101 du 30 avril 1994, p.p. 6342 - 6346.

Arrêté du 7 juin 1994 fixant le poids ou la taille minimale de capture des espèces de poissons et autres animaux marins pour l'exercice de la pêche maritime de loisir dans les eaux maritimes qui relèvent de la souveraineté ou de la juridiction française, mais qui ne sont pas couvertes par la réglementation communautaire de conservation et de gestion. JORF n° 132 du 9 juin 1994, p. 8330.

Arrêté du 25 juillet 1994 fixant les règles sanitaires de la purification et de l'expédition des coquillages vivants. JO n° 174 du 29 Juillet 1994.

Arrêté du 25 octobre 1994 modifiant l'arrêté du 7 juin 1994 fixant le poids ou la taille minimale de capture des espèces de poissons et autres animaux marins pour l'exercice de la pêche maritime de loisir dans les eaux maritimes qui relèvent de la souveraineté ou de la juridiction française, mais qui ne sont pas couvertes par la réglementation communautaire de conservation et de gestion. JORF n° 254 du 1 novembre 1994, p. 15570.

Décret n° 94-1046 du 6 décembre 1994 relatif aux missions et attributions des directions régionales et départementales des affaires sanitaires et sociales, abrogé par décret n° 2003-462 du 21 mai 2003 relatif aux dispositions réglementaires des parties I, II et III du code de la santé publique. JORF n°122 du 27 mai 2003, p. 37006.

Loi n° 97-1051 du 18 novembre 1997 d'orientation sur la pêche maritime et les cultures marines. Version consolidée au 14 mai 2009. JORF n° 268 du 19 novembre 1997, p. 16723.

Arrêté du 21 mai 1999 relatif au classement de salubrité et à la surveillance des zones de production et des zones de reparcage des coquillages vivants. JO n° 132 du 10 Juin 1999, p. 8508.

Décret n° 99-1163 du 21 décembre 1999 modifiant le décret n° 90-618 du 11 juillet 1990 relatif à l'exercice de la pêche maritime de loisir. Version consolidée au 30 décembre 1999. JORF n° 302 du 30 décembre 1999, p. 19837.

Décret n° 2001-426 du 11 mai 2001 réglementant l'exercice de la pêche maritime à pied à titre professionnel. Version consolidée au 07 août 2003. JORF n° 115 du 18 mai 2001, p. 7963.

Arrêté du 11 juin 2001 déterminant les conditions de délivrance du permis de pêche à pied professionnelle. JORF/LD p. 09911.

Décret n° 2003-768 du 1 août 2003 relatif à la partie réglementaire du livre II du code rural. Version consolidée au 07 août 2003. JORF n° 181 du 7 août 2003 p. 37235.

Arrêté du 18 décembre 2006 définissant la taille minimale de la coque (*Cerastoderma edule*).

JORF n° 299 du 27 décembre 2006, p. 19703.

Arrêté du 19 décembre 2006 modifiant l'arrêté du 7 juin 1994 fixant le poids ou la taille minimale de capture des espèces de poissons et autres animaux marins pour l'exercice de la pêche maritime de loisir dans les eaux maritimes qui relèvent de la souveraineté ou de la juridiction française, mais qui ne sont pas couvertes par la réglementation communautaire de conservation et de gestion. JORF n° 299 du 27 décembre 2006, p. 19703.

Arrêté du 19 mars 2007 déterminant la taille minimale ou le poids minimal de capture et de débarquement des poissons et autres organismes marins. Version consolidée au 26 août 2009. JORF n° 91 du 18 avril 2007, p. 6958.

Décret n° 2007-1317 du 6 septembre 2007 modifiant le décret n° 90-618 du 11 juillet 1990 relatif à l'exercice de la pêche maritime de loisir. JORF n° 208 du 8 septembre 2007, p. 14807.

Arrêté du 16 juillet 2009 déterminant la taille minimale ou le poids minimal de capture et de débarquement des poissons et autres organismes marins. Version consolidée au 26 août 2009. JORF n° 0195 du 25 août 2009, p. 13903.

Loi n° 2009-879 du 21 juillet 2009 portant réforme de l'hôpital et relative aux patients, à la santé et aux territoires. Version consolidée au 27 mars 2010. JORF n° 0167 du 22 juillet 2009, p. 12184.

Décret n° 2010-130 du 11 février 2010 relatif à l'organisation et aux missions des directions interrégionales de la mer. JORF n° 36 du 12 février 2010.

Ordonnance n° 2010-462 du 6 mai 2010 créant un livre IX du code rural relatif à la pêche maritime et à l'aquaculture marine. JO du 7 mai 2010.

Code rural et de la pêche maritime. Livre VII : Dispositions sociales.

Article L722-1 modifié par Loi n°2002-73 du 17 janvier 2002 - art. 28. JORF du 18 janvier 2002

Article L722-5 modifié par Loi 2002-1575 2002-12-30 art. 43 II, IV Finances pour 2003. JORF du 31 décembre 2002. Article R722-2.

Livre IX : Pêche maritime et aquaculture marine du Code rural et de la pêche maritime. Article L945-4

Dispositions locales

Loire-Atlantique

Arrêté n° 10-96 du 10 juin 1996 réglementant l'exercice de la pêche des coquillages sur le littoral de la région.

Arrêté préfectoral n° 51/2002 réglementant l'exercice de la pêche des coquillages sur le littoral de Loire-Atlantique, modifié. 22 janvier 2002.

Arrêté n° 2004/64 portant approbation de la délibération « Coques n° 02/2004 » du 30 août 2004 du Comité régional des pêches maritimes et des élevages marins des Pays de la Loire.

Arrêté n° 103/2004 portant approbation de la délibération n°03/2004 du 10 décembre 2004 du Comité régional des pêches maritimes et des élevages marins des Pays de la Loire.

Arrêté préfectoral n° 34/2009 portant approbation de la délibération n°05/2008 du Comité régional des pêches maritimes et des élevages marins des Pays de la Loire du 22 décembre 2008 relative aux conditions d'exercice de la pêche à pied professionnelle des coquillages, crustacés et échinodermes en Loire-Atlantique, au titre de la campagne de pêche 2009-2010 du 13 mars 2009 au 12 mars 2010 inclus.

Arrêté préfectoral n° 43/2010 fixant le contingent de permis de pêche à pied professionnelle dans le département de la Loire-atlantique, au titre de la campagne de pêche 2010-2011 du 13 mars au 12 mars 2011 inclus. 19 février 2010.

Délibération n° 10/2009 du 11/12/09 relative aux conditions d'exercice de la pêche à pied professionnelle des coquillages, crustacés et échinodermes en Loire-Atlantique.

Arrêté préfectoral n° 44/2010 portant approbation de la délibération du Comité régional des pêches maritimes et des élevages marins des Pays de la Loire n° 10/2009 du 11 décembre 2009 relative aux conditions d'exercice de la pêche à pied professionnelle des coquillages, crustacés et échinodermes en Loire-Atlantique, au titre de la campagne de pêche 2010-2011 du 13 mars au 12 mars 2011 inclus. 22 février 2010.

Vendée

Arrêté préfectoral n° 16/2007 réglementant la pêche des coquillages sur le littoral du département de la Vendée du 15 février 2007 modifié par l'arrêté préfectoral n° 160/2009 du 18 septembre 2009.

Arrêté n° 274/2009 portant modification de l'arrêté n° 16/2007 modifié, réglementant la pêche des coquillages sur le littoral du département de la Vendée.

Arrêté n° DDAM.17/08 portant condition d'attribution du permis de pêche à pied à titre professionnel dans le département de la Vendée.

Arrêté n° 22/2010 portant approbation de la délibération du Comité régional des pêches maritimes et des élevages marins des Pays de la Loire n° 12/2009 du 11 décembre 2009 relative aux conditions d'exercice de la pêche à pied professionnelle des coquillages en Vendée.

Arrêté du préfet de la région Pays de la Loire n° 56/2000 du 28 juillet 2000 portant interdiction de pêche et de ramassage de tous coquillages dans certaines zones du littoral du département de la Vendée.

Bretagne

Délibération «PAP-CPRM-2009-A» du Comité Régional des Pêches Maritimes et des Elevages Marins de Bretagne du 04 décembre 2009, portant création et fixant les conditions d'attribution de la licence de pêche à pied sur les secteurs de pêche du littoral de la région de Bretagne.

Délibération «pêche à pied-CRPM-2010/2011-B» du Comité Régional des Pêches Maritimes et des Elevages Marins de Bretagne du 4 décembre 2009 fixant le nombre de timbres de pêche sur les secteurs de pêche du littoral des quartiers maritimes de la région Bretagne.

Arrêté 2010-1013 portant approbation de la délibération "PECHE A PIED-AY/VA-2010/2011-B" du 4 décembre 2009, fixant les conditions de pêche à pied sur les secteurs de pêche du littoral des quartiers d'Auray et Vannes, du comité régional des pêches maritimes et des élevages marins de Bretagne.

Arrêté 2010-1044 portant approbation de la délibération "PECHE A PIED-Lo-2010/2011-B" du 4 décembre 2009, fixant les conditions de pêche à pied sur les secteurs de pêche à pied dans le ressort du quartier maritime de Lorient, du comité régional des pêches maritimes et des élevages marins de Bretagne.

Arrêté 2010-1032 portant approbation de la délibération "PECHE A PIED-GV-2010/2011-B" du 4 décembre 2009, fixant les conditions de pêche à pied dans le ressort du quartier maritime du Guilvinec, du comité régional des pêches maritimes et des élevages marins de Bretagne.

Arrêté 2010-1033 portant approbation de la délibération "PECHE A PIED-DZ-2010/2011-B" du 4 décembre 2009, fixant les conditions de pêche à pied sur les secteurs de pêche à pied dans le ressort du quartier maritime de Douarnenez, du comité régional des pêches maritimes et des élevages marins de Bretagne.

Arrêté 2010-1023 portant approbation de la délibération "PECHE A PIED-NF-2010/2011-B" du 4 décembre 2009, fixant les conditions de pêche à pied dans le ressort des quartiers maritimes de Camaret, Brest et Morlaix, du comité régional des pêches maritimes et des élevages marins de Bretagne.

Arrêté 2010-1042 portant approbation de la délibération "PECHE A PIED-PL-2010/2011-B" du 4 décembre 2009, fixant les conditions de pêche à pied sur les

secteurs de pêche à pied dans le ressort du quartier maritime de Paimpol, du comité régional des pêches maritimes et des élevages marins de Bretagne.

Arrêté 2010-1034 portant approbation de la délibération "PECHE A PIED-SB-2010/2011-B" du 4 décembre 2009, fixant les conditions de pêche à pied sur les secteurs de pêche dans le ressort du quartier maritime de Saint Brieuc, du comité régional des pêches maritimes et des élevages marins de Bretagne.

Arrêté 2010-1034 portant approbation de la délibération "PECHE A PIED-SB-2010/2011-B" du 4 décembre 2009, fixant les conditions de pêche à pied sur les secteurs de pêche dans le ressort du quartier maritime de Saint Brieuc, du comité régional des pêches maritimes et des élevages marins de Bretagne.

DEUXIÈME VOLET– ÉTUDE ÉCOLOGIQUE

TROISIÈME CHAPITRE : CONTEXTE D'ÉTUDE

1. RENFORCEMENT DES PRATIQUES STATISTIQUES EN ÉCOLOGIE MARINE

D'après un article publié dans :

Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2012. Vol. 426–427. pp. 97-108.

STRENGTHENING STATISTICAL USAGE IN MARINE ECOLOGY

Peter G. BENINGER, Inna BOLDINA, Stelios KATSANEVAKIS

1.1. Résumé

On peut définir deux types de problèmes rencontrés lors de la planification et l'analyse des résultats d'études de l'impact des perturbation anthropiques sur les écosystèmes : des problèmes d'ordre technique, liés à l'utilisation des méthodes statistiques usuelles et des problèmes d'ordre conceptuel, tel que l'importance de prendre en compte la structure spatiale dans le design expérimental. Bien que le premier type de problèmes paraisse plus simple, les tests statistiques classiques étant considérés comme routiniers, un rapide survol de la littérature démontre qu'il existe beaucoup d'incompréhension et d'erreurs d'interprétations. Souvent une approche mécanique simpliste (et inadéquate) est utilisée lors de l'interprétation de résultats de tests.

Étant donné l'incidence des erreurs et des mauvaises applications dans la mise en œuvre des protocoles quantitatifs et statistiques en écologie marine, il nous a paru nécessaire de clarifier ce paysage statistique. L'article présente un aperçu des erreurs et incompréhensions les plus fréquentes, telles que l'interprétation erronée de valeurs P, la confusion entre la signification statistique et la signification biologique, la confusion entre le seuil de significativité α et la valeur de P etc. Les avantages qui peuvent être tirés de l'utilisation de certaines notions statistiques encore peu employées en écologie marine telles que la taille d'effet et l'analyse de puissance ont été soulignées. Le fait que l'approche fréquentiste n'est pas la seule possible a suscité une attention particulière. Les évolutions récentes de la méthodologie statistique (statistique bayésienne, théorie d'information) sont également présentées.

1.2. Abstract

Although within their own disciplines, the statistical, social science, medical, and terrestrial ecology literatures are replete with accounts of the widespread misapplication and misuse of statistical testing and interpretation, awareness of these issues is weak among marine scientists who are not statisticians, but whose work is nonetheless situated within the expanse of marine ecology. Moreover, the major recent developments in statistical approaches in these fields are, as yet, poorly-represented in the marine ecological literature. We present a non-technical review of (1) the most fundamental, yet pervasive, problems concerning classical statistics, with suggestions for improved practice, (2) alternate, often more appropriate and intuitive, approaches to statistical design and interpretation, and (3) the crucial roles of reviewers, and especially of editors and editorial boards. It is hoped that increasing the awareness of these issues will strengthen statistical usage in marine ecology.

1.3. Introduction

The capacity of the human brain being what it is, no researcher can fully master all areas of science touching upon marine ecology. Hence, scientists who use statistics in their research relating more or less directly to marine ecology may be divided into three broad categories: (1) quantitative marine ecology specialists, i.e. those whose main level of expertise is in sampling and experimental design, data treatment and interpretation; these workers tend to focus upon the upper levels of ecological organization, e.g. populations and communities; (2) those working on biological questions related to marine ecology and who have upper-level familiarity with statistical procedures; they mainly focus upon the interaction of individual organisms with the environment, and are often unaware, or only vaguely so, of the numerous and lively debates on statistical methods in the statistical literature; (3) those whose main area of expertise is outside of statistics and who consider it as a kind of recipe book to be followed in order to be taken seriously by journal reviewers; they often work at the sub-individual level, e.g. in physiology, chemical ecology or cellular ultrastructure. The first category of scientists includes several notable 'giants' in the field of quantitative marine ecology, who have stressed the importance of constructing studies with the paramount objective of statistical robustness (Green 1979, Hurlbert 1984, Green 1989, Stewart-Oaten 1995, Underwood 1997, Peterson et al. 2001, Underwood & Chapman 2003). The present review is addressed

primarily to the latter two categories of researchers, whom we here refer to as 'functional' ecologists (for lack of a better term), and who contribute the majority of papers touching upon ecology in marine science journals.

Assuming an adequate methodology, study results may be compromised at two critical, and interdependent, stages: planning the study, and analyzing/interpreting the subsequent data. While both of these areas have been abundantly discussed in the biological literature, statistical usage is subject to recurring problems of misuse and misinterpretation. Apart from run-of-the-mill quibbling over whether this or that test is most appropriate for this or that experimental design, there are much more fundamental problems which arise repeatedly, whether we are aware of them or not, in the use of statistics. Indeed, entire volumes and hundreds of important papers have been written concerning the past and present misconception, misuse, and misinterpretation of statistics in virtually all fields of research (Morrison & Henkel 1970, Cohen 1994, Anderson et al. 2001, Sellke et al. 2001, Hubbard & Bayarri 2003, Cumming & Finch 2005, Ziliak & McCloskey 2008a, Huck 2011), lending credence to Mark Twain's (1907) summary verdict that 'there are three kinds of lies: lies, damned lies, and statistics'. This may come as a surprise to some readers, who are accustomed to thinking of statistics as a tool to settle questions, not to raise them.

It may also come as a surprise to many marine ecologists that the social sciences (especially psychology) and medical sciences adopted statistical data analysis well before the field of ecology (mid 1950s vs mid - 1960s), and that these fields have been on the forefront of new developments in statistical practice over the past two decades (a similar comment was made by (Germano 1999). Influenced by these developments, terrestrial ecologists have made appreciable inroads toward improved statistical procedures in recent years (Yoccoz 1991, Anderson et al. 2001, Fidler et al. 2006, Stephens et al. 2007), but these considerations appear to be poorly-represented in the work of all but the most confirmed quantitative ecologists. Although specific suggestions are scattered throughout the marine ecological literature, we are aware of only two primarily-marine papers which have delved into major areas of the problem in the past 13 years, and only one of them was in a marine journal (Germano 1999, Gerrodette 2011).

The basic problem for biologists is the desire to establish incontrovertible ‘facts’ from numerical data gathered in the study of living organisms. Contrary to what most of us believe (and have usually been taught), the situations in which this may actually be done are very rare, and most ecological studies are far too complex in scope to permit such a thing, within the bounds of the statistical methodology employed. Furthermore, we would like to accomplish these objectives with *absolutely no subjective input*, ostensibly to show that our data interpretation is completely objective (Berger & Berry 1988). There are several reasons why neither of these desires are realistic, as will be outlined below.

Here we present a brief, non-technical overview of the problems and perspectives regarding the foundations and interpretation of statistical analyses in marine ecology. To enhance focus, we will exclude spatial statistics, and concentrate on statistics of experimental or observational data and their component descriptors. We first review the common fundamental problems encountered with ‘classical’ statistical usage in marine biology/ecology, with suggestions for remediation, and then outline alternate approaches which allow us to more adequately design studies and analyze some types of ecological data. The pervasiveness of the problems encountered with statistical usage in marine biology/ecology are such that there is no justification for casting the first stone — and for this reason, we choose not to single out particular studies as examples not to be followed.

1.4. Epistemological fundamentals

1.4.1. Reasoned judgment vs blinkered mechanics

A mechanistic approach to data treatment has often replaced intelligent data interpretation, and this has been lamented by many statisticians in many fields. Scientists often feel that they must treat data in a certain stereotypical fashion in order to be taken seriously by their peers (Stewart-Oaten 1995). There are two very important points to make on this subject: (1) *all statistical treatments rely on reasoned judgment, whether the scientist uses it or not, so it is impossible to think of statistics as a simple, blind, ‘scale of justice’*; (2) *a failure to use reasoned judgment in statistical treatment of data is a fundamental abdication of responsibility which calls into question any subsequent conclusions*. Consider the following example: we wish to discover where the administration building is situated on a sloping university

campus. Two methods are proposed: (1) draw random transects through the campus and fix sampling points on each transect; at each sampling point, ask if this is the administration building. (2) Our prior experience having shown that administration buildings are usually located at the dominant topographical feature, we decide to proceed to the building at the top of the hill and ask if it is the administration building. Both approaches will give us the correct answer, but the first approach is likely to require so much effort and cost that we may decide not to pursue the question at all.

1.4.2. Observational vs experimental studies

Although most statistics texts underscore the importance of randomization to the underpinnings of experimental study, this cumbersome requirement is often not satisfied in many such studies, and even less so in observational studies (e.g. seasonal variations in reproductive activity, biochemical composition, comparisons between different geographical locations, etc.). However, it must be remembered that randomization at the planning stage is a fundamental requirement for classical statistics, both parametric and non-parametric. Many observational studies apply classical hypothesis-testing statistics in their data treatment, and this generates seemingly meaningful numbers, but in reality such studies should rely much more on descriptive statistics and comparisons of effect sizes (Greenland 1990, Rothman 1990b), regardless of peer and reviewer pressure to the contrary. A second basic reason for eschewing classical statistics in observational studies is the requirement for hypothesis formulation based on a plausible theoretical framework, without which it is impossible to engage in precise interpretations of P-values or confidence intervals (Poole 2001). Observational studies precede the first experimental studies, since it is impossible to formulate hypotheses when we know nothing at all about the systems studied.

1.4.3. Hypothesis testing vs significance testing

The majority of classical analyses are based upon a mixture of hypothesis testing and significance testing. Although these are today widely believed to be integral parts of a common approach, and presented this way in many statistics textbooks, Fisherian significance testing and Neyman - Pearson Type 1 error probability testing are derived from different foundations and intended for different objectives (Hubbard & Bayarri 2003, Stefano et al. 2005). Indeed, the primitive

genesis of the ensuing decades of confusion was Fisher's own misunderstanding of Gosset (= Student)'s precise meaning of 'statistical significance' (Ziliak 2011).

One of the basic, and far-reaching consequences of this, is the incongruity of associating Fisher's evidential P-value with Neyman - Pearson's Type 1 error rate (α); yet this is done routinely in many disciplines, including marine ecology, under the name of 'Null Hypothesis Significance Testing' (NHST), or simply 'Significance testing' (Fig.3.1), and it has been said to render meaningless the extraordinarily numerous studies in which it has been performed (Hubbard & Bayarri 2003). The situation is not helped by the ubiquitous, user-friendly statistical software which standardizes this approach, nor by recent papers which involuntarily muddy the waters by assigning a totally different meaning to α (Christensen 2005, Hubbard et al. 2005). A solution to this staggering problem has been proposed, by reporting observed P-values as lower bounds for Type 1 error probabilities, but its complexity overshadows the actual tests originally performed. In the current state of affairs, we therefore present below the minimum precautions and guidelines for improved use of the Fisherian - Pearson NHST amalgam so prevalent today.

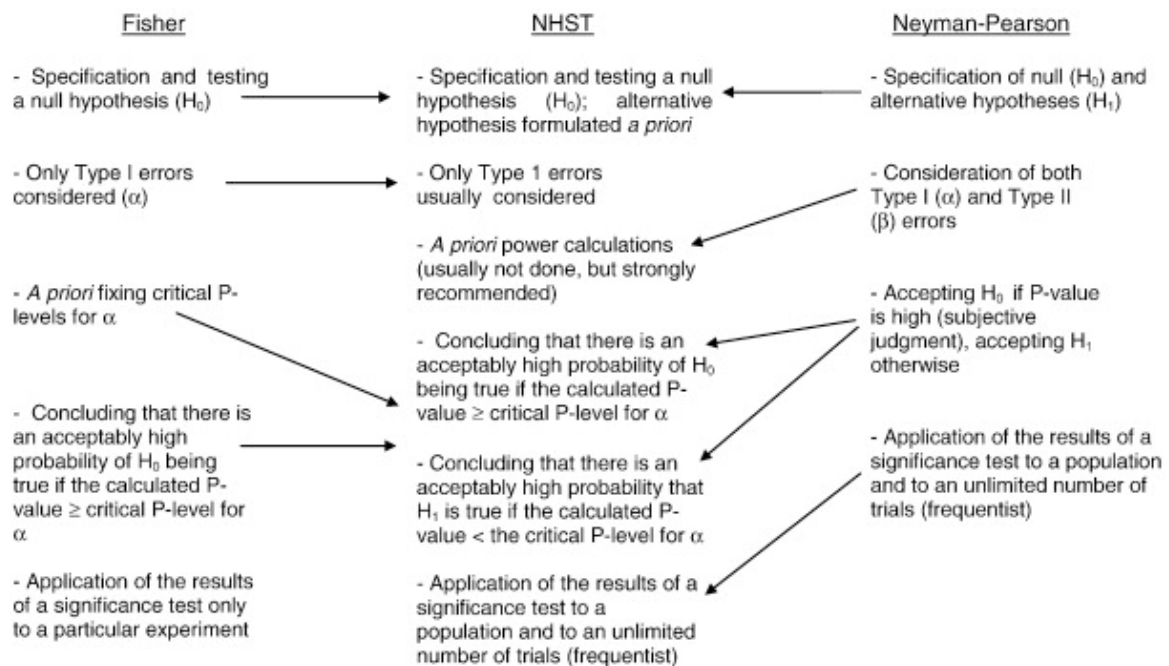


Figure 3.1. Characteristics of Fisherian, Neyman–Pearson, and NHST approaches to evaluating differences.

1.5. Problems encountered with null hypothesis significance testing (NHST)

1.5.1. Criticism of NHST

NHST has become a staple of ecological research since the 1960s, often in the form of Student t-tests or ANOVAs. Curiously, it has been severely criticized in hundreds of statistical papers throughout its rise to prominence (<http://warnercnr.colostate.edu/~anderson/thompson1.html> compiles 402 such papers up to 2001, and <http://swfsc.noaa.gov/SignificanceTestRefs> compiles 127 additional such papers up to 2010; of the recent papers, the following are particularly notable: (Carver 1978, Yoccoz 1991, Cohen 1994, Germano 1999, Johnson 1999, Sellke et al. 2001, Hubbard & Bayarri 2003, Gigerenzer 2004, Gigerenzer et al. 2004, Fidler et al. 2006, Gelman & Stern 2006, Martínez-Abraín 2007, Silva-Aycaguer et al. 2010, Stang & Poole C 2010, Gerrodette 2011). Following the lead of medical, economic, and social science journals, such papers have appeared in theoretical and terrestrial ecology journals, along with illustrative biometric studies (Yoccoz 1991, Johnson 1999, Fidler et al. 2006, Stephens et al. 2007). The comment that NHST is

the 'most common and flagrant misuse of statistics' is one of the milder conclusions many statisticians have drawn (Johnson 1999). Indeed, it has even been said, in many ways, that if NHST has had such a long and prolific history of misuse and misinterpretation, this may be more due to its contorted (or at least counter-intuitive) logic than to widespread deficiencies among its users (Goodman 1999, Sterne & Smith 2001, Beyth-Marom et al. 2008). The logic has been summarized as 'If *A* is true, *B* will happen sometimes; therefore if *B* has been found to happen, *A* can be considered disproved" (Berkson 2003), which indeed seems contradictory and counter-intuitive! To paraphrase Berkson (2003), when confronted with a corpse, we do not say 'this is evidence against the hypothesis that no one is dead'! Rather, we say 'this person is dead', which is much more in line with our natural pattern of cognition. Yet for all its convoluted reasoning, NHST is the paradigm most researchers in marine ecology use today, and the plethora of problems it engenders, and recommendations for improved usage, must be highlighted as long as it remains current.

Much of the criticism of NHST has centered upon P-values and their interpretation (Fisherian component), and the inadequacy of mechanical cut-off levels for α (Neyman - Pearson component). These being the most frequent problems encountered in marine ecology papers, we will outline them briefly.

1.5.2. α levels and P-values

In the Fisherian - Pearson amalgam, *P* is the probability that a given effect could arise if the null hypothesis, or any hypothesis not envisaged in the alternative hypothesis, were true (Type I error), whereas α is the probability value above which we reject our alternative hypothesis, also called the significance level. Although most statistics textbooks do vaguely mention that the significance levels of 0.05, 0.01 etc. are subjective, workers in marine ecology often recognize the 0.05 level as a sort of mechanical Occam's razor: < 0.05 , reject null hypothesis, ≥ 0.05 , accept null hypothesis. Statisticians have decried this reasoning for decades (Fisher 1959, Cohen 1994, Hubbard & Bayarri 2003, Gigerenzer 2004, Gigerenzer et al. 2004, Stephens et al. 2005, Gelman & Stern 2006); and the numerous references cited in these works). Quite apart from the fact that we cannot *accept* a null hypothesis (this is tantamount to 'proving' a null hypothesis, which is simply not possible), it is argued that the onus is on the researcher to establish an α in line with his/her 'evidence and

ideas' (Fisher 1959), or at least in line with the 'risk posed to science or society of false positive or false negative results' (Mapstone 1995, Stephens et al. 2005). While this may be possible in some research fields (especially medicine), it either does not make much sense, or is impossible to accomplish, in most marine ecological studies. We must therefore be open to the possibility of significance levels different from 0.05, and to the justification for such levels, especially with respect to the minimization of Type 2 errors (i.e., the probability of accepting H_0 when it is in fact false; see below). An $\alpha = 0.1$ might be a sufficient Type 1 error level for concluding a difference in coloration of reef fish, for example, while 0.05 may be required to conclude that there is a difference in heavy metal concentration in species of fish consumed by humans.

To have any meaning, significance levels must be decided upon prior to testing, even in the case of post-hoc significance testing.

1.5.3. Misinterpretation of P-values

A conventional expression in the medical statistical world is that misinterpretation of P-values (for α , obviously) has killed more people than any other type of scientific misconduct. In marine ecology, it has doubtless been responsible for many errors in ecological interpretation, which have certainly unduly influenced environmental policy, and brought about negative economic consequences. In fact, there is only one thing we may conclude from a P-value: *the probability of obtaining the result (or test statistic generically termed Evidence, E) if Howere, in fact, true: P* ($E|H_0$).

In other words, P-values merely specify whether or not an effect is likely to exist (Lang et al. 1998, Stefano et al. 2005); they give no information at all on the magnitude of the effect (effect size), and *are usually much less informative than graphic presentations of statistical descriptors and their confidence intervals* (Lang et al. 1998). Unfortunately, in many ecological studies, a variety of unjustified conclusions are drawn from P-values. Twelve such fallacies have been tabulated by Goodman (2008); the following is a list of the most egregious misinterpretations, and their mis-applications in marine ecological studies, compiled over years of reviewing:

A. Statistical significance.

Assuming an $\alpha = 0.05$, $P \leq 0.05$, there is a 5% or less probability that we would obtain the stated result (i.e. Evidence) if H_0 were true. The most widespread of the misunderstandings about P-values is that most workers interpret them as $P(H_0|E)$, or the probability that the null hypothesis is true, given the test statistic or Evidence (the Odds-Against-Chance Fantasy (Carver 1978). The difference between these two interpretations is not semantic, it is hugely important. An example of this type of error in reasoning would be: (1) Most people who face a firing squad die from bullet wounds, and (2) Most people who die from bullet wounds have received them from a firing squad!

Assuming that we correctly interpret the $P\text{-value} \leq 0.05$ as $P(E|H_0)$, we may thus conclude that H_0 is probably not true. Note that this is not the same as saying that the alternative hypothesis is true; indeed, many workers assume that if $P \leq 0.05$, then the complement, 0.95, must mean there is a 95% probability that the alternative hypothesis is true (the Valid Research Hypothesis Fantasy (Carver 1978). Once again, this is not a correct conclusion: there may be other, more compelling hypotheses to explain the observed data, but we have either not controlled for them, or thought of them, or we are epistemologically unable to imagine them! *At best, then, a significant P-value can only tell us that there is a weak probability that the null hypothesis is true. We may suggest one or several alternate hypotheses, but in no way are any of them 'proven' by our significance test.*

Two additional types of erroneous conclusions are often drawn from statistical significance and associated P-values:

I. The observed difference is biologically significant. A statistically significant difference may be obtained from data entirely bereft of biological significance. It is absolutely fundamental that we distinguish between *statistical* significance and *biological* significance (Yoccoz 1991, Mapstone 1995, Johnson 1999, Stefano et al. 2005). This is one of the most important, and most-neglected, concepts in marine biology/ecology.

- Example 1: A comparison of gastropod sizes at two sites in the same bay. Since the probability of attaining the pre-determined α level increases with sample size, even the most minimal, biologically insignificant differences may

register as statistically-significant differences. Conceivably, a mean size difference of less than 1 mm for animals measuring approx. 60 mm could thus register as a statistically significant difference, but it probably has no biological significance.

- Example 2: A statistically-significant difference in the distribution of a non-biologically significant character. In Beninger et al. (1995a), the particular shape of marine bivalve cilia previously considered to be sensory was shown to be artefactual; however, ANOVAs and Tukey tests on the distribution of these cilia revealed numerous, and inconsistent, significant differences (unpublished because meaningless). Similarly, statistically significant differences in the densities of certain marine bivalve mucocyte types were obtained for an anatomical structure in which the mucocytes were vestigial (Beninger et al. 1995b)

II. The smaller the P-value, the greater the effect (the Significance Fallacy). This misconception is perhaps somewhat less widespread than the previous one, but nonetheless quite common. The fact that the probability of Type 1 error is very small does not mean that the magnitude of the effect (macrophyte growth, photosynthetic response, etc.) is large. The magnitude of the observed difference (effect size) is neither greater nor lesser simply because the P-value is lower or higher than the α level set at the design stage of the study. A P-value does not give any information at all on how strong or reliable a result may be, merely the probability that such a result could have arisen, had the null hypothesis been true.

B. Statistical non-significance

When a calculated P-value exceeds that of the pre-determined α (taking $\alpha = 0.05$ for the sake of an example), it means that there is > 5% probability that the observed result could be due to something other than the effect we have tested. There are several common, erroneous interpretations of what this really means:

I. The null hypothesis is true. As stated previously, it is impossible to *prove* a null hypothesis. The lack of statistical significance could be due to the null hypothesis being true, but it could also be due to a myriad of other causes which we have not identified. So even a very general null hypothesis such as 'there is no effect' may not be meaningful - there may not have been an effect because of an interfering variable for which we have not controlled because we could not imagine its existence, and

without which the effect would be manifest at the pre-determined α level. There is no reason to suppose that there is NO effect when P exceeds the chosen significance level, particularly when the data do point in the direction of the effect. *The automatic acceptance of the null hypothesis when P exceeds the significance level is a widespread form of 'corrupt science' in marine ecology*, which, paradoxically, its practitioners often consider one of the highest and most rigorous forms of science (Carver 1978).

II. There is no statistically-significant difference between groups, so it is possible to combine the groups. This is one of the most common errors of interpretation. It is often encountered at the review stage by referees, and unfortunately it gets past this stage and into print all too often. We have all read the expression "As there was no significant difference between the two (or more!) groups, we therefore combined (pooled) the data ...". It should be obvious from the foregoing that lack of a statistically-significant difference does *not* allow groups to be treated as though they were the same with respect to the effect measured. They should be treated as separate groups, regardless of statistical insignificance at the chosen α level. For example, at $\alpha > 0.05$, P -value 0.06, there is only a 6% probability that this evidence would arise if the null hypothesis were true, so it is very likely that the difference between the groups is due to something other than the null hypothesis. If the experiment is carefully controlled, this is still, in fact, evidence in favor of the effect we measure (see above), so there is no reason to treat the groups as though they were the same! It has been suggested that a useful guidepost for combining groups would be a very high P -value of ≥ 0.25 (Underwood 1997), but one must keep in mind that this does not mean that the groups are equivalent with respect to the effect tested, only that there is an acceptably large probability that any difference is due to factors other than the alternate hypothesis.

III. In the absence of a statistically-significant difference for a given effect between groups, we may conclude that the groups are equal with respect to this effect. This is perhaps the most egregious misinterpretation of statistical non-significance. Effect equality may only be statistically ascertained, within specified limits of probability, using tests of equivalence and noninferiority. These may be relatively straightforward, such as confidence interval construction (Garrett 1997) <http://www.graphpad.com>), or very sophisticated (Wellek 2010). Moreover, such tests rely on reasoned judgment (e.g. in deciding what a significant effect size

is), so they are not the objective statistical razors which many biologists so earnestly - and naïvely - seek.

Given the long history of misinterpretation and misuse of P-values in the biomedical fields (as in all others), many journals have placed severe constraints on their use. For example, the instructions to authors in the journal *Epidemiology* include the following: 'We strongly discourage the use of P-values...' (<http://edmgr.ovid.com/epid/accounts/ifaauth.htm>).

C. Multiple comparisons

Most of us have dutifully followed what we were taught in our statistics classes, that is, multiple comparisons (e.g. t-tests) increase the risk of a Type 1 error with each comparison - so we incorporate a compensation for this (i.e. progressive decrease of α levels). In reality, 'to correct or not to correct' is a subject of debate within the statistical community, with the extreme views being blinkered correction at all times (current standard practice), or never correction (Rothman 1990a, Cohen 1994, Perneger 1998). Correction only under certain circumstances (which are rather rare in marine biology/ecology) has also been advocated (Cook & Farewell 1996), as has been downplaying the importance of correction, in favor of effect size, study design, and prior judgment-determined outcome measures (Feise 2002).

The arguments against correction run as follows: In marine biology/ecology the null hypothesis is usually really a 'nil' hypothesis, and therefore often patently false, so that the real Type 1 error rate is 0%, and only Type 2 errors can be made (see below). Decreasing the α levels is therefore self-defeating, because it reinforces the safeguards against a nonexistent error, while at the same time automatically increasing the probability of a Type 2 error (Cohen 1994, Feise 2002). As will be seen below, Type 2 errors may be even more serious than Type 1 errors in marine ecology, so increasing their probability is not a desirable outcome.

Additional cogent arguments have been made against adjusting for Type 1 errors when making multiple comparisons, based on the relative risks of not doing so, assuming real null hypotheses are formulated, and the risk of loss of true information by doing so (the 'penalty for peeking'). Even assuming real null hypotheses are formulated, the argument in favor of adjusting for Type 1 errors only applies to random distributions, which is seldom the case when studying living systems

(Rothman 1990a). Applying such adjustments to living systems makes it more difficult to perceive patterns which exist at the heart of data clouded by individual, experimental, or observational variability. The basic debate here is, as often, reasoned judgment vs. the mechanical application of classical procedure based on normal distributions; many non-biologically-trained statisticians are likely to prefer the latter approach, while biologists *should* prefer the former! Proceeding with multiple comparisons, and even adjusting our hypotheses mid-way, is really proceeding as in the alternate, non-classical approaches (Greenland & Robins 1991, Gelman 2009), which appears to be much closer to how the human mind naturally goes about investigating the world (Dienes 2011).

Beyond the problems associated with misunderstanding, misinterpretation, and misuse of α and P-values, the problems with NHST have been most succinctly and elegantly portrayed (within a literature singularly graced with eloquence), by Stephens et al. (2007). To sum up, NHST is, in most cases, a very inappropriate tool used in very inappropriate ways, to achieve a misinterpreted result. The driving force behind its use is the belief that it is a totally objective, mechanical procedure which will reveal objective truth precisely because we use it in this fashion. Not only is this obviously not the case, but there is no alternative, totally objective, mechanical procedure which will reveal objective truth in any classical approach, as has been eloquently underscored by several statistical luminaries, notably Jacob Cohen (1994). As a consequence, some biomedical journals have not only proscribed the use of P-values, but also any reference to statistical significance. The complete sentence extracted from the instructions to authors in the journal *Epidemiology* (see above) reads 'We strongly discourage the use of P-values *and language referring to statistical significance*' (<http://edmgr.ovid.com/epid/accounts/ifauth.htm>)!

The debate about NHST has recently received a great deal of attention with the publication of Ziliak and McCloskey's (2008a). *The cult of statistical significance: how the standard error costs us jobs, justice, and lives* and earlier papers, and the reaction to them from many fields of research (Hoover & Siegler 2008, Spanos 2008, Miettinen 2009); but see Ziliak and McCloskey (2008b). As is true throughout the history of statistics, the affective level in these debates often approaches that usually associated with politics or religion.

1.5.4. What about β ?

β is the probability of a Type 2 error. In the ecological sciences, as in most disciplines, we overwhelmingly concentrate on limiting the probability of Type 1 error (α), but rarely that of Type 2 (β). We invite functional ecologists to consider how often they have explicitly incorporated β in their statistical planning and analysis, and to check how often this is done in the papers of the current issue of this journal or other marine biology/ecology journals. Despite the lack of preoccupation with this error source, the consequences of insufficient attention to β may be very important; a striking example in the medical field was given by (Streiner 1990), and in the field of marine environmental research, it has been argued that the consequences of a Type 2 error are usually even more serious, and certainly more pernicious, than those of a Type 1 error (Peterman 1990, Fairweather 1991, Mapstone 1995), yet almost all NHST papers in fisheries and aquatic sciences lack any reference to this aspect of statistical data treatment.

As is obvious from the foregoing, Type 1 and 2 errors vary reciprocally, such that decreasing the probability of a Type 1 error automatically (but non-linearly) increases the probability of a Type 2 error. We should also bear in mind that, as was the case for α , there is no intrinsic biological meaning in β (biological vs statistical meaning).

The real problem with β is that it is intrinsically unknowable. Whereas we can determine the probability that a given result may occur by chance (Type 1 error), we cannot determine the probability that it may *not* occur, if the two probabilities are not the only ones possible (Type 2 error). However, this is not a reason to ignore β - we must strive to reduce it, just as we attempt to reduce α . Reducing β is called increasing the *power* of the statistical test, defined as $1 - \beta$ (note that this still does not allow us to calculate the value of β). Without increasing α , there are only 2 avenues available for increasing power: reducing the variability of the data (e.g. re-doing the experiment with more efficient instrumentation or methodology, when possible), or increasing sample size (see e.g. Green (1989) for a discussion of the determination of the necessary n to achieve a desired power level for the detection of a given response magnitude in pollution impact studies). Both options are usually associated with increased material costs. However, since β is inversely proportional to $\sqrt{N}$, relatively large sample size increments translate to much more modest gains in power (reductions in β). Keeping in mind the potential gravity of Type 2 errors in

marine ecology, and the difficulty of increasing power by either reducing data variability or increasing sample size, it is therefore clear that in many cases the optimal compromise would be to increase the level of α , e.g. doubling it to 0.1 (and therefore increasing the risk of a Type 1 error), as this will automatically increase statistical power (Peterman 1990), without incurring any additional material costs. Obviously, such decisions can only be made if we have some knowledge of the relative consequences of Type 1 and 2 errors for each particular study (informed judgment once again).

A power test may be used prospectively, in order to determine the sample size necessary to achieve a desired power level, or retrospectively, in order to calculate the power of the test we effected. By extension of the 'conventional' 0.05 α level, the usual target set for β is 3 or 4 times the α level, or 0.15–0.20. The reasoning for accepting a higher level for β than for α is that increasing power is usually costly (see above), and that in any event, these β levels are a considerable improvement over the majority of studies (Cohen 1977). Prospectively, a power test is used to determine what sample size is necessary to obtain a β of 0.20; retrospectively, it is used to determine whether the sample size of a study was sufficiently large to achieve the desired β level. In the latter case, it is obviously too late to modify the study if we are not satisfied with the power achieved! Note that here again, the β level may be set higher or lower, depending on the anticipated consequences of a Type 2 error; in marine biology/ecology, these consequences are usually unknown, so the conventional 0.15 - 0.20 levels may be used, with the understanding that this is merely a convention.

Retrospective power tests may be used, as in the examples above, to determine whether or not our sample size was sufficient to achieve a desired power level. However, retrospective finding of insufficient power must not be used as a justification for deciding that a result is 'inconclusive' due to a small sample size, as this would nearly always guarantee such a finding when sample sizes and effect sizes are small (Nakagawa & Foster 2004). The correct interpretation is that the study design does not permit any conclusions to be drawn concerning the effect (and this is not a very laudable conclusion!). There are other, more theoretical objections to retrospective power calculations (Smith & Bates 1992, Hanley 2004)

A final note on power testing: this procedure, whether used prospectively or retrospectively, relies on three 'judgment-determined' parameters: α , β , and effect size. The potential for (involuntary) experimenter bias is thus thrice that of the most frequent use of NHST, where only the probabilities of Type 1 errors are considered, and this has led several statisticians to declare it 'misleading', in the sense that the perceived risk level of a Type 2 error ascertained by this procedure is negated by the subjectivity or uncertainty involved in fixing the three necessary parameters (Johnson 1999). However, reasoned attempts to guard against excessive probability of a Type 2 error are surely better than no precaution whatsoever! Since power is exclusively an NHST concern, this important but difficult issue could simply cease to exist if one of the alternate approaches, described below, were adopted (Hanley 2004).

1.5.5. The expanding role of confidence intervals (CI)

In the contemporary move toward statistical renewal, heavy emphasis has been placed on an enhanced role for confidence intervals (Nakagawa & Foster 2004, Cumming & Finch 2005). Before summarizing the various dimensions of this development, it is necessary to refresh our thinking about data presentation, as it has recently been shown that even this seemingly basic set of concepts is poorly-understood by many leading researchers (Bella et al. 2005). What are loosely referred to as 'error bars' in graphs may be either *ranges*, *standard deviations (SD)*, *standard errors (SE)*, or *confidence intervals (CI)*. Although these terms are taught in introductory statistics classes, it is crucial to understand both the differences in definition *and in purpose* of these statistics. *Ranges* give the extreme upper and lower values of a measured effect. Although they are quite uncommon in marine ecological literature, they should be used more frequently, in situations where N is very small (e.g. ≤ 5), and it is meaningless to calculate a measure of dispersion about the mean; this type of situation is common when the measurements are extremely costly or difficult to obtain.

The *standard deviation (SD)* is a measure of dispersion of values about the sample mean. It is not correlated with sample size — adding observations does not necessarily reduce SD. Examination of standard deviations on graphs yields no information other than a quantitative appreciation of data variability at each sampling. A common error is to assume that SD's provide information on the proportion of data values within $\pm$ a given number of SD, e.g. ± 1.96 . This is only true for a large sample

size characterized by a normal distribution, so no such inferences can be made in any other context. *Where N is patently small, e.g. < 5 , SD, which is a measure of dispersion about the sample mean, has such vanishingly small signification that it should neither be calculated nor presented*, regardless of the fact that most statistical software packages will blindly do so, even with $N = 2$!

The *standard error of the mean* (SE) relates the variability summarized in the SD to the sample size, i.e. $SE = SD/\sqrt{N}$, and since it will decrease as sample size increases, its boundaries will move closer to the population mean at the same time. A small SD at a small sample size allows us to be fairly certain that the population mean lies within a small range of values. Especially at large sample sizes, SE is obviously much smaller than either SD or the half-width of the confidence interval (see below), and hence it is the measure researchers are most tempted to put on graphs of their mean values. In itself, the SE does not allow hypothesis testing or even informative comparisons between treatments. The reasoning given above for the non-use of SD at very small sample sizes obviously also applies to SE.

The *confidence interval* (CI) is a range of values, calculated from the sample observations, that is believed, with a particular probability, to contain the true parameter value. It is commonly estimated as the mean $\pm w$, the *margin of error*, calculated as $w = t_{(n-1), C} \cdot SE$, where C is the desired level of confidence (traditionally 95%, but see above), and t is the critical t-value for this C , at $(n - 1)$ degrees of freedom. There are other options for CI estimations such as profile likelihood intervals or log-based intervals or bootstrap procedures, which often have better coverage properties, especially when the sampling distribution is non-normal and the CI might be asymmetric (Efron & Tibshirani 1994, Royall 1997). It is of the utmost importance to note that *this does not signify that the mean is the true effect, and the CI is the variability of the data about this effect* (this is, unfortunately, one of the most frequent misinterpretations). It signifies that the mean is a *point estimate* of the true effect, and that the corresponding CI is a range of plausible values for the true effect (μ). Values outside the CI are relatively implausible.

There are several important advantages of reporting data as point estimates (e.g. means), accompanied by the corresponding CI (Cumming & Finch 2005, Stefano et al. 2005). These are:

- 'Double duty' with NHST. Obviously, values outside a 95% CI correspond to a two-tailed $P \leq 0.05$, if these values reflect the null hypothesis. Conversely, values inside a 95% CI correspond to a two-tailed $P > 0.05$, if these values reflect the null hypothesis. Even more conveniently, *a $\leq 50\%$ overlap of independent CI bars, which differ in width by $\leq$ a factor of 2, corresponds to $P \leq 0.05$* (Cumming 2009).
- They are visually informative, compared to simple specification of means and P-values. Worked-through examples may be found in Cumming (2009), Cumming and Finch (2005), Wolfe and Hanley (2002).
- The extremities of the CI indicate the extreme possible values of effect size within the specified probability limits.

Editorial recognition of the importance of CI's has prompted some journals to specifically require that all point estimates be reported along with CIs (e.g. Canadian Journal of Psychiatry, <http://publications.cpa-apc.org/browse/documents/6>).

A specialized use of the CI is the *CI function* (or P-value function), which depicts all possible CIs around a point estimate. This function is especially applicable to meta-analyses, long popular in the medical sciences, and increasingly so in marine ecology (Sullivan & Foster 1990, Lang et al. 1999).

1.5.6. A fresh start for Fisher?

Hurlbert and Lombardi (2009) advocate the use of 'Neo-Fisherian Significance Assessments (NFSA)' to overcome the problems of, and replace, the 'paleo-Fisherian and Neyman–Pearsonian paradigms' (i.e. NHST). These authors argue that NFSA more adequately detects the existence, direction, and magnitude of differences in statistical descriptors. They further argue that we should not be overly concerned with the 'bottom of the class' (sic) who have misused NHST to date (*authors' note: and may well continue to do so for NFSA*); rather, we should keep these techniques because they are or can be powerful when used properly. The approach requires a great deal of - once again - reasoned judgment. P-values are reported but no significance level is assigned. Support for rejecting a null hypothesis is presented as a function of the P-value, the power, and the design of the study. Obviously, all of the caveats associated with statistical power, interpretation of P-values, and the meaning of null hypotheses, and their rejection, remain, as does the problem of P-values and researcher intent (see below). NFSA is a modified way of

proceeding with classical statistics, which does not require that they be abandoned, but rather that their use and interpretation be made more congruent with the task of presenting and judging evidence. Besides presenting this interesting advantage, NFSA does not require the prior selection of 'models', as is the case with the alternate approaches outlined below. To be sure, in many situations, the information necessary to formulate such models is lacking, so it is important to have at hand an approach which will simply reject a null hypothesis, as well as a carefully-controlled study in which the experimental hypothesis is the only likely alternate under the study conditions. It is early yet to judge whether NFSA will actually 'rise', but studies incorporating this statistical approach have begun to appear in the literature (French et al. 2011). As might have been predicted, since this approach does *not* propose a set, mechanical procedure, different researchers may be more or less rigorous in applying the reasoning; French et al. (2011) use the term 'significance' but not 'significance level', while Stoner (2011) simply avoided choosing an α level without explicitly using the 'reasoned judgment' outlined above.

1.5.7. Final word of caution: the P-value Achilles heel

When computers calculate exact P-values for a given frequentist statistic, the software makes assumptions about the *intent* of the researcher with respect to data collection. This is not at all a trivial or arcane point. As shown quite lucidly by Kruschke (2010a), the intent of the researcher may alter the critical value of the test statistic very substantially, and hence the probability of obtaining that value, were the experiment or analysis to be repeated many times (the basis for calculating the exact P-value). However, the actual intent of the researcher may not be, and usually is not, the intent assumed by the software. Calculation of CIs is prone to the same problem for the same reason. There are four ways to circumvent this: (1) do not calculate exact probability values (only use a well-informed critical α level and eliminate all reference to 'very significant' differences), (2) wait for software which will ask the pertinent questions in order to ascertain researcher intent concerning data collection, and in the meantime do (1) only, (3) use a variety of classical methods based principally on *effect size*, rather than P-values (ANOVA, regression, correlation), or (4) adopt one of the alternate approaches to investigation and data analysis outlined below.

Before leaving the vast domain of classical statistics, it is useful to recapitulate the most common misconceptions/misapplications encountered in marine biology/ecology, presented in Table 3.1. In all cases presented in 3.1, suggested remediation is ‘brain on, computer off’.

Table 3.1. **A rogue's gallery of common classical statistical errors.**

1) Tests are mechanistic and involve no subjectivity or reasoned judgment. The output is only S/NS
2) Statistical significance = biological significance
3) Minimum $\alpha = 0.05$ for statistical significance (cutoff value)
4) $P > 0.05$ = no effect, or groups are the same/identical with respect to the effect
5) Whenever $P > 0.05$ for an effect, groups can be combined
6) P-value reflects effect size
7) It is necessary to adjust the critical P-value in multiple comparisons
8) $H_0: \mu_1 = \mu_2$, or null hypothesis of no difference, is a meaningful statement
9) Rejecting H_0 affirms the experimental or chosen alternate hypothesis
10) Minimization of β is unimportant or infeasible
11) All ‘error bars’ give different versions of the same information
12) 95% CIs must not overlap for there to be an α P of ≤ 0.05
13) 95% CIs which touch but do not overlap show an α P of 0.05
14) It is possible to compare error bars on a series of sampling dates (inter-date comparison)
15) As long as the software will calculate a statistic, it can and should be reported
16) Replication of a previously-published study is not worthy of publication

1.6. Alternate approaches to investigation and data analysis

The alternate methods of providing evidence, increasingly used in the medical and social sciences, and more recently in terrestrial and aquatic ecology, are all based on the comparison of models or model components (parameters), and subsequent selection of the model(s) which is (are) best supported by the data. Selection criteria may be *likelihood* (Likelihood approach), *information content* and

model complexity (Information-theoretic approach), or *credibility* (Bayesian approach). Another common point in these approaches is the enhanced role of *informed judgment* in model or parameter selection. Emphasis is placed on the careful a priori definition of a set of candidate models, based on the science of the problem (insofar as it is known at the time of the study). This is conceptually more difficult than estimating the model parameters and their precision, and this is where the deepest available understanding of ecological processes and critical thinking are needed. We refer to these approaches collectively as 'ITLB' (Information theoretic–Likelihood–Bayesian).

The *likelihood function* and the term *likelihood* are used in all three alternate approaches, so it is useful to define them here, and especially to differentiate likelihood and probability (P-values). The *likelihood function* is the set of probabilities for various outcomes, given specified parameter values. *Likelihood* is defined as the probability of obtaining the exact data observed, D, given the hypothesis (outcome) being considered $[P(D|H)]$. Likelihoods are values which correspond to the height of the probability distribution at a particular point, whereas P-values are areas of the probability distribution.

1.6.1. Likelihood analysis

In the likelihood approach, different models, including the null hypothesis, can be compared according to their likelihood (Edwards 1992, Royall 1997). One form of the approach has been hybridized to fit the classical type of statistical analysis, the *likelihood ratio* test, in which we calculate how many times more likely the data are under one model than the other i.e. the null model (hypothesis) vs the alternate model (hypothesis). P-values and critical levels for rejection of the null model may be used, but are not necessarily part of likelihood analysis.

Although P-values and critical levels have the superficial advantage of reassuring the user that he or she is operating within the 'secure' perimeter of classical statistics, decisions based on likelihood ratios alone are actually more well-informed (Perneger & Courvoisier 2010). The graded estimation of likelihood, given several possible models, each with their own likelihood ratios, more closely resembles many real-world situations, and contrasts with the (at best) 'mechanical razor', black-or-white approach typically taken in the use of classical statistics. It has the immense advantage of being intuitive; correct interpretation of likelihood

analyses, and consequent decision-making, is much more probable, even for students not trained in the technique (Perneger & Courvoisier 2010). The understanding and interpretation of statistical tests and procedures are obviously the foundation of the entire statistical enterprise, and it is to be hoped that research in the recent field of statistical cognition will play a major role in the optimization of 'cognition-friendly' statistical procedure (Cumming et al. 2004).

1.6.2. Information-theoretic analysis

Ecologists frequently adapt and adopt concepts from information-thermodynamic theory, as tools to quantify essential characteristics of complex systems such as ecosystems; perhaps the best-known is the archetypical biodiversity measure, the Shannon–Wiener index. The information-theoretic approach to data treatment (Burnham & Anderson 2002, Anderson 2008) is an integrated process of a priori specification of a set of candidate models (based on the science of the problem), model selection based on the principle of parsimony, and the estimation of parameters and their precision. The principle of parsimony implies the selection of a model with the smallest possible number of parameters for adequate representation of the data, i.e. a trade-off between model fit (likelihood) and model complexity. The most commonly-used measure to apply the principle of parsimony is Akaike's Information Criterion (AIC) (Akaike 1973).

Under the information - theoretic approach, it is not assumed that truth is included in the set of candidate models and the issue is not which model is true, but rather which model, when fitted to the data, is the one which best represents the finite information contained in the data. The concept of a 'true' model seems to be of little utility in marine ecology, as biological systems are quite complex with many small effects (tapering effects), individual heterogeneity, and interactions that are generally unknown. In the information - theoretic approach, 'information' about the biological system under study is assumed to exist in the data, and the goal is to express this information in a coherent and compact way, which may then be interpreted in the light of whatever other relevant information also exists. There is, of course, no predetermined cut-off level for acceptance or rejection of hypotheses.

Since larger data sets usually contain more information, more complicated models may be supported by larger data sets. The information-theoretic approach

allows formal inference to be based on several or even all the candidate models rather than on only the 'best' model. This procedure is termed multi-model inference (MMI) and has several theoretical and practical advantages (Burnham & Anderson 2002, Katsanevakis 2006).

One of the earliest uses of this approach in marine biology was in a series of papers, which quietly revolutionized the modeling of growth and allometry in marine ectotherms (Katsanevakis 2006, Katsanevakis et al. 2007a, Katsanevakis & Maravelias 2008) and also contained concise explanations of information theory and its particular relevance to growth and allometric modeling. This approach has since been extended to other species (Katsanevakis et al. 2007b, Rabaoui et al. 2007, Lin & Tzeng 2009, Griffiths et al. 2010, Harry et al. 2011, Mercier et al. 2011, Yokoyama & Amaral 2011). The information-theoretic approach has also been applied to other areas of marine biology and ecology, such as respiration studies (Katsanevakis et al. 2007b) investigations of the effect of exploitation pattern on the status of fish stocks (Vasilakopoulos et al. 2011), investigations of stock-recruitment relationships of fish (Galindo-Cortes et al. 2010), spatial distribution and habitat use (Katsanevakis et al. 2010), modeling detectability in underwater visual surveys (Katsanevakis & Thessalou-Legaki 2007, Katsanevakis et al. 2011), and estimating occupancy patterns of marine species (Katsanevakis et al. 2011). Advantages and caveats concerning the use of Information Theory have been succinctly outlined in Anderson et al. (2001); it is clear that this is a promising tool for analyzing and understanding data, not only in experimental work, but also in observational studies, where the classical hypothesis-testing approaches seem to have no theoretical justification and often perform poorly (Burnham & Anderson 2002).

1.6.3. Bayesian analysis

The Bayesian approach to investigation is based on the successive re-allocation of *credibility*. Credibility is defined as *the likelihood of models or explanations which are repeatedly modified as increasing amounts of information are gathered about the models*. Some models may be weakened and rejected in this process (diminished credibility), and others may be strengthened and eventually adopted (enhanced credibility). Bayesian analysis goes against the grain of classical statistics because, obviously, the term 'credibility' is anathema to those who have been taught that science (and in particular statistics) has nothing to do with belief. The epistemological

foundation for this approach is the recognition that natural phenomena are inherently complex, and that considering multiple variables (i.e. multiple models or explanations) brings us closer to the truth than just analyzing isolated variables. Furthermore, whether they will admit it or not, scientists engage in credibility evaluation of their (and other's) data virtually every day, consciously or unconsciously. And finally, the term 'credibility' can be replaced with the more reassuring term 'factual congruency', where congruency is contingent upon observation or experimentation; some authors simply use the term 'likelihood' (Dienes 2011), while others use the inverse: greater or lesser 'doubt' as a function of the evidence presented (Goodman 2001).

In the biological world, Bayesian techniques are familiar to all who have done, or read papers about, cladistic phylogeny (Dufour et al. 2006, Mikkelsen et al. 2006). The same process of successive strengthening of belief or factual congruency can be applied to ecological problems, and it is often far more appropriate than classical approaches (Dienes 2011). It can be applied to many different types of ecological problems, from hypothesis comparisons to determination of development times in natural planktonic populations (Gould & Kimmerer 2010) spatial distribution (Palmer et al. 2011), fisheries stock assessment (Punt & Hilborn 1997, Jiao et al. 2011), and, most recently, trophic ecology (Moore & Semmens 2008, Beninger et al. 2011). Bayesian analysis requires a starting-point, or *prior hypothesis*, characterized by a probability distribution, which is then either strengthened or weakened by addition of data. Although it is often said that Bayesian 'priors' need not be especially likely or even informative, their distributions must be appropriate for the hypothesis (Christensen 2005). A simplified procedure, using the classical null hypothesis as the minimum Bayes factor (the change in probability of the hypothesis), has been proposed, and although it suffers from the same confounding of effect size and probability of occurrence as NHST, it circumvents most of the other NHST problems (Goodman 2001). It should be viewed as an attempt to lead classically-trained researchers to alternate approaches via a stepping-stone, although those workers who really contemplate testing the Bayesian waters are probably not the ones who will avail themselves of such a prop.

1.7. Classical and alternate approaches: informed use is critical

Different methods of statistical inference (i.e. classical and alternative approaches) can give quantitatively and qualitatively different results (Gerrodette 2011). In marine conservation and management this can have serious implications, as the requirement to disprove a null hypothesis of no effect (or no impact or no decline) can lead to a non-precautionary or non-action attitude. Against the backdrop of vociferous reformation, counter-reformation, and cognitive inertia, several recent papers have called for the obvious: better understanding of the foundations and limitations of both classical and alternative approaches to data treatment, and informed use of one or the other, or, despite some objections, both in concert (Stephens et al. 2005).

Although classical and ITLB approaches differ fundamentally in philosophy and method, they have a common denominator: both rely heavily on a priori hypothesis formulation. In the case of classical statistics, this is due to the desire for an ostensibly ‘arms-length’ relation to the data, whereas in ITLB it is due to the necessity of a scientifically justified starting-point. In both approaches, however, the data are not intended to be repeatedly re-analyzed to reveal unsuspected proximities or differences, as in principal component analysis and all post-hoc methods. However, since our understanding of biological phenomena is so patently limited, *post-hoc* comparisons can be an extremely useful tool for discovering new relationships and proposing new hypotheses — which may help to inform the starting and competing models in ITLB.

The constant, and insidiously tempting danger of excess is ‘data dredging’ (Classical) or ‘model dredging’ (ITLB), where we have no idea at all about the phenomena, and attempt, *a posteriori*, to ‘discover’ any seemingly plausible scenario to either fit the statistical results (Classical) or serve as models (ITLB) (Stephens et al. 2005). This practice has been called HARKing: Hypothesizing After the Results are Known, and has been shown to be quite widespread in most disciplines (Kerr 1998). Although no quantitative study is available on its prevalence in marine ecology, personal contact with many marine scientists over several decades indicates that this field is no exception.

Notwithstanding the foregoing, scientists whose work is at the extreme edge of their scientific field (and which therefore precedes human knowledge) are all aware

of the converse danger of insistence on a priori hypothesis formulation: our limited, or inexistent, understanding of the phenomena may prevent us from formulating hypotheses congruent with the underlying reality. In these situations, scientists must indeed HARK, and although a seemingly preponderant negative effect of HARKing may be concluded by counting the number of HARKing studies (Kerr 1998), a most emphatic exception must be made for studies beyond which there is only a vast unknown. Once again, we see that proper statistical treatment is really about informed judgment and constant self-examination and criticism.

1.8. The crucial role of editors and reviewers

1.8.1. Study replication

In both the classical and the ITLB approaches, many authors who have detected statistically-significant differences or who have substantially supported models, are tempted to conclude that their results are highly unlikely to be due to anything other than the proposed alternative hypothesis or best model. Readers of such papers are also tempted to conclude that repeating the experiment is both useless, and a waste of resources. Nothing could be further from the truth. As noted by Kruschke (2010b), even statistically-significant findings with a high power in the classical approach do not give any indication of repeatability of the results. This point was most forcefully argued by Johnson (1999), who concluded that *the only path to increased certainty is through true study replication* (and even then, this does not *guarantee* that the proposed alternative hypothesis is true, since we could obtain the same results consistently for reasons other than the alternative hypothesis). Here, the responsibility of editors and referees is crucial: *replicative studies should be welcomed, not discouraged as being 'repetitive'*, as per current journal practice. The counter-argument from editors, that there is already not enough room for original papers, does not change the necessity for such studies, if approaching truth is the goal of these journals. The systemic reward for originality, as well as the costs and often the practical impossibility of replication in marine biology/ecology (e.g. studies of seasonal effects — it is not possible to control climatic conditions), while perfectly justifiable, are perhaps the greatest barriers to replication.

1.8.2. Systematic publication bias

Another serious problem arising from unofficial journal/referee policy is the practice of rejecting manuscripts which report non-statistically significant results (the 'file-drawer effect' - (Carver 1978, Rosenthal 1979)). The consequence is, of course, an over-representation of studies which report statistically-significant results concerning a given question or phenomenon (publication bias), which may even lead to the reporting of effects which do not exist (e.g. if only a small minority of studies, published, were able to detect an effect, while the vast majority, non-published, could not).

Publication bias has been known for decades, has most recently been highlighted in the journal *Nature* (Sarewitz 2012), and is even described in the popular Web site Wikipedia (http://en.wikipedia.org/wiki/Publication_bias). Besides the inevitable consequent misrepresentation of reality, such bias will be immeasurably amplified in the increasingly popular 'meta-analyses' which dot the marine ecological landscape. On the other hand, since there are many more negative or non-statistically-significant possible results than there are positive ones (see Comments in Sarewitz, (2012), editors must somehow select, without bias, studies which bring something new to the story, in addition to a negative or non-significant result. This requires a very vast and deep understanding of the fields in which they specialize.

Detection of publication bias in a particular field can be achieved using funnel-plot asymmetry (Egger et al. 1997, Dubben & Beck-Bornholdt 2005), or, once again, a Bayesian modeling approach (Givens et al. 1997). Editors should welcome submission of high-quality studies of this type for the fields covered by their journals (Song et al. 2010)

1.8.3. Statistical overkill

In the same vein as publication bias, the practice of 'statistical overkill' is equally unfortunate. Under pressure from peers, reviewers and editors, researchers often feel compelled to 'pump up' the statistical treatment and presentation of their results. In many cases, the resulting ill-founded, poorly-chosen, inadequately presented statistical treatment not only adds nothing to the original data, it actually obscures and detracts from it (Beninger et al. 2011). *Researchers, especially those who report*

the results of observational studies or of field work in which some components could not be randomized, should not feel obligated to embellish their data with statistical treatment developed for randomized, experimental studies working within a strong theoretical framework. Their studies should be recognized by reviewers and editors as perfectly legitimate and publishable, if within the scope of the journal and of a sufficiently high caliber.

1.8.4. The roles of statisticians

Statisticians often distinguish between themselves and 'subject specialists', with whom they are occasionally invited to collaborate. While statisticians argue convincingly for their implication at the earliest stages of any project (Murray 1988, Strasak et al. 2007), this is not always possible, due to a shortage of statisticians willing to engage in such enterprises, and also to the problem of discipline insularity, or lack of sufficient training in each other's field to allow effective collaboration.

Whether or not statisticians are involved in projects at an early stage, or not at all, quality control of data treatment is as crucial as for all other aspects of a manuscript. Editors of scientific journals are the ultimate 'gatekeepers' of newly-generated knowledge, and as such they should have the necessary mechanisms at their disposal to impose a final, and sometimes only, quality control on statistical treatment of data. In concrete terms, this means the association of statistical consultants with the editorial team.

Although to our knowledge, no marine biology/ecology journal currently includes statistical consultants on their editorial staff, the medical sciences have a fairly long track record of such practice. As early as 1990, the Canadian Journal of Psychiatry referred to their regular statistical consultant in an editorial on research methods (Bland 1990), who also published a paper on sample size and power in the same issue (Streiner 1990). Whereas in 1981, the proportion of manuscripts reviewed by statistical consultants at any stage after submission was less than 15% (George 1985), in 1995, 52% of the manuscripts submitted to medical journals in the top-ranking quartile were so reviewed, versus 27% in the bottom-ranking quartile (Goodman et al. 1998). Indeed, the top-ranking medical journals commonly maintain several such consultants (e.g. four at the New England Journal of Medicine). The probability of having a staff statistical consultant on the editorial boards of the top

25%-ranked medical journals was 82% in 1995 (Goodman et al. 1998), and is probably close to 100% today. Obviously, within the medical specialties, there are fields which rely much more heavily on statistics than others, e.g. epidemiology on the high end, and dermatology on the low end, and this is reflected in the statistical review practices of their specialty journals (Katz et al. 2004).

The overall positive effect of statistical review on manuscript quality has been demonstrated (Altman 1998). On the other hand, the negative effect of ill-informed, yet frequent, statistical critique by 'subject specialists' has been deplored (Bacchetti 2002). These observations lead to the conclusion that at the very least, whenever statistical treatment is criticized by a 'subject specialist', the manuscript should be referred to a statistical consultant. An example of a statistical reviewing checklist is presented in Houle and Penzien (2009), and although it is not totally without reproach, it does provide a starting point for journals not yet up to speed.

The role of marine biology/ecology journal editors, acting through a policy of statistical review, is thus absolutely crucial to the improvement of data treatment in manuscripts submitted, or even in preparation. Merely stating that researchers should strengthen statistical procedure (as we do here), while necessary, is not sufficient to effect real change; stricter editorial policy and clearer author guidelines are needed (Fidler et al. 2006). Indeed, a statement that manuscripts will be or even *may be* subject to review by a staff statistician (e.g. American Journal of Kidney Disease, www.ajkd.org/content/edpolicies), will probably in itself result in greater care during data treatment, manuscript preparation, and probably also in project planning. This is all the more paramount in view of the fact that most submitted manuscripts are eventually published *somewhere*. Although we are unaware of a comparative bibliometric study in marine biology/ecology, in the medical field it has been determined that only 15% of submitted manuscripts remained inactive following rejection; the rest were either published elsewhere (75%), under review elsewhere (3%), or being prepared for re-submission elsewhere (7%) (Hall & Wilcox 2007).

1.9. Conclusion

Just as the techniques of chemical analyses or nucleic acid sequencing constantly improve, so do the techniques of study design and statistical treatment of data. While the nature and context of ecological data are often quite different from

those of the medical or social sciences, in which numerous, seemingly esoteric techniques abound, the basic approaches to experimental data have indeed evolved quite significantly in the past few decades, greatly expanding the biologist's statistical toolbox. Beyond the burgeoning additions and refinements to classical statistics which fill the pages of the major statistical journals, the increasing use of ITBL approaches has opened promising new paths in our progress toward more complete phenomenological understanding, and rather than either 'going with the flow' (inertia) or trying to be at the 'cutting edge' (fashionista), biologists should strive to use the appropriate statistical tool for each project (Anderson et al. 2001, Stephens et al. 2005). For this to become more reflexive, it is obvious that the foregoing considerations must be more widely disseminated in university biology/ecology curricula at the undergraduate level. This means that, in most instances, at least three, and probably four, semester statistics courses, taught by biologically-familiar statisticians, will be required in order to achieve a comprehensible introduction, and hopefully the curiosity and motivation to begin selecting the best tools for each job.

1.10. Acknowledgments

We are grateful to two anonymous reviewers for comments, and to S.E. Shumway for very fruitful discussions. IB was supported by a PhD scholarship from the French Ministère de l'enseignement supérieur et de la recherche, and this work emerged in the course of a project funded by the Région Pays de la Loire.

2. BRÈVE DESCRIPTION DES MÉTHODES STATISTIQUES DE SÉRIES TEMPORELLES UTILISÉES DANS L'ÉTUDE

Les données de séries chronologiques sont fréquentes en écologie, mais les méthodes statistiques classiques ne peuvent pas décrire correctement et complètement ce type de données. Les statistiques classiques ne tiennent pas compte de l'ordre de présentation des données, mais cherchent plutôt à évaluer une « vraie » valeur d'une variable mesurée, c'est-à-dire la valeur de cette variable dans la population étudiée, ou bien évaluer la corrélation entre plusieurs variables. Or, les

données chronologiques peuvent être cycliques ou avoir une tendance temporelle, il est souvent beaucoup plus intéressant du point de vue biologique de suivre l'évolution de la variable dans le temps.

Il existe deux approches principales pour l'étude des séries temporelles : l'analyse temporelle qui consiste à étudier les corrélations entre les valeurs d'une série et l'analyse spectrale qui décompose une fonction en composantes périodiques (analyse de Fourier). L'analyse temporelle donne une information précise sur la localisation du signal dans le temps, mais ne donne aucune information sur la fréquence du signal, tandis que l'analyse spectrale fournit une information précise sur la fréquence, mais aucune sur la localisation du signal dans le temps. Théoriquement, on peut passer d'un type de présentation à un autre grâce à la transformée de Fourier, on obtient soit l'information temporelle soit fréquentielle et non les deux simultanément.

L'analyse de Fourier est l'approche traditionnelle pour l'analyse des données cycliques. Dans l'analyse de Fourier on décompose une fonction (f_0) en termes de fonctions sinusoïdales qui sont les harmoniques de la fonction f_0 . (Chatfield 2003).

L'analyse en ondelettes permet de contourner la limite évoquée ci-avant et d'analyser la fonction avec une bonne résolution temporelle et fréquentielle. L'amplitude d'une fonction peut être directement reliée à sa position le long du transecte. L'analyse en ondelettes est une technique d'analyse relativement récente en écologie, elle a été utilisée pour la première fois par Bradshaw and Spies (1992) pour l'étude de la structure du couvert en foresterie.

Sans entrer dans une présentation détaillée des ondelettes, leur intérêt en analyse écologique est évident pour les séries temporelles, là où les systèmes ne sont pas stationnaires et présentent souvent des changements (ou transitions) de courtes durées. De plus elles permettent, ce que ne peut faire une décomposition de Fourier (analyse spectrale), de trouver des corrélations sur le temps entre données, de situer sur le temps ces variations parfois de faible durée.

En choisissant la fonction ondelettes, il faut prendre en compte plusieurs facteurs (Torrence & Compo 1998). Il est important de tester différents types de transformations en ondelettes pour trouver celle décrivant le mieux les données (Nason & von Sachs 1999). Certaines ondelettes sont plus adaptées pour capturer le

comportement oscillatoire (ondelettes complexes : Morlet et Paul) et d'autres pour isoler les pics et discontinuités, pour lesquels elles donnent une meilleure résolution temporelle que fréquentielle (ondelettes réelles : dérivées de différents ordres de l'ondelette gaussienne) (Torrence & Compo 1998).

De plus, les valeurs successives d'une série temporelle sont généralement autocorrélées : chaque valeur de la variable mesurée est liée aux valeurs mesurées précédemment. Une série chronologique composée de mesures qui ne sont pas autocorrélées, de variance constante et d'espérance nulle s'appelle un bruit blanc. Avant d'analyser des séries chronologiques par la méthode des séries temporelles, nous avons vérifié la présence d'autocorrélation dans une série étudiée. La fonction d'autocorrélation montre la force de corrélation dans la série pour des décalages (lag) différents. Par exemple, l'autocorrélation à lag = 0 est toujours 1, c'est une corrélation de la série avec elle-même. Le coefficient de l'autocorrélation à lag = 1 montre le niveau de corrélation entre les valeurs voisines, à lag = 2 : entre les valeurs séparées d'un point, et ainsi de suite.

Pour l'analyse du degré de corrélation entre les séries étudiées, nous avons construit des corrélogrammes croisés. Le décalage entre les deux séries est présenté sur l'axe des abscisses, les valeurs de la corrélation calculée pour chaque décalage sont présentées en ordonnées. La corrélation croisée pour le lag = 0 correspond à une corrélation standard de Pearson pour les couples de valeurs synchrones de deux séries.

La présence de l'autocorrélation dans les données ne permet pas d'utiliser les analyses tels que ANOVA, car l'hypothèse de l'indépendance des valeurs entre elles n'est pas respectée. Cependant, étant donné que cette pratique est largement employée en écologie, pour certains ensembles de données nous avons effectué ANOVA paramétrique ou non paramétrique avec deux facteurs : le site et le temps. Chaque fois ces analyses étaient accompagnées de l'analyse de la taille de l'effet (Beninger et al. 2012). Il existe différents indices permettant de représenter la taille d'effet. Nous avons utilisé d de Cohen (Cohen 1977). Selon l'échelle proposée par Cohen, une valeur de d entre 0 et 0.3 correspond à une petite taille d'effet, entre 0.3 et 0.6 – taille moyenne et > 0.6 – grande taille.

Pour l'analyse des séries temporelles, les valeurs doivent être mesurées sur des intervalles réguliers. A cause des aléas du travail de terrain (mauvais temps,

indisponibilité du bateau etc.) il nous est arrivé plusieurs fois de ne pas pouvoir respecter cette exigence. Dans ce cas les données manquantes ont été calculées par interpolation polynomiale (Zeileis & Grothendieck 2005).

3. LES SITES D'ÉTUDE

3.1. Introduction – the problem of replication

One of the most cited articles in ecology is that of Hurlbert (Hurlbert 1984) on pseudoreplication. Since the appearance of this article, the term “pseudoreplication” has become a “stigmatizing label” (Oksanen 2001), and many ecologists consider that results are unreliable if the number of within-study replications is not sufficient (Oksanen 2001). Pseudoreplication has generated considerable debate, and remains a controversial topic in ecology (Heffner et al. 1996, Oksanen 2001, Cottenie & De Meester 2003, Hurlbert 2004, Kotze et al. 2004, Millar & Anderson 2004, Oksanen 2004). For some authors, the absence of within-study replication is invalidating. However, despite the orthodox views of these scientists, there are exceptions, and they mostly concern field studies. Some examples will be considered below.

Beyond the obvious cases where replication is simply impossible (eg studies of the ecological consequences of earthquakes or volcanic eruptions), it is sometimes mutually exclusive to work on appropriate spatial and/or temporal scales and to make the necessary number of replications at the same time. Either it is not technically possible or the cost of replicates is too high. This problem often arises for studies performed at large spatial scales (Carpenter 1990, Carpenter 1998). In these cases, the choice of an appropriate scale seems more relevant, even though this involves sacrificing the number of replicates and risking criticism because of pseudoreplication (Oksanen 2001, Cottenie & De Meester 2003). When replication is not at all feasible but the size effect is assumed to be large, the clear demonstration of this effect may be considered an indication of a real effect (Oksanen 2001, Cleary 2003). Moreover, even orthodoxly-correct replication within a single study is not a guarantee of a real effect. Only a replication carried out by other researchers can provide a strengthened degree of certainty, and this is almost never done in ecology, or in any other branch of biology, for reasons outlined in Johnson (1999) and Beninger et al (2012).

In ecosystem effect studies, especially those on the effect of 'press' perturbation in strongly anthropized ecosystems, it is sometimes impossible to find a single non-impacted site (Brown & Herbert Wilson Jr 1997). The only possible solution in this case is to carry out a comparison between sites with different levels of perturbation. The number of sites with a low perturbation level may also be insufficient to make a true replication, as in Aspden et al. (2004)

Sometimes, only one non-impacted site can be found and in this case the only possible solution is to replicate transects for this control site and for the study site(s) (Hixon & Tissot 2007, Shenko et al. 2012); we have followed this approach in the present study, since it was impossible to make true replicates because all the areas accessible on foot in the departments of Loire-Atlantique and Vendée are likely to be exploited. However, we were able to find one site non-impacted by clam digging which we compared with the impacted site. The two sites have similar physico-chemical characteristics and the same target species of bivalves (see below). If the detected size effect is large, and the site characteristics very similar, the causes of this effect can be attributed to the effect of perturbation and not to the potential difference between the sites (Oksanen 2001, Cleary 2003, Oksanen 2004). If the results obtained seem interesting, replications can be made later, possibly by other researchers. Meta-analysis can also be used to compensate for the lack of replications (Oksanen 2001).

3.2. Introduction – le problème de la réplication

Un des articles les plus cités en écologie est certainement l'article de Hurlbert (1984) sur la pseudoreplication. Depuis l'apparition de cet article le mot « pseudoreplication » est devenu une étiquette stigmatisante et la plupart des écologistes considèrent les résultats d'une étude comme non fiables s'il n'y a pas assez de replicats (Oksanen 2001). La pseudoreplication reste un sujet très controversé (Heffner et al. 1996, Oksanen 2001, Cottenie & De Meester 2003, Hurlbert 2004, Kotze et al. 2004, Millar & Anderson 2004, Oksanen 2004) dans l'écologie et engendre beaucoup de discussion.

Pour certains auteurs, l'absence de réplication correcte est inexcusable. Cependant, les exceptions existent et concernent essentiellement les études de terrain :

- Il n'est pas toujours possible de faire une étude sur l'échelle spatiale et/ou temporelle appropriée et en même temps effectuer un nombre suffisant des réplifications. Soit ce n'est pas possible techniquement soit le coût de replicats est trop élevé. Ce problème apparaît souvent dans les études écologiques menées sur une grande échelle (Carpenter 1990, Carpenter 1998), mais pas uniquement. Dans ce cas, le choix de l'échelle appropriée paraît plus pertinent, même s'il faut sacrifier la quantité de replicats et courir le risque de critiques pour cause de pseudoreplication (Oksanen 2001, Cottenie & De Meester 2003). Dans les cas où la réplication n'est pas possible, mais où l'on soupçonne une taille d'effet importante, la mise en évidence d'une telle taille d'effet peut constituer un indice d'effet réel (Oksanen 2001, Cleary 2003). Enfin, même la réplication au sein d'une même étude ne constitue pas une garantie d'effet réel; seule la réplication de l'étude par d'autres chercheurs peut apporter cette certitude (Johnson 1999, Beninger et al. 2012).
- Dans les études des effets de perturbation sur l'écosystème, particulièrement de type chronique dans des systèmes fortement anthropisés, il est parfois impossible de trouver ne serait-ce qu'un seul site non impacté (Brown & Herbert Wilson Jr 1997). Dans ce cas, la seule solution possible est d'effectuer une comparaison entre les sites présentant des niveaux de perturbations différents. Le nombre de sites de moindre perturbation peut également être insuffisant pour effectuer une vraie réplication, comme dans Aspden et al (2004).

Parfois un seul site non impacté existe, et dans ce cas l'unique solution est de répliquer les transects pour chaque site d'étude (Hixon & Tissot 2007, Shenko et al. 2012) ; nous avons suivi cette démarche dans la présente étude. Il était impossible d'effectuer de vrais replicats, car toutes les zones accessibles à pied sont susceptibles d'être exploitées en Loire-Atlantique et Vendée. Cependant, nous avons réussi à trouver un site non pêché, que nous avons pu comparer avec un site pêché présentant les caractéristiques physico-chimiques très semblables, ainsi que les mêmes espèces de bivalves ciblées (voir ci-dessous). Ainsi, si la taille d'effet observé est importante, les causes de cet effet pourront être attribuées à l'impact des perturbations et non aux éventuelles autres différences entre les sites (Oksanen 2001, Cleary 2003, Oksanen 2004). Les réplications pourront être effectués plus tard, éventuellement par d'autres chercheurs, si les résultats obtenus paraissent

intéressants. Enfin, si des études similaires ont déjà été effectuées, on peut utiliser une méta-analyse pour compenser le nombre insuffisant de réplifications (Oksanen 2001).

3.3. Situation géographique et fréquentation

Les deux sites d'étude sont situés en Baie de Bourgneuf (Fig.3.2). Située sur le littoral Atlantique, enserrée au Sud par l'île de Noirmoutier, la baie d'une superficie de 340 km² ne dépasse pas 10 m de profondeur (Thimel 1994). La Baie de Bourgneuf a une forte productivité biologique et comporte des nurseries littorales (Desaunay et al. 1981). La pêche à pied y revêt un caractère socio-économique non négligeable (Hitier et al. 2010).



Figure 3.2. Baie de Bourgneuf. Localisation des deux sites d'étude (<http://www.geoportail.gouv.fr>)

Les deux sites d'échantillonnage sont caractérisés par un impact de la pêche à pied très différent. Le site impacté, le Passage du Gois, est fortement fréquenté par les pêcheurs à pied récréatifs. Le site non impacté, appelé par la suite du texte « site témoin », est préservé de cette activité.

Le passage du Gois, une route submersible, relie l'île de Noirmoutier et le continent ($46^{\circ} 55'15''$ N, $2^{\circ} 9'004''$ O) (Fig.3.3). Le passage du Gois représente une grande attraction touristique, dû à sa particularité, mais aussi à la possibilité de faire la pêche à pied. Chaque année le passage du Gois attire des milliers de touristes, dont bon nombre de pêcheurs à pied de toutes les régions de la France (Hitier et al. 2010). Les espèces les plus pêchées sont les palourdes *Venerupis* (*Tapes*, *Ruditapes*) et les coques (*Cerastoderma edule*). Dans la partie du passage du Gois où nous avons effectué nos prélèvements, il y a uniquement les pêcheurs à pied récréatifs.



Figure 3.3. Passage du Gois

Le site témoin est une vasière isolée en baie de Bourgneuf, située à proximité de l'île de Noirmoutier ($46^{\circ}58$ N $002^{\circ}10$ O). Accessible uniquement par bateau, la zone témoin n'est pas fréquentée par la pêche à pied récréative, et n'est pas exploitée par les professionnels car de taille trop petite et donc pas assez économiquement rentable.

3.4. Caractéristiques abiotiques

La salinité de l'eau interstitielle mesurée par réfractométrie est sensiblement identique entre les deux sites d'étude, elle varie entre 30 et 31 psu (practical salinity unit). La bathymétrie et le régime d'immersion sont similaires entre les deux sites. Les caractéristiques granulométriques des deux sites sont similaires (les sables moyens moyennement bien triés). Les températures de l'eau ont été calculées à partir des données de Météo-France suivant le modèle de Haure et Baud (1995).

4. MÉTHODE ET RYTHME D'ÉCHANTILLONAGE

Dans les études sur la macrofaune le type d'échantillonnage choisi le plus souvent est l'échantillonnage de type aléatoire, qui le plus souvent ne l'est pas. C'est plutôt un échantillonnage de type 'haphazard'. Étant donné que le site du Gois est très fréquenté, il était impossible d'effectuer un échantillonnage aléatoire. Le nombre de pêcheurs peut atteindre plus de 800 personnes lors des grandes marées (Hitier et al. 2010). Les pêcheurs se déplaçant beaucoup pendant la pêche, et les signes de la pêche n'étant pas toujours bien visibles, on ne pouvait pas être sûr en arrivant sur le point de prélèvement choisi au hasard, que ce point n'avait pas été pêché immédiatement avant. Étant donné que nous cherchions à savoir si la pêche à pied à long terme peut biaiser les densités d'organismes ciblés et non ciblés, il était important de pouvoir s'assurer que nos prélèvements n'avaient pas été récemment perturbés. La solution trouvée consistait à délimiter un transecte où l'on excluait la venue des pêcheurs et un échantillonnage systématique pour chaque transecte.

Des prélèvements de la macrofaune et méiofaune, ainsi que le prélèvement de bivalves ciblés pour les analyses histologiques ultérieures et de charge parasitaire ont été effectués tous les mois, sur chacune des deux zones, sur une période allant du mois de juillet 2010 à septembre 2012. L'échantillonnage pour l'étude de la distribution spatiale des bivalves ciblés et de la méiofaune a été effectué indépendamment de sorties mensuelles.

QUATRIÈME CHAPITRE : BIVALVES CIBLÉS PAR LA PAP

1. CONTEXTE DES TRAVAUX : IMPORTANCE DE LA DISTRIBUTION SPATIALE DES COMPARTIMENTS ÉCOLOGIQUES

La première loi de géographie stipule : “Chaque chose est liée à tout autre, mais les choses les plus proches ont plus d’influence que les choses distantes” (“Everything is related to everything else, but near things are more related than distant things”) (Tobler 1970). Cette loi ne s’applique pas uniquement à la géographie, mais elle est également le principe fondamental de tout le domaine mathématique de la statistique spatiale (Miller 2004).

En écologie, le processus de Poisson homogène a été considéré pendant longtemps comme le modèle le plus approprié pour décrire le processus spatial (Gelfand & Diggle 2010), et c’est seulement au milieu du 20^{ème} siècle que les premières tentatives de modélisation de processus spatiaux agrégés ont été entreprises, surtout dans le milieu terrestre. Depuis, les caractéristiques spatiales ont été acceptées comme étant une partie importante du cadre conceptuel de l’écologie en général (Fortin & Dale 2005, Rietkerk & van de Koppel 2008), et des écosystèmes marins en particulier (Andrew & Mapstone 1987, Thrush 1991, Underwood et al. 2000). Cependant, c’est uniquement au cours des dernières années que la nécessité d’incorporer l’étude de la répartition spatiale dans la modélisation écologique ainsi que l’exigence d’en tenir compte lors de la planification d’échantillonnage ont été vraiment reconnues (Levin 1992, Underwood et al. 2000, Dale et al. 2002).

La distribution spatiale d’une espèce est un phénomène complexe qui résulte d’une conjonction de plusieurs facteurs tels que les conditions environnementales mais aussi les caractéristiques intrinsèques à chaque espèce. Chaque facteur agit sur une ou plusieurs échelles, générant les processus spatiaux différents. La distribution spatiale dépendant de l’échelle d’étude (Legendre & Fortin 1989b, Thrush 1991, Thrush et al. 1994), il est donc important de l’analyser sur plusieurs échelles spatiales (Dayton & Tegner 1984, Wiens 1989, Levin 1992, Morrissey et al. 1992, Powell 1995). Certains processus écologiques tels que les relations intra- et inter spécifiques agissent sur les petites et moyennes échelles, et les patrons spatiaux générés par ces types de processus ne peuvent pas être révélés sur les grandes échelles d’observation (Thrush 1991, Norkko et al. 2001). Pourtant, les études

écologiques analysent souvent les distributions spatiales uniquement sur des grandes échelles (Morrisey et al. 1992).

2. DISTRIBUTION SPATIALE DE *CERASTODERMA EDULE* SUR LES DEUX SITES D'ÉTUDE

D'après un article publié dans :

Journal of Sea Research, 2013, vol. 76, pp. 193-200

FINE-SCALE SPATIAL STRUCTURE OF THE EXPLOITED INFAUNAL BIVALVE *CERASTODERMA EDULE* ON THE FRENCH ATLANTIC COAST

Inna BOLDINA, Peter G. BENINGER

2.1. Résumé

Les études de la biomasse, de la production et de l'impact anthropogénique nécessitent la connaissance de la structure spatiale des espèces étudiées (Fortin & Dale 2005). L'étude de la structure spatiale de la macrofaune endobenthique de la vasière est particulièrement difficile, car les organismes ne sont pas visibles, nécessitant donc leur excavation. Bien que la distribution spatiale des bivalves endobenthiques a déjà été étudiée à une grande échelle (des kilomètres), la distribution spatiale à l'échelle plus fine reste pratiquement inconnue. Nous avons donc étudié la distribution spatiale sur une échelle fine (des dizaines de mètres) de *Cerastoderma edule* sur le site témoin et le site du Gois. L'étude a été menée de décembre 2010 à août 2011 et plusieurs prélèvements ont été effectués. Au total, 221 cadrats ont été prélevés sur le site du Gois et 423 sur le site témoin.

Afin de caractériser la structure spatiale, plusieurs paramètres doivent être sélectionnés correctement : la taille de l'échantillon et la distance entre les points d'échantillonnage (Dungan et al. 2002, Fortin & Dale 2005). La taille minimale recommandée de la taille de l'échantillon est 30 points (Fortin & Dale 2005), mais

dans le cas de patron spatial assez complexe un nombre plus grand de points d'échantillonnage peut s'avérer nécessaire (Fortin & Dale 2005). Nos transects ont été constitués d'au moins 60 points. L'isotropie de la distribution spatiale a été évaluée à l'aide de deux transects, l'un parallèle et l'autre perpendiculaire à la laisse de basse mer.

La taille choisie pour chaque échantillon était de 0.1 m^2 ($0.4 \times 0.25 \text{ m}$) (la taille fréquemment utilisée dans les études de la macrofaune benthique) (Southwood & Henderson 2000). Le choix de la distance entre les points de prélèvement était beaucoup plus difficile à faire, car il n'existe pas de données sur la distribution spatiale fine de *C. edule*. Si la distance choisie était trop grande par rapport à la taille réelle du patch, la distribution spatiale paraîtrait uniforme, même si elle est agrégée en réalité (Fortin et al. 1989). Une étude pilote avec un prélèvement chaque 1m nous a permis de trouver un compromis entre l'effort de l'échantillonnage et la distance optimale entre les points, permettant l'identification correcte du patron spatial. En se basant sur les résultats de cette étude préliminaire nous avons adopté la stratégie d'échantillonnage suivante : le prélèvement a été effectué tous les 5 mètres, suivi d'un autre prélèvement espacé d'un mètre. Toutes les coques vivantes ont été comptées et mesurées à l'aide d'un pied à coulisse avec une précision de 0,2 mm pour l'étude de la structure démographique de *C. edule*. La distribution spatiale a été étudiée pour chaque cohorte.

Une analyse spatiale a été effectuée à l'aide des autocorrélogrammes basée sur l'indice I de Moran, qui peut être considéré comme l'extension du coefficient de Pearson (Fortin & Dale 2005). L'hypothèse nulle testée était une distribution spatiale aléatoire ou l'absence d'autocorrélation, ce qui correspond à I de Moran = 0. La signification statistique du I de Moran a été évaluée avec un test de permutation de Monte Carlo (Besag & Diggle 1977). La corrélation de la distribution spatiale entre plusieurs cohortes de *C. edule* a été analysée avec le t-test de coefficient de corrélation de Pearson modifié par Dutilleul (Dutilleul 1993a, Legendre et al. 2002).

L'analyse des corrélogrammes construites pour les directions perpendiculaires a montré une distribution spatiale isotropique sur les deux sites d'étude; par conséquent, pour les analyses suivantes les autocorrélogrammes omnidirectionnelles ont été utilisées.

Sur les deux sites d'étude une nette agrégation spatiale de *C. edule* a été observée. L'autocorrélation était forte et statistiquement significative sur les distances de moins de 300m, et surtout sur les distances de moins de 60 m. Les caractéristiques spatiales (la taille de patron et la distance entre les patrons) étaient stables dans le temps sur les deux sites. Cette stabilité temporelle de caractéristiques spatiales confère un avantage pour la reproduction des espèces non motiles et pour celles qui se reproduisent par broadcast-spawning (Coma & Lasker 1997).

Sur le site témoin pour la cohorte de taille moyenne de 2.57 cm, les valeurs de I de Moran variaient entre 0.67 et -0.34, la taille des patches était d'environ 20 mètres et la distance entre les patches variait entre 40 et 45 m.

Sur le site du Gois la cohorte de taille moyenne de 2.11 cm, qui inclut les coques de la taille commerciale, était impactée directement par la pêche à pied. Une autocorrélation statistiquement significative a été observée uniquement pour les distances de moins de 30m. La taille des patches était d'environ 58 m. L'absence d'un deuxième pic sur le corrélogramme indique que la distance entre les patrons était plus grande que la longueur du transecte (230 m). En analysant les corrélogrammes pour cette cohorte on peut conclure que la PAP avait tendance à atténuer l'agrégation spatiale (diminution des tailles des patches, augmentation de la distance entre les patches, diminution de la force d'autocorrélation). L'agrégation sur l'échelle fine des espèces broadcast spawners améliore la synchronicité de la ponte (Pennington 1985, Young et al. 1992, Stokesbury & Himmelman 1993). Par conséquent, cette atténuation de l'agrégation spatiale pourrait avoir des conséquences négatives sur la dynamique de population de *C. edule* (de Roos et al. 1998).

Les caractéristiques spatiales de la cohorte qui comprend les coques de tailles sous-réglementaires semblent être peu affectées par la PAP et au piétinement associé. Les coefficients d'autocorrélation sont statistiquement significatifs pour la plupart des classes de distance, avec une taille de patron de 22 à 35 m, une distance entre les patrons de 63 à 90 m et les indices de Moran variant entre 0.47 et - 0.73. Ceci peut être expliqué par l'enfouissement rapide des coques rejetées sur la surface du sédiment par les pêcheurs (McLaughlin et al. 2007).

Les résultats de cette étude ont démontré que la répartition spatiale de *Cerastoderma edule* reste agrégée sur le site impacté malgré la pression de la pêche à pied qui s'est exercée pendant des décennies. Ceci peut être expliqué par le fait que cette distribution agrégée est une caractéristique intrinsèque maintenue par les processus de recrutement et post-recrutement. Cependant, la répartition spatiale des coques de taille commerciale provenant du site pêché du Gois est nettement atténuée, suggérant que cette atténuation serait une conséquence de la PAP à long terme.

2.2. Abstract

Investigations of biomass, production, and anthropogenic impact require knowledge of the spatial distribution of the species concerned. Studies of the spatial distribution of soft-sediment infauna are inherently difficult, because the organisms are generally not readily visible, necessitating painstaking excavation. Although the large-scale (tens of km) distribution patterns of infaunal bivalves have been studied previously, the fine-scale (1 to tens of meters) has received much less attention. We investigated the fine-scale spatial distribution of the edible cockle *Cerastoderma edule* at a fishing-impacted site and a non-impacted site on an intertidal mudflat in Bourgneuf Bay, France, in 2009–2010. A preliminary study using a 1 m spatial lag was performed to determine the optimum lags for a nested sampling design. Cohorts were identified using Bhattacharya-resolved size-frequency distributions and verification of isotropy, and the spatial characteristics of each cohort were determined using Moran's I / auto-correlation coefficient. The non-impacted site presented one strongly-aggregated main cohort, C3, (Moran's I = 0.67 to – 0.34, spatial range 16 to 20 m, inter-patch distance 41 to 51 m). The impacted site presented two main cohorts, C2 (1.31 cm mean shell length, SL) and C3 (2.11 cm SL) both of which also showed a patchy spatial distribution (C2: Moran's I = 0.7 to – 0.72, spatial range 22 to 35 m; inter-patch distance 63 to 90 m; C3: Moran's I = 0.41 to – 0.63, spatial range 36 to 58 m, inter-patch distance not defined). The C3 cohort was less aggregated than the C2; possibly due to the homogenizing effect of fishing, which typically proceeds via a Lévy walk foraging model.

Our results show that the spatial distributions of *C. edule* retained a strongly aggregated character over the 8 months of the study, suggesting that these characteristics are powerfully maintained by recruitment/post-recruitment processes,

despite intense fishing pressure throughout the sampling period, and indeed for decades, prior to this study. These data also show that we cannot assume a random or a regular spatial distribution for this species in studies of biomass, production, trophic relations, or anthropogenic impact; rather, close attention must be paid to the spatial characteristics of studied populations in order to reduce the confounding effects of auto-correlation.

2.3. Introduction

Most ecological processes are spatially structured and scale-dependent (Legendre et al. 1997); consequently, spatial characteristics are an important component of the conceptual framework of contemporary ecology in general (Fortin & Dale 2005), and of marine ecosystems in particular (Andrew & Mapstone 1987, Legendre et al. 1997, Underwood et al. 2000). Spatial distributions usually present some degree of pattern, and the detection of such patterns is often highly scale-dependant (Thrush 1991, Thrush et al. 1994, Bergström et al. 2002). Most studies of the spatial organization of endobenthic ecological processes have concentrated on large-scale spatial patterns, due to the conventional wisdom that spatial distribution, and notably the distribution of intertidal species, are controlled essentially by large-scale physical factors (see review by Chapman (2000) and Warwick and Davies (1977)). Nevertheless, distinct ecological processes (such as inter- and intra-specific interactions) also operate at small scales, generating spatial patterns not revealed at the larger scales (Thrush 1991, Norkko et al. 2001). It is therefore important to investigate ecological processes over a range of different scales (Dayton & Tegner 1984, Wiens 1989, Levin 1992, Morrissey et al. 1992, Powell 1995). However, studies on the spatial distribution of soft sediment fauna often do not adequately include all of the relevant spatial scales (Morrissey et al. 1992).

Although it is well-known that there is an element of patchiness in the spatial distribution of intertidal infaunal invertebrates (Sutherland 1982a, Honkoop et al. 2006), relatively few studies have incorporated the fine-scale component in the spatial distribution of soft-sediment infauna (Morrissey et al. 1992, Hewitt et al. 1997, Schneider et al. 1997, Bergström et al. 2002, Huxham & Richards 2003), which are usually dominated by polychaetes and bivalves. In temperate European waters, these habitats often contain populations of the edible cockle *Cerastoderma edule*, which are exploited by both professional and recreational fishers (Ferns et al. 2000,

Kaiser et al. 2001a, Piersma et al. 2001, Dare et al. 2004). Several recent studies report on the large-scale distribution of *C. edule* (Kraan et al. 2009, Ponsero et al. 2009), and to our knowledge only one study has touched upon the natural fine-scale spatial distribution of *C. edule* (Huxham & Richards 2003). Here we use spatial autocorrelation analysis (Fortin & Dale 2005) to investigate (1) the fine-scale (1 m–300 m) spatial distribution of *C. edule*, (2) evaluate the effects of clam digging on the characteristics, and (3) the eventual temporal stability of the characteristics of this distribution, in a population located on the French Atlantic coast.

2.4. Materials and methods

2.4.1. Description of the study locations

The two study sites are situated in Bourgneuf Bay (Fig. 4.1). Bourgneuf Bay is characterized by a macrotidal semidiurnal regimen with a 6 m maximum tidal amplitude, high turbidity, annual mean water temperatures varying between 12.5 °C and 14.5 °C, and salinity from 29 to 31 (Dutertre et al. 2010).

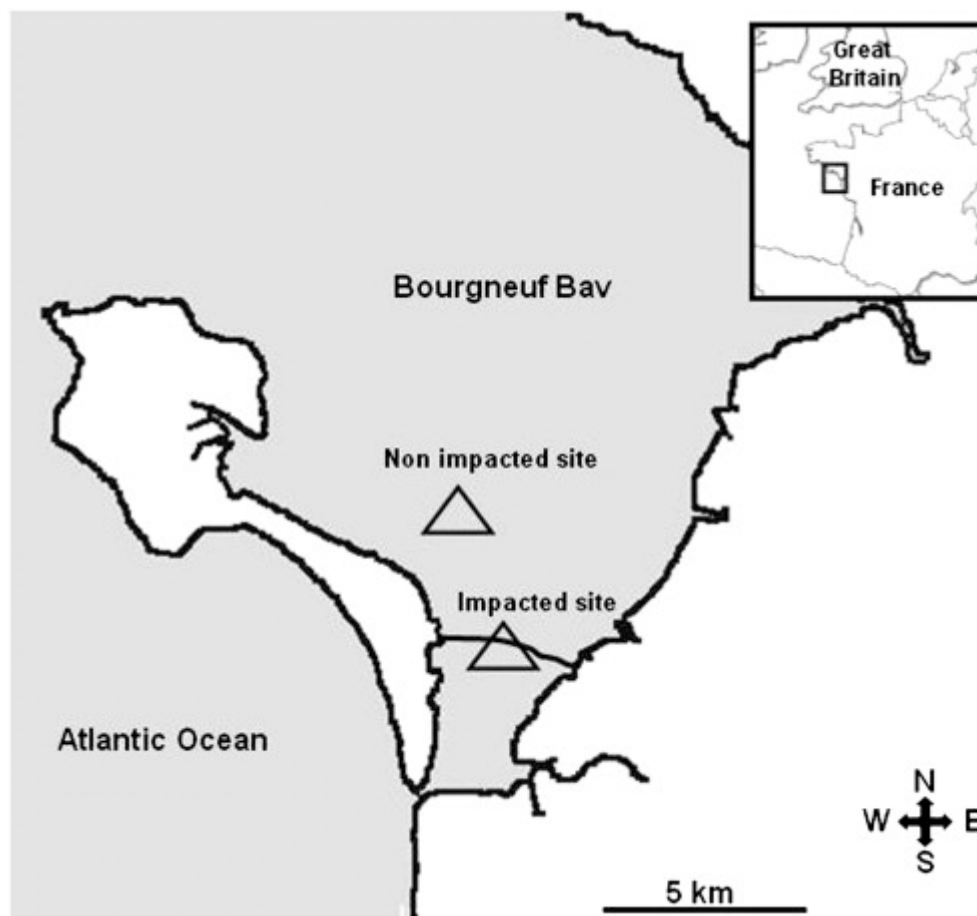


Figure 4.1. Location of the two study sites in Bourgneuf Bay.

It was not possible to choose the same location for both study sites, since all areas accessible on foot are susceptible to exploitation. We therefore chose one exploited site accessible on foot, and one unexploited site accessible only by boat. The intertidal sediment characteristics, immersion regimens, and salinity of the two sampling sites were quite similar. The unexploited site was located at 46°58' 25"N, 002°11' 010"W; it is hereafter referred to as the non-impacted site. The exploited study site (Passage du Gois) was located at 46° 55'15" N, 2° 9'004"W, and is heavily fished by recreational clam diggers. Harvesting is manual, not only using standard regulation rakes, but also a variety of non-authorized gear.

2.4.2. Sampling dates

The study was conducted from December 2010 to August 2011. A pilot study was carried out at the non-impacted site on 6 and 7 December 2010 to determine the most appropriate sampling strategy for detecting fine-scale spatial processes. In total, 221 stations were sampled at the impacted site and 423 stations (including 160 points for the pilot study) were sampled at the non-impacted site. Subsequent samplings at the non-impacted site were conducted on 21 and 22 December 2010 and 3 and 4 January 2011, and the sampling was repeated eight months later on 18 August in order to establish whether the spatial distribution had changed significantly over time.

At the impacted site, fishing pressure is irregular throughout the year. Based on prior observation of fisher density on the mudflats, maximum fishing pressure is exerted from spring to autumn, especially during spring tides, school vacation periods (every 6 weeks in France), and is light to moderate during the winter. The first sampling of this site was carried out on 7 April 2011, and repeated on 2 and 3 May, after the spike in fishing activity over the Easter holiday period. The final sampling was performed on 19 August 2011.

It was not possible to visually assess cockle distribution for most of the year; however, on 18 and 19 August live cockles were visible at the surface of the sediments at both sites. This coincided with an extended period of high temperatures, and a decrease in the depth of the oxidized layer. It was thus possible to target cockle patches for spatial sampling at these sites on these dates.

2.4.3. Sampling strategy

Several parameters must be selected correctly in order to characterize a spatial pattern: sample size (number of sampling points), grain (size of the sampling unit) and spatial lag (distance between sampling points) (Dungan et al. 2002, Fortin & Dale 2005). The minimum recommended sample size is 30 (Legendre & Fortin 1989, Fortin & Dale 2005), but a greater number of points may be needed to detect certain spatial processes, or, on the contrary, 20 points may be sufficient to capture spatial variability if the spatial pattern is very clear (Fortin & Dale 2005). Our transects comprised at least 60 sampling points, with the exception of the August 19 sampling (26 points), due to technical constraints (Table 4.1). The sampling grain was 0.1 m^2 ($0.4 \times 0.25 \text{ m}$), a size frequently used in benthic macrofaunal studies (McIntyre et al. 1984, Southwood & Henderson 2000). The choice of spatial lag was more difficult because, to our knowledge, there are no firm data on the fine-scale spatial distribution of *C. edule*. Nevertheless, this choice is very important. If the spatial lag (inter-point distance) is too large compared to the patch size, the spatial distribution will appear to be uniform, even if in reality it is clustered (Fortin et al. 1989). The pilot study on 6 and 7 December 2010 was designed to determine the optimal trade-off between sampling effort and potential for identification of the spatial distribution. Samples were collected at 1 m intervals along two 80 m transects; one parallel to and one perpendicular to the tidal flow (160 sampling points). Based on these results, a 1 m lag nested within a 5 m lag, was used in the subsequent samplings.

Table 4.1. Summary of sampling dates and corresponding spatial characteristics at the two study sites in Bourgneuf Bay. Normal type = C2 cohort, bold type = C3 cohort.

Date of sampling	Site	Number of sampling points	Cohorts	Mean density $\pm$ SD (m^{-2})	Spatial range (m)	Inter-patch distance (m)	Statistically significant Moran's <i>I</i> values, max and min
21,22 December 2010; 3,4 January 2011	Non impacted site	203	C3	99 $\pm$ 77	20	41	0.67 to – 0.34
18 August 2011	Non impacted site	60	C3	85 $\pm$ 84	16	51	0.57 to – 0.31
7 April 2011	Impacted site	106	C2	280 $\pm$ 156	22	68	0.47 to – 0.67
			C3	54 $\pm$ 37	–	–	–
2 and 3 May 2011	Impacted site	89	C2	167 $\pm$ 159	35	90	0.7 to – 0.72
			C3	141 $\pm$ 122	58	–	0.41 to – 0.54
19 August 2011	Impacted site	26	C2	223 $\pm$ 173	27	63	0.68 to – 0.73
			C3	17 $\pm$ 21	36	–	0.41 to – 0.63

At each site, perpendicular transects were sampled as above, in order to check for anisotropy (direction-dependent variation of spatial characteristics). At each sampling point, 0.1 m² of sediment $\times$ 15 cm depth was sieved through a 1 mm mesh. All live cockles were counted and their shell length was measured (anteroposterior axis) to the nearest 0.2 mm with vernier calipers to establish size-frequency distributions and subsequent cohort analysis.

2.4.4. Statistical analysis

The shell length data were divided into incremental 0.3 cm classes. Cohort analysis was performed by modal class progression analysis (FISAT software). The size-frequency distribution was decomposed into separate normal components as per Bhattacharya (1967), and refined using the NORMSEP method (Hasselblad 1966, Pauly & Caddy 1985), which is based on maximum likelihood estimation.

To define the strength of autocorrelation and to test its statistical significance, statistics that include information on the spatial locations of each sample point should be used (Dale et al. 2002). Two types of such spatial statistics are frequently used in ecology: the semivariance and Moran's I spatial coefficient (Fortin & Dale 2005), the latter being an extension of the familiar Pearson correlation coefficient (Legendre & Legendre 1998). The semivariance can be used to study processes that do not meet the assumption of second order stationarity, i.e. non-stationarity of the mean and variance (Glover et al. 2011). On the other hand, although Moran's I cannot be calculated for non-second-order stationarity processes, it is easily interpreted, it enables cross-comparisons with other studies (Kraan et al. 2009), and it can be tested for significance (Legendre & Legendre 1998). To evaluate the spatial distribution of the cockles in this study, Moran's I spatial autocorrelation coefficient was chosen. All counts were transformed ($\log(x + 1)$) prior to statistical analyses in order to satisfy both normality and second-order stationarity, and Moran's I autocorrelation coefficient was calculated for each distance class (Legendre & Legendre 1998, Fortin & Dale 2005). Before constructing the spatial autocorrelograms, the data were grouped into distance classes, and Moran's I autocorrelation coefficient was computed for each distance class (Dale et al. 2002). We followed the suggested procedure of Legendre and Legendre (1998): the choice of the number of distance classes was a trade-off between the resolution of the correlogram and the power of the test. Sturges' rule (Sturges 1926, Legendre & Legendre 1998) can be applied to approximately estimate the optimum number of distance classes: number of classes = $1 + 3.3 \log(n)$, where n is the number of distances in half of a symmetric distance matrix. Two methods of establishing distance classes may be used: the equidistant approach, and the equal frequency approach (Fortin & Dale 2005). In the present study, the equal-distance approach was used where the number of sampling points was sufficiently large; when the number was insufficiently large for this approach, we used the equal frequency method, in order to minimize information loss. In the latter case, the significance tests have the same power, even for the large distance classes (Legendre & Fortin 1989, Legendre & Legendre 1998). Moran's I varies from -1 (negative autocorrelation) to $+1$ (positive autocorrelation) (Legendre & Legendre 1998).

To visualize the spatial autocorrelation, spatial correlograms were constructed by plotting the distance classes vs. the corresponding values of Moran's I (Fortin et

al. 1989, Fortin et al. 2002). The statistical significance of the value of Moran's I attained for each distance class was assessed by the Monte Carlo permutation test (Besag & Diggle 1977, Sawada 1999, Diggle 2003). The null hypothesis was the absence of spatial autocorrelation, corresponding to the Moran's $I = -1 / (n - 1)$ which tends to zero as the sample size increases (Zuur et al. 2007, Paradis 2010).

Although it has been argued that patch size (spatial range) should be set at the distance where the value of Moran's I corresponds to a random distribution, i.e. where the autocorrelogram crosses the expected value of Moran's I (at or near 0 for a large sample size — (Fortin & Dale 2005), Kraan et al. (2009) suggested setting the patch size at the distance where the threshold value of Moran's I is 'biologically meaningful', for example 0.1. Nevertheless, by applying different threshold values of Moran's I , these authors showed that there is no difference in calculated patch sizes. In order to simplify the analysis of the correlograms, we therefore decided to set the spatial range at the distance that corresponds to the 0 value of Moran's I .

The potential presence of anisotropy was checked by constructing bearing correlograms for perpendicular directions (Rosenberg 2000, Perry et al. 2002). When the spatial process was found to be isotropic, all-directional spatial autocorrelograms were calculated for the subsequent analyses. Bearings were obtained using a Silva forester's compass.

The shape of an autocorrelogram only provides information on average spatial pattern; autocorrelograms with similar shapes and spatial characteristics do not necessarily reflect geographical overlap in underlying spatial processes (Sokal & Oden 1978, Hewitt et al. 1996), e.g. the distributions of cohorts C2 and C3. In order to verify this, the correlation in densities of C2 and C3 must be studied using the Pearson correlation coefficient. When studying the correlation between variables which are themselves spatially autocorrelated, standard statistical testing cannot be applied because the assumption of independence of samples is not respected (Liebhold & Sharov 1998, Fortin & Payette 2002, Legendre et al. 2002), resulting in an increased probability of Type I significance error (Fortin & Payette 2002). In some cases, when only one studied variable is autocorrelated, the classical correlation significance test can be applied (Lennon 2000). However, in our study, both variables were spatially autocorrelated, so we used Dutilleul's modified t -test for a Pearson

correlation coefficient, which adjusts the degrees of freedom according to the amount of autocorrelation in the data (Dutilleul 1993a, Legendre et al. 2002).

The statistical package PASSaGE (Pattern Analysis, Spatial Statistics and Geographic Exegesis) was used for all spatial analyses.

2.5. Results

All mean values are reported with standard deviations ($\pm$ SD).

2.5.1. Cohorts

At the non-impacted study site only one cohort with a mean size of $2.57 \text{ cm} \pm 0.280$ (C3) was abundant enough to study its spatial distribution (See Fig. 4.2. A).

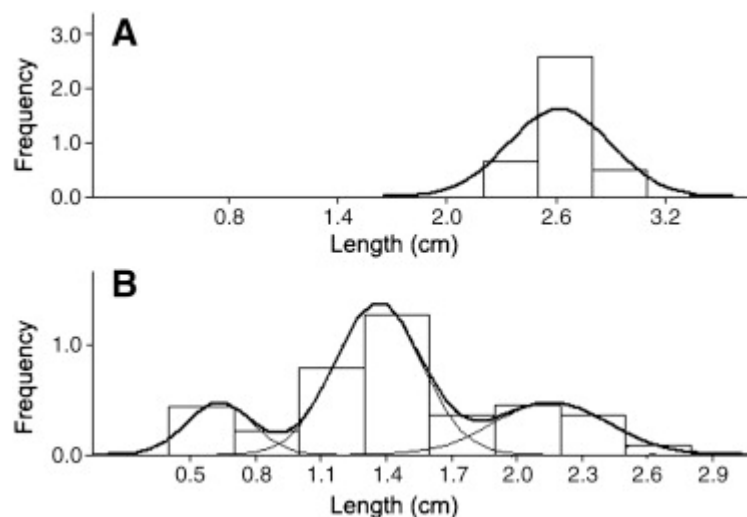


Figure 4.2. A. *Cerastoderma edule*, non-impacted site. Length-frequency distribution, December 2010–January 2011. **B.** *C. edule*, impacted site. Length-frequency distribution, April 2011.

At the impacted site, three cohorts were identified with mean lengths of $0.58 \text{ cm} \pm 0.150$ (C1), $1.31 \text{ cm} \pm 0.159$ (C2), and $2.11 \text{ cm} \pm 0.264$ (C3) respectively (Fig. 4.2. B). The latter two cohorts were abundant enough to assess their spatial distribution and to test the existence of autocorrelation in their distribution

2.5.2. Isotropy

Sufficient numbers of cockles were found to enable verification of isotropy for the C3 cohorts at the non-impacted site and for the C2 cohort at the impacted site. The results of the perpendicular transect samplings revealed an isotropic spatial distribution at both sites (Fig. 4.3. A, B).

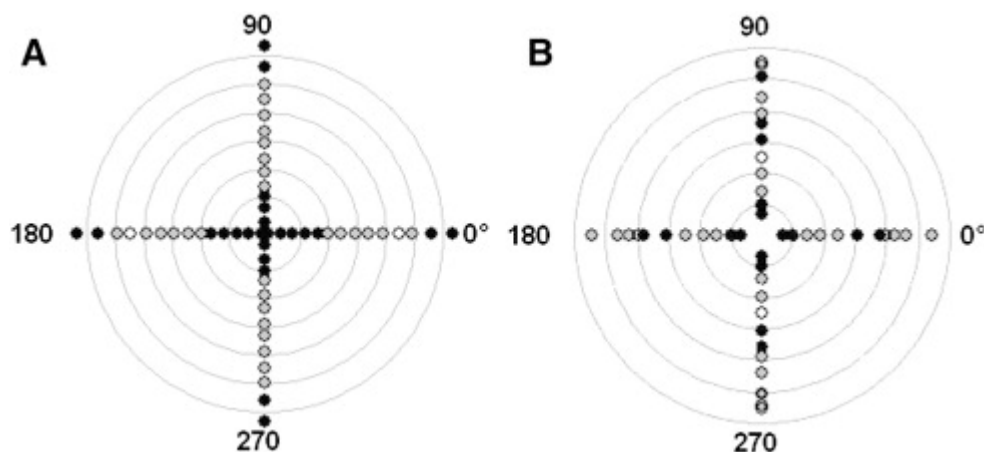


Figure 4.3. A. *Cerastoderma edule*. Bearing correlogram for distribution of C3 cohort at the non-impacted site using 15 equidistant classes, December 2010–January 2011. **B.** Bearing correlogram for distribution of C2 cohort at the impacted site using 12 equidistant classes. Black circles indicate significant positive correlation; gray circles indicate significant negative correlation, white circles indicate statistically non-significant correlation. April 2011.

2.5.3. Characteristics of spatial distribution - non-impacted site

Evidence of spatial pattern is deduced from both the Moran's I values and the shape of the correlogram (Legendre & Fortin 1989). All values at the non-impacted site were statistically significant for all distance classes; although this in itself does not indicate biologically significant autocorrelation, especially in the case of the smallest Moran's I values, (due to the large number of pairs in each distance class), the shape of the autocorrelogram and amplitude of the Moran's I values (0.67 to – 0.34) demonstrate very strong autocorrelation (Fig. 4.4.A).

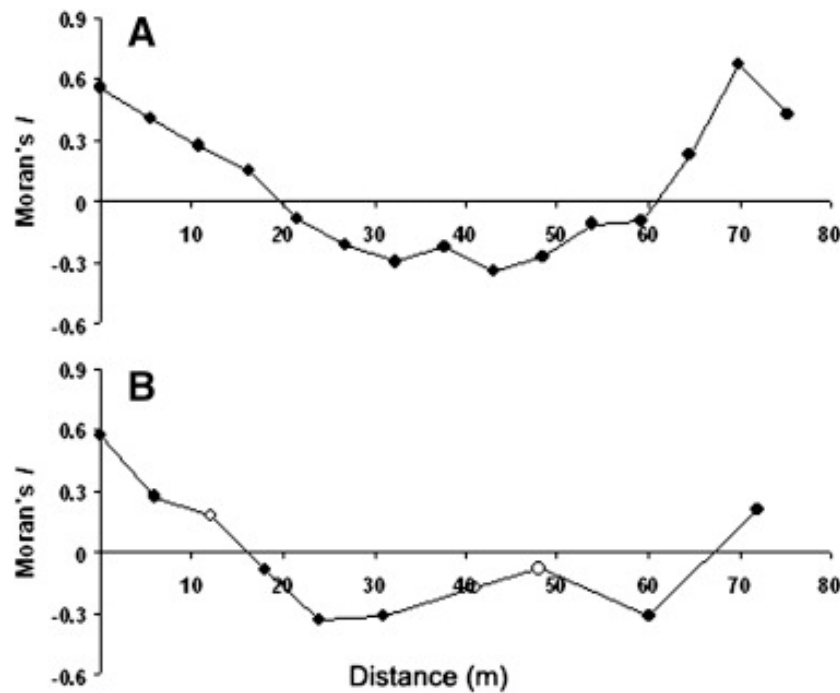


Figure 4.4. A. *C. edule*. All-directional spatial autocorrelogram for cockle densities using 15 equidistant classes. Non-impacted site, December 2010–January 2011. Data grouped for all transects. Statistically-significant values are represented by black circles. **B.** *C. edule*. All-directional spatial autocorrelogram for cockle densities using 10 distance classes with an equal numbers of observations. Non-impacted site, 18 August 2011. Significant values are represented by black circles, and non-significant values are represented by empty circles.

The observed spatial range at the non-impacted site was 20 m. The second peak of the correlogram, at a distance of 70 m, indicated that there was more than one patch detected within the sampled area (Fortin & Dale 2005). The distance between patches was approximately 41 m and the mean density of cockles was $99 \pm 77 \text{ m}^{-2}$.

2.5.4. Characteristics of spatial distribution — impacted site

For the site impacted by clam digging, it was possible to assess the spatial distribution of 2 of the 3 cohorts: C2 and C3 (insufficient N for C1 - Table 4.1, Fig. 4.2. B).

The first sampling on the impacted site was carried out on 7 April 2011. As illustrated in Fig. 4.5. A, the spatial autocorrelation coefficients were statistically significant only for the C2 cohort, with a spatial range of 22 m and an inter-patch distance of 68 m. The mean density of C2 cohort cockles was 280 ± 156

individuals m^{-2} . Moran's I values for the C3 cohort oscillated around zero and the mean density of cockles of this cohort was only 54 ± 37 individuals m^{-2} (Table 4.1).

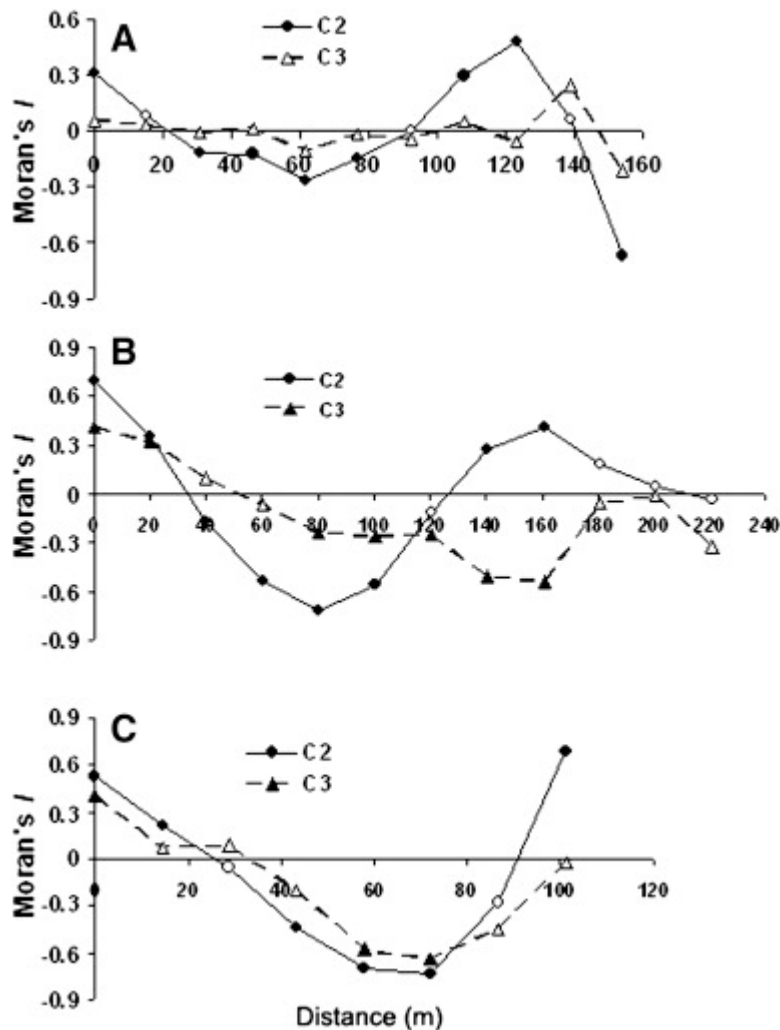


Figure 4.5. A. *C. edule*. All-directional spatial autocorrelogram for cockle densities using 12 equidistant classes. Impacted site, 7 April 2011. C2 cohort is presented by solid line and circles; C3 by dashed line and triangles. Significant values are represented by black symbols; non-significant values are represented by empty symbols. **B. *C. edule*.** All-directional spatial autocorrelogram for cockle densities using 12 equidistant classes. Impacted site, 2 and 3 May 2011. C2 cohort is represented by solid line and circles; C3 by dashed line and triangles. Significant values are represented black symbols, and non-significant values are represented by empty symbols. **C. *C. edule*.** All-directional spatial autocorrelogram for cockle densities using 9 equidistant classes, Impacted site, 19 August 2011. C2 cohort is represented by solid line and circles; C3 by dashed line and triangles. Significant values are represented by black symbols, and non-significant values are represented by empty symbols

For the samplings on 2 and 3 May 2011, both cohorts displayed spatial autocorrelation. The spatial autocorrelogram for C2 presents maximum and minimum Moran's I values of 0.7 and -0.72 , and these were statistically significant for all distance classes except for the 7th and largest distance classes. The spatial range was 35 m, the inter-patch distance was 90 m, and the mean density ($\pm$ SD) was 167 ± 159 individuals m^{-2} . For the C3 cohort, significant positive autocorrelation occurred only in the first two distance classes, corresponding to a distance of 30 m; at approx. 80 m, the correlation became negative and statistically significant (Fig. 4.5B). The spatial range for C3 was 58 m. The absence of a second peak on the correlogram, indicates that the inter-patch distance was greater than the transect length (230 m). The mean C3 density was 141 ± 122 individuals m^{-2} (Table 4.1).

2.5.5. Temporal stability of spatial characteristics

The non-impacted zone was sampled 8 months later on 18 August. The spatial characteristics, i.e. patch size, the distance between patches, and amplitude of autocorrelation, remained quite similar to the results 8 months earlier: spatial range 16 m vs 20 m, inter-patch distance 51 m vs 41 m, and mean density 85 ± 84 individuals m^{-2} vs 99 ± 77 m^{-2} . The loss of statistical significance was due to fewer sampling points: 60 in August vs 203 in January (Fig. 4.4. B).

At the impacted site, we were able to investigate the temporal stability of the spatial characteristics of two cohorts of *C. edule* (C2 and C3). The spatial autocorrelograms calculated for the impacted site on the sampling date of 19 August demonstrated significant spatial autocorrelation for the C2 cohort with a spatial range of 27 m, an inter-patch distance of 63 m and a mean density of 232 ± 173 m^{-2} (see Fig. 4.5. C).

The analysis of the spatial pattern of the C2 cohort revealed very similar characteristics for the three sampling dates. The spatial range was 22 m, 35 m and 27 m, respectively, and the inter-patch distance was 68, 90, and 63 m, respectively. Moran's I autocorrelation coefficient was strong in all cases for most of the distance classes (Table 4.1).

The C3 distribution from the Aug 19 sampling was also spatially autocorrelated, but the spatial pattern was less conspicuous, due to the lower mean density

($17 \pm 21 \text{ m}^{-2}$ vs $223 \pm 173 \text{ m}^{-2}$ for C2). The correlogram displayed statistically significant spatial correlation only at the smallest distance class (less than 20 m) with a value of Moran's I of 0.41, and statistically significant negative autocorrelation for the 5 and 6 distance classes between 50 and 75 m.

We were able to assess the temporal stability of spatial patterns for the C3 cohort for two sampling dates only (2–3 May and 19 August). The transects of 7 April were situated completely outside of C3 patches, the transects of 2 and 3 May were situated partially within patches (determined a posteriori from the data) as was the 19 August transect (determined a priori from the abundance of emerged cockles, see Materials and methods); it was thus possible to assess the spatial distribution of this cohort on these dates.

The spatial range was 58 m and 36 m, respectively, for two sampling dates. The distance between patches of the C3 cohort was not defined in any case because it was greater than our transects (maximal length of transects was 250 m).

2.5.6. Relationship between adults and juveniles

Despite the different spatial ranges of C2 and C3 for the 2–3 May sampling data, there was a significant correlation between the distributions (geographical overlap) of these two cohorts. Dutilleul's modified t -test showed a correlation coefficient of 0.63 with a conventional P value of 0.0002, and a spatial correlation-corrected P value of 0.03. Although a loss of statistical significance due to the reduced effective sampling size used in Dutilleul's modified t -test was noted, the correlation in the spatial distribution of juvenile and adult cockles remained significant.

The correlation in the spatial distribution of juvenile and adult cockles for the 19 August sampling data is not statistically significant. The correlation between the spatial distributions of C2 and C3 was assessed at a correlation coefficient of 0.67 with a conventional P value of 0.00021; Dutilleul's modified t -test yielded a corrected P value of 0.14, thus there was a considerable loss of statistical significance.

2.6. Discussion

2.6.1. Type of spatial distribution

The results of this study show that the spatial distribution of *C. edule* was clearly aggregated, with very similar fine-scale spatial patterns at both the non-impacted and impacted sites. The mean densities were spatially autocorrelated and statistically significant at a distance of < 300 m, especially at distances between 0 and 60 m. These results are at variance with the assumptions of some previous studies, ie. that the fine-scale spatial distribution of suspension-feeding bivalves must be random, due to the absence of competition for food (Heip 1975). Although Richardson et al. (1993) reported a random spatial distribution for *C. edule*, their study used a maximum scale of 1 m^2 , which obviously could not detect patterns at larger (but nonetheless 'fine') scales such as the patterns observed in the present study (tens of meters). The results of the present study support and extend those of Huxham and Richards (2003) on a non-impacted *C. edule* population, which found one patch with a spatial range of 20 m^2 . More definitive support for fine-scale spatial aggregation is provided when more than one such patch is identified, as was the case in the present study.

2.6.2. Temporal stability of spatial characteristics

The spatial characteristics, such as spatial range, inter-patch distance and the average density of cockles did not change substantially (there is no statistical test of significance for the former two characteristics) throughout the sampling period for the C3 cohort at the non-impacted site, and for the C2 and C3 cohorts at the impacted site. The maintenance of a grouped spatial distribution probably confers a reproductive advantage in non-motile, broadcast-spawning species (Coma & Lasker 1997). The temporal stability of the fine-scale aggregated spatial patterns, observed in several bivalve species (Hewitt et al. 1996, Hewitt et al. 1997), and in the present study for adult cockles, may be partially explained by the limited locomotor ability of infaunal bivalves (Richardson et al. 1993, Norkko et al. 2001).

2.6.3. Influence of fishing pressure on *C. edule* spatial distribution

Of the cohorts observed at this site, only the largest, C3, could be directly impacted by recreational clam diggers. Despite the legal minimum size limit of 2.7 cm

for *C. edule*, enforcement is largely lacking (Maison 2009), such that most of the C3 cohort is subject to fishing pressure.

The Moran's I values and the correlogram for the C3 cohort on 2 and 3 May and 19 August show that fishing pressure tends to homogenize the spatial distribution of the C3 cohort compared to the C2 cohort, as well as to the C3 cohort at the non-impacted site (visual comparison of correlograms). Such homogenization cannot be the product of spatially-uniform fishing pressure, which would tend to accentuate existing spatial heterogeneity (Kawata et al. 2001).

Most top predators, including humans, unconsciously adopt a Lévy type foraging strategy, rather than a uniform search strategy (Viswanathan et al. 2011). For example, oystercatchers are able to discriminate the areas of highest cockle density and feed mostly in these areas (Sutherland 1982b). Predators moving randomly in the absence of visible patches, but displacing directly to patches when they are detectable, are likely to follow a Lévy search pattern (Elliott et al. 2009). Ship-based fishers also adopt a 'Lévy walk' search strategy (Bertrand et al. 2005, Marchal et al. 2007). Brown et al. (2007) have shown that human hunter-gatherers employ a Lévy flight behavior, similar to that of the Lévy walk. It is thus likely that clam diggers also adopt this foraging strategy, and therefore more intensively fish the areas of high cockle density. This type of fishing pressure tends to homogenize the existing spatial structure, and may have repercussions on subsequent population dynamics (de Roos et al. 1998).

The fine-scale spatial aggregation of broadcast spawner species enhances gamete encounter probabilities and improves spawning synchrony (Pennington 1985, Young et al. 1992, Stokesbury & Himmelman 1993); this has been successfully modeled (Claereboudt 1999). Since the reproductive success of broadcast spawning species depends, at least partly, on the density of adult individuals (Levitan et al. 1992) it would be worthwhile to investigate the effect of spatial homogenization on population reproductive success.

Although the number of C2 clams at the non-impacted site was too small to allow analysis, the aggregated character of their spatial distribution at the impacted site appears to be little affected by clam digging or associated trampling. This may be due to the limited damage to (Kaiser et al. 2001a), and rapid re-burrowing ability of, small-sized cockles rejected on the sediment surface by diggers (McLaughlin et al.

2007) which protects them from being transported by tidal currents (Stanley 1998) or from being consumed by scavenging birds (Coffen-Smout & Rees 1999). This finding is in line with that of Rossi et al. (1997), which showed that trampling does not appear to modify the abundance of small-sized cockles.

2.6.4. Relationship between adults and juveniles at the impacted site

The observed patch size of the C3 cohort for every sampling period was always larger than that of the C2 cohort; this difference could be due to the homogenization effect of fishing pressure, as mentioned above.

With respect to the possible relation between adult and juvenile spatial distributions, a significant positive correlation was found for the 2 and 3 May samplings, but not for the 19 August sampling. The lack of positive association on this latter date may be due to the fact that strongly autocorrelated variables reduce the power of Dutilleul's modified test. In such a case, a sample size of at least 100 points is recommended (Legendre et al. 2002), whereas for the 19 August sampling, there were only 26 sampling points. This number was sufficient to characterize the spatial pattern of the patches which were visible on that date, but insufficient for Dutilleul's modified test, which reduced the effective sampling size from 26 to 7, resulting in loss of statistical significance. Where the sampling size was sufficiently large, therefore, the correlation analysis demonstrated the existence of a positive correlation between juvenile and adult *C. edule* fine-scale spatial distributions.

The formation of spatial patterns of adult and juvenile cockles is determined by two major factors: the recruitment rate and post-settlement processes. Attempts to quantify the relative importance of these two factors have produced conflicting results. Ólafsson et al. (1994) suggest that post-recruitment interactions may be more important than recruitment for population organization. This hypothesis drew support from field experiments where no statistically-significant correlation between adult cockle densities and settlement rate was found (de Montaudouin & Bachelet 1996), except when recruitment could be depressed by high adult suspension-feeding bivalve densities (*C. edule* and *Mya arenaria* — (André & Rosenberg 1991, Bachelet et al. 1992). However, the lack of knowledge regarding fine-scale spatial distribution could be a confounding effect in these studies (David et al. 1997).

Several studies have shown the ability of juvenile *C. edule* and other infaunal bivalves to migrate over long distances by thread drifting after primary settlement (Beukema 1993, Armonies 1994a, Armonies 1994b, Commito et al. 1995, de Montaudouin & Bachelet 1996); indeed, this may even be a regular mechanism of mass migration and secondary recruitment (Beukema & de Vlas 1989). Larval behavior may favor the establishment of aggregated distributions, e.g. positive and negative attraction to adults, to already-settled juveniles, or chemical cues from potential food or habitat sources (Ólafsson et al. 1994, Thrush et al. 1996, Richards et al. 2002, Huxham & Richards 2003).

2.6.5. Importance of fine-scale spatial distribution in ecological studies of the mudflat habitat

The analysis of spatial autocorrelation in the study of ecological processes is crucial, and when it is ignored (as is often the case), the data generated can be very misleading, and even contrary to the real state of the process or the real causal associations (Lennon 2000, Kühn 2007). This can lead to the creation of a false hierarchy of explanatory factors of ecological processes determined by, but not recognized as due to, spatial autocorrelation strength (Lennon 2000). Even a spatially-nested sampling design cannot completely mitigate this problem, so it is imperative to include spatial analysis in the study (Legendre & Legendre 1998). Prior knowledge of spatial autocorrelation can significantly improve field sampling design, by using a computer-intensive genetic algorithm (Ver Hoef 2012). The results of the present study could thus help to design more accurate methods of biomass and production estimations for *C. edule* and other endobenthic bivalve species (in preparation).

Beyond improvements in study techniques, the analysis of infaunal bivalve fine-scale spatial distribution has obvious and important consequences for studies of biomass, production, and anthropogenic impact. Of particular interest is the effect of fine-scale spatial distribution of infaunal bivalves on trophic relationships in the mudflat ecosystem, notably with respect to shorebird predation (Sutherland 1982b, Wahl et al. 2005).

2.7. Acknowledgments

We thank Song Liu Bin, Tony Gallé, Margot Provost, Inmaculada Banos-Franco, Lorraine Bounous, and Héloïse Caillaud for participating in the collection of the field data, especially during the exceptionally difficult winter months. Funding for this study was provided by the Région des Pays de la Loire, and by a Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche PhD scholarship to IB.

3. DISTRIBUTION SPATIALE DE *VENERUPIS PHILIPPINARUM* SUR LES DEUX SITES D'ÉTUDE

3.1. Matériels et méthodes

3.1.1. Dates de prélèvement et technique d'échantillonnage

L'échantillonnage des palourdes sur le site du Gois a été effectué le 2 et 3 Mai 2011, en même temps que l'échantillonnage des coques, et sur le site témoin le 4 Mai. La technique d'échantillonnage était celle décrite dans Boldina & Beninger (2013). Le nombre de points de prélèvement était 96 pour le site témoin et 89 pour le site impacté.

3.1.2. Analyses statistiques

Les techniques statistiques utilisées dans cette étude sont décrites dans Boldina & Beninger (2013). L'analyse des cohortes de *V. philippinarum* a été réalisée avec le package R mixtools (Benaglia et al. 2009). La décomposition de la distribution mixte a été effectuée à l'aide de l'algorithme itératif d'espérance-maximisation.

3.2. Résultats

3.2.1. La structure démographique de *V. philippinarum*

La structure démographique de *V. philippinarum* n'était pas semblable sur les deux sites. (Figs 4.6. A et B)

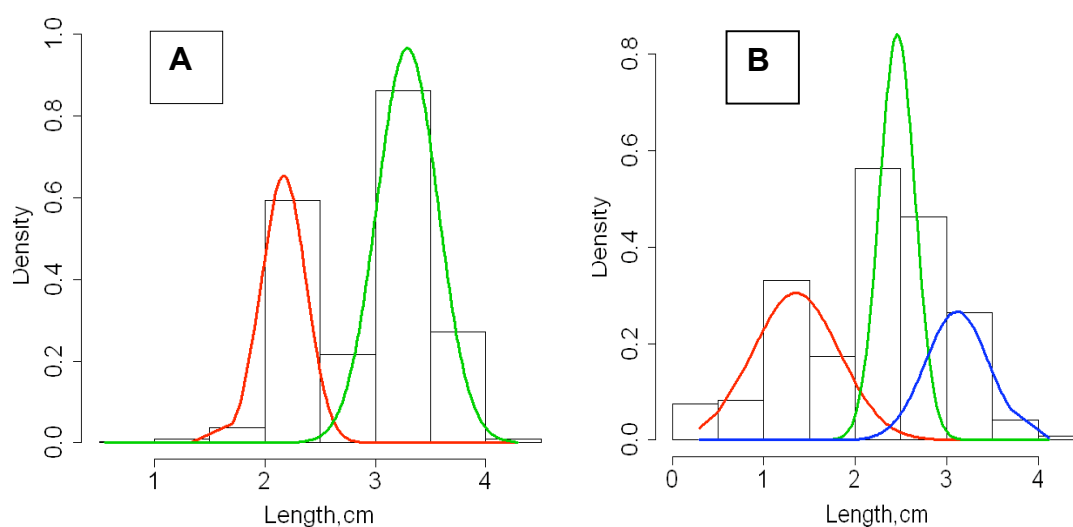


Figure 4.6. Histogramme de fréquence de tailles de *V. philippinarum*. **A.** Site témoin **B.** Gois

Au niveau de la zone témoin, on a observé 2 cohortes avec la taille moyenne de 2.17 ± 0.2 cm (C 2), et 3.29 ± 0.28 cm (C 3), tandis qu'au Gois on a observé 3 cohortes avec les tailles moyennes de 1.35 cm ± 0.47 (C 1), 2.46 cm ± 0.19 (C 2), et 3.11 cm ± 0.35 (C3).

3.2.2. Caractéristiques spatiales. Témoin

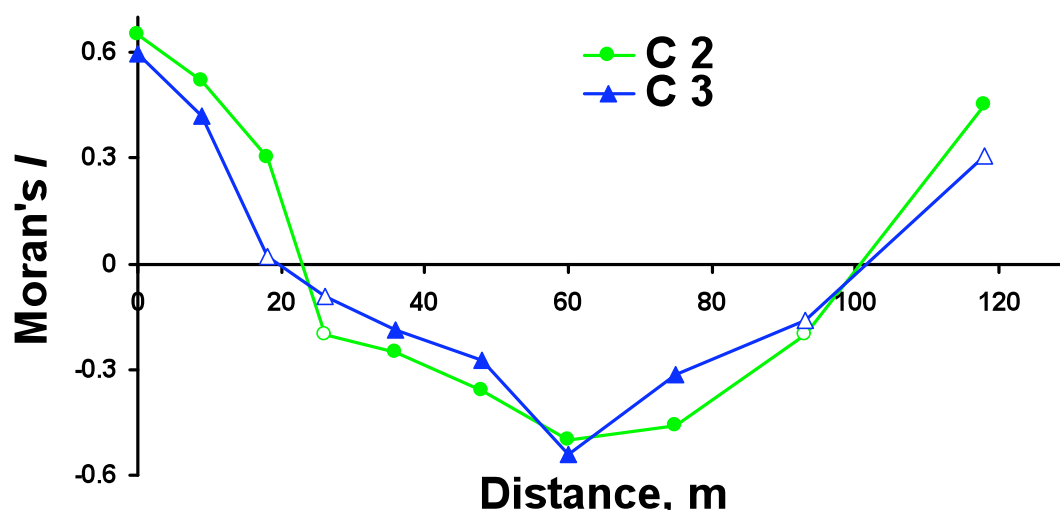


Figure 4.7. Témoin. *V. philippinarum*. Autocorrélogramme utilisant 10 classes équidistantes. Les points remplis représentent une autocorrélation statistiquement significative, les points vides représentent une autocorrélation non statistiquement significative

Pour la cohorte C 2 toutes les valeurs I de Moran ont été statistiquement significatives pour toutes les classes de distance sauf la 4^{ième} et 9^{ième} ; la forme de l'autocorrélogramme démontre également une très forte autocorrélation avec les valeurs de I de Moran variant entre 0.60 et -0.54 (Fig.4.7). La taille des patches était d'environ 25 m, et la présence du second pic sur le corrélogramme indique la présence de plusieurs patches sur la zone étudiée (Fortin & Dale, 2005). La distance entre les patches est 76 m et la densité moyenne des palourdes est $99 \pm 77 \cdot \text{m}^{-2}$.

La distribution spatiale de la cohorte C 3 s'est avérée également agrégée. Les I de Moran varient entre 0.59 et -0.53, la taille des patches était de 20 m, la distance entre les patches était de 80 m, avec une densité moyenne de $167 \text{ individus} \pm 159 \cdot \text{m}^{-2}$. (Fig.4.7).

On constate une corrélation significative entre les deux cohortes. Le t-test modifié par Dutilleul donne un coefficient de corrélation de 0.87 avec une valeur de P corrigé pour l'autocorrélation spatiale de 0.002.

3.2.3. Caractéristiques spatiales. Gois

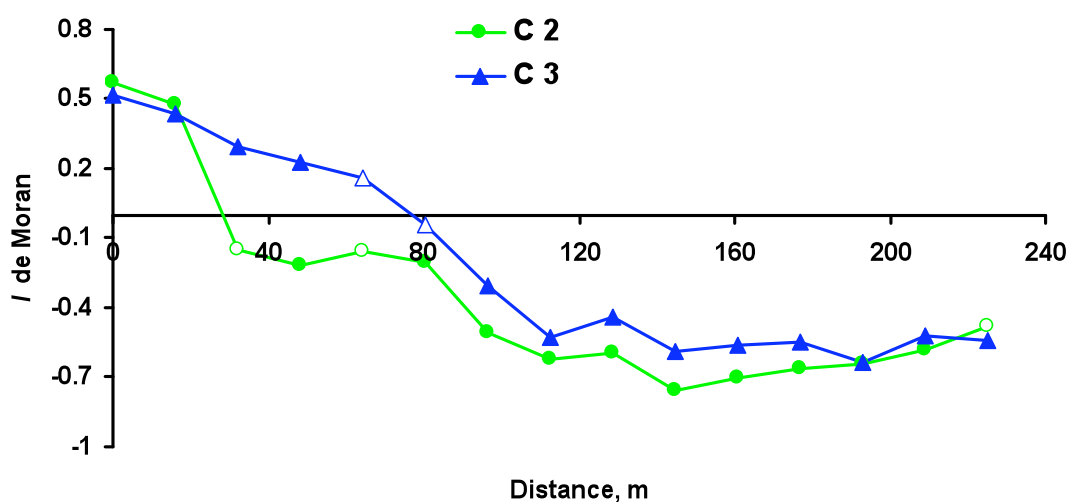


Figure 4.8. Gois. *V. philippinarum*. Autocorrélogramme utilisant 15 classes équidistantes. Les points remplis représentent une autocorrélation statistiquement significative, les points vides représentent une autocorrélation non statistiquement significative.

Pour les deux cohortes on a pu constater la présence d'un seul patch, ce qui signifie que la distance entre les patchs est plus grande que la longueur de notre transecte. Pour la cohorte C 2 toutes les valeurs *I* de Moran ont été statistiquement significatives pour toutes les classes de distance sauf la 3^{ième} et 5^{ième}. La forme de l'autocorrélogramme démontre également une très forte autocorrélation avec des valeurs de *I* de Moran variant entre 0.574 et -0.758 (Fig.4.8). La taille de patch est d'environ 28 m, la densité moyenne des palourdes est $99 \pm 77 \cdot \text{m}^{-2}$.

La distribution spatiale de la cohorte C 3 était aussi fortement agrégée. Les *I* de Moran varient entre 0.514 et -0.633, la taille de patch était de 81 m, avec une densité moyenne de $167 \text{ individus} \pm 159 \cdot \text{m}^{-2}$. (Fig.4.8). On n'observe pas de corrélation dans la distribution des deux cohortes. Le t-test modifié par Dutilleul donne un coefficient de corrélation de 0.89 avec une valeur de *P* conventionnelle 0.003 et une valeur de *P* corrigée pour l'autocorrélation spatiale de 0.087. On constate une perte de signification due à une très forte autocorrélation entre les deux cohortes.

3.3. Discussion

On observe les mêmes tendances dans l'impact de la pêche à pied pour les deux espèces pêchées : *C. edule* et *V. philippinarum*. La taille de patch de juvéniles reste pratiquement inchangée, tandis que la distribution spatiale de palourdes de taille commerciale est clairement affectée. On peut supposer que l'homogénéisation de *V. philippinarum* de taille commerciale soit provoquée par les mêmes mécanismes que pour *C. edule* (Boldina & Beninger 2013).

4. EFFETS DE LA PAP SUR L'ÉTAT PARASITAIRE

4.1. Abstract

The two fished bivalve species found at our study sites are usually infected by parasitic trematodes (de Montaudouin et al. 2000, Dang & de Montaudouin 2009, Dang et al. 2009, Longshaw & Malham 2013). We observed visually that the physiological state of *C. edule* was worse than that of *V. philippinarum*. In addition, *V. philippinarum* showed no signs of parasite infections such as brown ring disease or brown muscle disease (BMD). For these reasons, it was decided to focus the study on the population dynamics of the trematodes of *C. edule*.

Although digenean trematodes using bivalves as second intermediate hosts are considered more benign than those which use these organisms as primary hosts, (Lauckner 1983, Wegeberg & Jensen 2003), metacercarial infestation may result in various types of damage, such as reduced burrowing capacity (Lauckner 1983, Bowers et al. 1996, Jensen et al. 1999, Poulin et al. 2000, Mouritsen 2002, Babirat et al. 2004, Tompkins et al. 2004), diminished byssal production (Lauckner 1983) and increased mortality of trematode hosts (de Montaudouin et al. 2000, Desclaux et al. 2004). It is therefore clear that trematode infestation of molluscs can have a significant impact on their physiological state and can potentially affect the population dynamics of bivalves (Lauckner 1983, Sousa 1991, Gam et al. 2009). Parasite infestation may be a confounding variable in impact studies (Thieltges & Reise 2006, Thieltges et al. 2013). On the other hand, fishing pressure may influence trematode population dynamics (Dzikowski et al. 2003). In addition, the extent of trematode infestation can be used to assess the stability of the ecosystem (de Montaudouin et

al. 2012). For the foregoing reasons, it was therefore deemed essential to include a study of the trematode population of *C. edule* in the present work.

Forty individuals between 2 and 2.8 cm in length (C3 cohort) were chosen randomly at both study sites, from August 2010 to September 2102. Trematode species were identified as described in de Montaudouin (2009). Prevalence was calculated for each trematode species and the abundance was defined for two dominant species *Meiogymnophallus minutus* and *Himasthla quissetensis*.

Wavelet analysis was used to study the time series of mean monthly abundances of *M. minutus* and *H. quissetensis*. The 6th order derivative of a Gaussian wavelet was used to calculate spectrograms. Correlation between the abundances of *M. minutus* and *H. quissetensis* and water temperatures was assessed using cross-correlation methods.

The range of trematode species was the same at both study sites. Eight trematodes using cockles as a second intermediate host were identified: *Himasthla quissetensis*, *Himasthla interrupta*, *Himasthla elongata*, *Curtuteria arguinae*, *Meiogymnophallus minutus*, *Diphterostomum brusinae*, *Psilostomum brevicolle* and *Renicola roscovita*.

Two trematode species were 100% prevalent at both sites: *Himasthla quissetensis* and *Meiogymnophallus minutus*. The prevalence of *H. interrupta* and *C. arguinae* was rather high, varying between 57.5 and 95%, and 42.5% and 65%, respectively. In contrast, the prevalence of other species was rather low. There was no statistically significant difference between the prevalence of the two sites.

Significant autocorrelations were found in the abundance of *H. quissetensis* and *M. minutus* at periods of 1 and 2 months, indicating clear temporal fluctuations. Wavelet analysis detected a seasonal periodicity of 4 months for the abundance of *H. quissetensis* at both sites and for *M. minutus* at the impacted site. A similar periodicity was observed on the spectrograms of mean water temperatures. Significant cross-correlation was found between mean water temperatures and abundance of *H. quissetensis* at both sites and of *M. minutus* at the impacted site.

Although the abundance of *H. quissetensis* and *M. minutus* was rather low at both sites, the difference in the abundances of these species between the two sites was statistically significant. *H. quissetensis* was more abundant at the impacted site

while *M. minutus* was more abundant at the non-impacted site. It is likely that this difference in abundance cannot be due to fishing pressure alone, because even if this difference is statistically significant, the observed effect size is not large enough (Cohen's $d < 0.3$). Differences in the abundance of trematodes on a scale of several kilometers have already been found in other studies (Poulin & Mouritsen 2004, de Montaudouin & Lanceleur 2011). Several factors may contribute to this discrepancy: differences in species composition of first intermediate hosts (de Montaudouin & Lanceleur 2011), differences in cockle densities (Mouritsen et al. 2003, Thieltges & Reise 2007, Gam et al. 2008) and different intrinsic factors (de Montaudouin et al. 2012). Thus, the observed difference between trematode abundance at different sites may result from complex interactions between multiple biotic and abiotic factors (Thieltges & Reise 2006) and, when the observed effect size is not large, assumptions cannot be made about the origin of this difference.

4.2. Introduction

Les deux espèces de bivalves ciblées par PAP présentes sur nos sites d'étude sont des hôtes notables de parasites, en particulier les trématodes digènes (de Montaudouin et al. 2000, Dang & de Montaudouin 2009, Dang et al. 2009, Longshaw & Malham 2013). Nous avons constaté visuellement que l'état physiologique des *C. edule* était plus mauvais que celui de *V. philippinarum*, qui par ailleurs ne présentait pas de signe de maladies parasitaires telles que la maladie de l'anneau brun ou maladie du muscle marron (BMD). Pour ces raisons il a été décidé de se concentrer sur la dynamique des populations des trématodes de *C. edule*.

Les trématodes digènes qui utilisent les bivalves comme premiers hôtes intermédiaires, se reproduisent asexuellement dans les gonades ou les glandes digestives, ce qui peut entraîner la perturbation de la croissance de l'hôte (Taskinen 1998, Mouritsen et al. 1999, Probst & Kube 1999), l'échec de la reproduction (Rice et al. 2006, Lajtner et al. 2008) et l'augmentation de la mortalité (Curtis 1995, Jensen et al. 1996).

Les parasites utilisant les bivalves comme deuxième hôte intermédiaire sont considérés comme plus bénins, par rapport à ceux utilisant les bivalves comme premier hôte (Lauckner 1983, Wegeberg & Jensen 2003). Les métacercaires enkystées de ces parasites sont localisées dans le pied, le manteau, les siphons, les

branchies ou les palpes labiaux (Wegeberg et al. 1999, de Montaudouin et al. 2009), où elles restent relativement inactives sans se reproduire (Chappell 1993). Toutefois, la présence des métacercaires dans les tissus des bivalves peut causer des dommages tels que la diminution de leur capacité d'enfouissement (Lauckner 1983, Bowers et al. 1996, Jensen et al. 1999, Poulin et al. 2000, Mouritsen 2002, Babirat et al. 2004, Tompkins et al. 2004), entraver la production du byssus (Lauckner 1983), la réduction de la tolérance à l'anoxie (Wegeberg & Jensen 1999) et l'accroissement de la mortalité des hôtes (de Montaudouin et al. 2000, Desclaux et al. 2004). Les effets négatifs de l'infestation trématodienne des mollusques augmentent avec l'accroissement du nombre des métacercaires (Wegeberg & Jensen 1999). Cependant, cette relation n'est pas linéaire car le nombre critique de métacercaires provoquant la mort peut dépendre des caractéristiques environnementales ainsi que de la taille de l'individu (Desclaux et al. 2004).

Il est donc clair que l'infestation parasitaire des mollusques peut avoir d'importantes répercussions sur leur état physiologique et peut potentiellement influencer sur la dynamique de la population des bivalves (Lauckner 1983, Sousa 1991, Gam et al. 2009). Souvent négligée lors d'études sur les populations de bivalves, l'infestation parasitaire peut donc constituer un variable confondant (Thieltges & Reise 2006, Thieltges et al. 2013), et notamment lors de l'étude de l'impact de la pêche à pied. Inversement, l'activité de la pêche peut influencer la dynamique de population des parasites, à la fois au niveau du degré d'infestation et de la transmission des parasites (Dzikowski et al. 2003). Dans le cadre d'une étude d'impact écologique, les trématodes peuvent également être utilisés pour évaluer la stabilité de l'écosystème (de Montaudouin et al. 2012). Pour l'ensemble des raisons énumérées ci-dessus, il était donc évident qu'il serait nécessaire d'inclure une étude des trématodes de *C. edule* dans le présent travail sur l'impact de la PAP sur l'écosystème de la vasière du Gois.

4.3. Matériels et méthodes

4.3.1. Identification des espèces de trématodes digènes

Pour estimer la charge parasitaire, quarante individus de taille entre 2 et 2.8 cm, (cohorte C3,) ont été choisis de façon 'haphazard' à chacun des deux sites, entre

août 2010 et septembre 2012, afin d'examiner l'effet éventuel de la PAP sur la cohorte ciblée. La chair des mollusques a été extraite de la coquille et écrasée entre deux plaques de verre. Cette opération permet de bien différencier les organes, d'une part, et de les rendre plus transparent à la lumière, facilitant ainsi l'identification des parasites, qui sont répartis dans des tissus spécifiques (Wegeberg et al. 1999, de Montaudouin et al. 2009). Les trématodes digènes ont été identifiés à l'aide la clé d'identification décrite par de Montaudouin (2009), sous la loupe binoculaire Olympus SZX7. La prévalence (pourcentage des individus infestés) et l'abondance (le nombre moyen de parasites par hôte) (Bush et al. 1997) ont été établies.

La photographie de métacercaires d' *Himasthla quissetensis* a été faite suivant le protocole utilisé pour la microscopie électronique à balayage. Les métacercaires extraites de la chair de coques ont été enrobées dans de la paraffine et traitées suivant la technique décrite par Prieur (Prieur 1981). Ensuite l'échantillon a été déparaffiné avec du Roti®-Histol, et déshydraté dans des bains de degré croissant en éthanol, puis séché en utilisant de l'hexamethyldisalazine (HMDS). Après le séchage, l'échantillon a été monté sur un plot et métallisé (or et palladium) pour l'observation au MEB JEOL JSM 6400F.

4.3.2. Suivi temporel de l'abondance des principales espèces de trématodes

Les métacercaires des deux espèces les plus abondantes *Meiogymnophallus minutus* et *Himasthla quissetensis* ont été comptées. Pour les autres espèces, seule la prévalence a été évaluée.

Comme cela a été indiqué dans le chapitre 3, la technique de l'analyse de séries temporelles convient particulièrement pour des données de cette nature. Nous avons décidé d'utiliser la transformation en ondelettes, qui a l'avantage de fournir en même temps des paramètres fréquentiels et temporels (Grenfell et al. 2001, Chatfield 2003). De plus, la transformation en ondelettes peut être appliquée aux séries temporelles non stationnaires (Bradshaw & Spies 1992, Nason & von Sachs 1999). Une description plus détaillée de l'analyse par ondelette est donnée dans le chapitre 3. Il existe plusieurs types de fonctions ondelettes. Bien que leur choix soit subjectif, plusieurs facteurs doivent être pris en compte (voir chapitre 3, section 2 pour plus de détails). Nous avons choisi la dérivée 6ème d'une ondelette Gaussienne qui appartient à la famille des ondelettes continues et est défini par la fonction :

$$\Psi(\eta) = \frac{(-1)^{k+1}}{\sqrt{\Gamma(k + \frac{1}{2})}} \frac{d^k}{d\eta^k} (e^{-\eta^2/2})$$

ou $k=6$

La forme de la courbe de cette ondelette est présentée dans la Fig. 4.9.

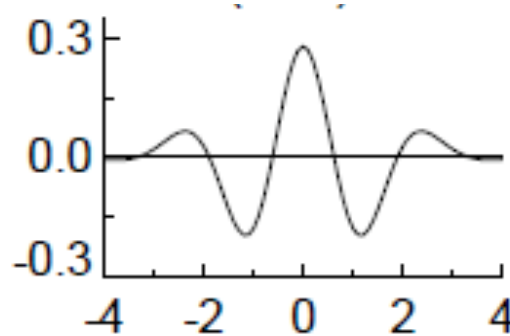


Figure 4.9. Ondelette dérivée sixième d'une Gaussienne

Pour évaluer la corrélation entre les séries temporelles, la méthode de corrélation croisée a été utilisée.

La différence entre les prévalences de chaque espèce de trématodes entre les deux sites d'étude a été testée avec le test G. L'abondance moyenne de chaque espèce de trématodes entre les deux sites a été comparé à l'aide d'une ANOVA à deux facteurs (facteur site et facteur temps).

4.4. Résultats

4.4.1. Identification des espèces de trématodes digènes

Sur les deux sites d'étude 6 familles de trématodes digènes ont été recensées.

1. Famille Bucephalidae : *Bucephalus minimus* (*Labratrema minimus*)

Parmi les trématodes recensés, *Bucephalus minimus* est la seule espèce qui utilise la coque comme premier hôte intermédiaire. Les métacercaires de *B. minimus* envahissent la glande digestive et la gonade (Pina et al. 2009) et peuvent induire la castration et provoquer la mort (Bowers 1969). Dans la présente étude cette espèce a été identifiée uniquement dans deux individus au mois de mai 2011 sur le site de Gois.

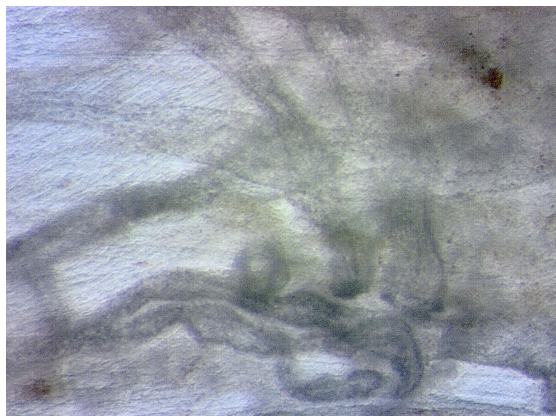


Figure 4.10. Sporocystes de *B. minimus*.

2. Famille Echinostomatidae : *Himasthla quissetensis*, *Himasthla interrupta*, *Himasthla elongata*, *Curtuteria arguinae*

La famille des Echinostomatidae est caractérisée par la présence d'un collier céphalique avec une ou deux rangées de larges épines autour de la ventouse. Deux genres ont été identifiés : *Himasthla* et *Curtuteria*. Au genre d'*Himasthla* appartiennent les espèces *H. interrupta*, *H. quissetensis*, *H. continua* et *H. elongata*, au genre *Curtuteria* - *Curtuteria arguinae*.

Genre *Himasthla*

Les métacercaires de quatre espèces de *Himasthla* sont morphologiquement similaires, mais de tailles différentes. Les métacercaires les plus grandes sont les métacercaires de *H. elongata* avec un diamètre variant entre 210–270 µm, elles se trouvent généralement dans le pied. Les métacercaires de *H. interrupta* sont les plus petites, de diamètre compris entre 80 et 140 µm, et elles sont localisées essentiellement dans la partie du manteau opposée aux siphons. Il est impossible de distinguer les métacercaires de *H. quissetensis* et *H. continua* sous la loupe binoculaire. Les métacercaires ont une taille similaire comprise entre 150 et 210 µm

et sont localisées le plus souvent dans le pied (de Montaudouin et al. 2000, de Montaudouin et al. 2009). La différenciation entre ces deux espèces est basée sur le comptage du nombre d'épines céphaliques sous microscope, après avoir ôté le kyste de la chair. *H. quissetensis* et *H. continua* ont respectivement 31 et 29 épines céphaliques. La présence de *H. continua* n'a été détectée sur aucun site de l'étude.

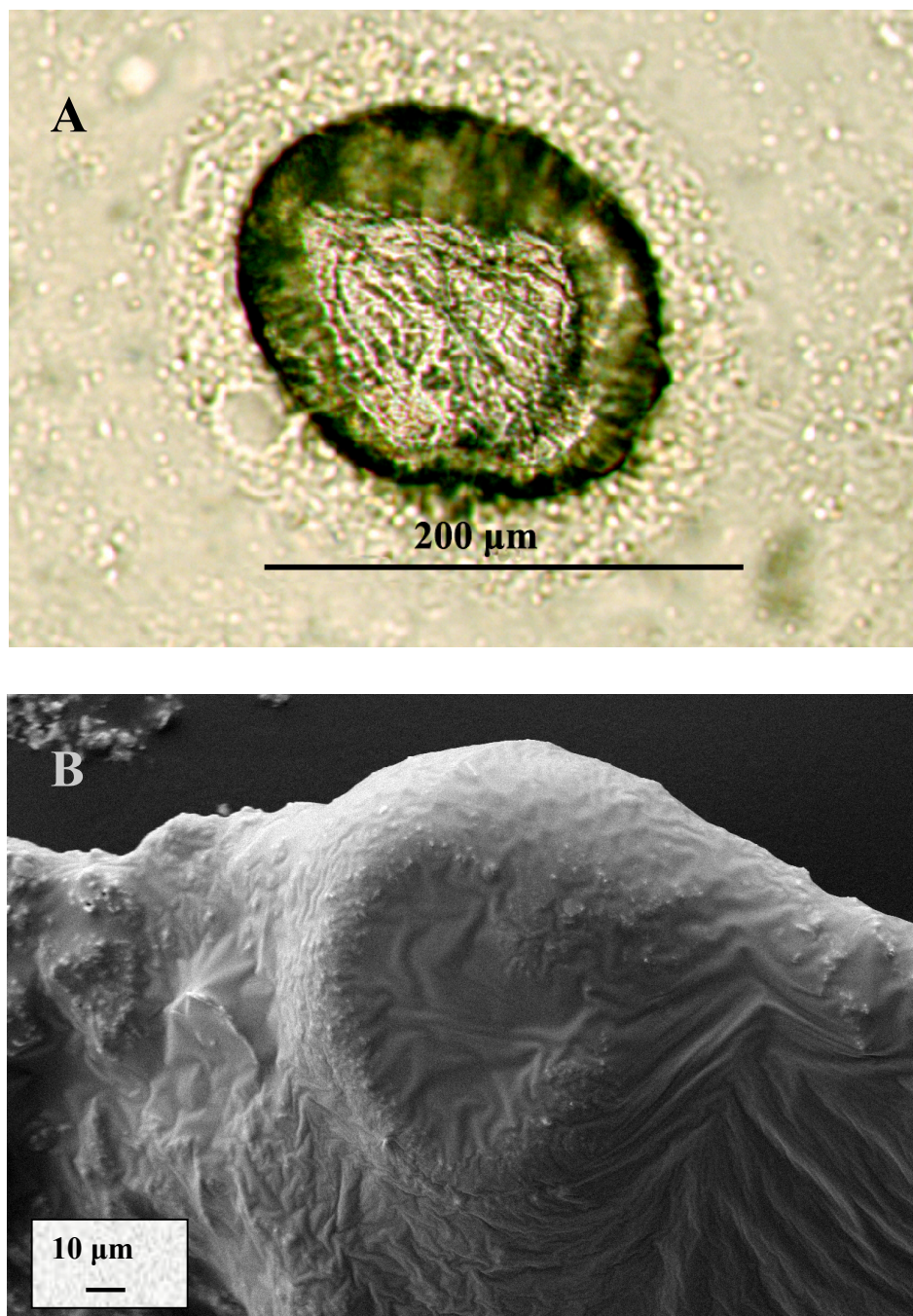


Figure 4.11. Kystes de métacercaires de *H. quissetensis* dans les tissus du pied de la coque. **A.** Sous loupe binoculaire. **B.** Microscopie électronique à balayage

Genre *Curtuteria*

Curtuteria arguinae (Desclaux et al. 2006)

Les métacercaires de *Curtuteria* se localisent dans la partie proximale du pied ou dans le manteau. Le diamètre des métacercaires est compris entre 140 et 160 μm . A travers un kyste on peut observer une vésicule excrétoire sombre en forme de virgule (de Montaudouin et al. 2009).

3. Famille Gymnophallidae : *Meiogymnophallus minutus*

Les métacercaires de *Meiogymnophallus* sont situées dans la région sous la charnière, enfermées dans une poche. Leur taille varie entre 240–350 μm (de Montaudouin et al. 2009).



Figure 4.12. Les métacercaires de *Meiogymnophallus minutus* dans les tissus de *C. edule*.

4. Famille Psilostomidae : *Psilostomum brevicolle*

Les métacercaires de *P. brevicolle* de diamètre 200–250 μm et de couleur sombre sont souvent présentes dans les glandes digestives des coques. Le système excréteur des parasites est bien visible (Thieltges & Reise 2006, de Montaudouin et al. 2009).

5. Famille Zoogonidae : *Diptherostomum brusinae*

Les métacercaires de *D. brusinae* de diamètre 140 µm, caractérisées par un point noir (des vésicules excréteurs) bien visible, se trouvent le plus souvent dans les palpes labiaux (de Montaudouin et al. 2009, Francisco et al. 2010).

6. Famille Renicolidae : *Renicola roscovita*

Les métacercaires de *R. roscovita* de diamètre 160-180 µm sont localisées dans les palpes (Thieltges & Reise 2006, de Montaudouin et al. 2009).

4.4.2. Prévalence des trématodes digènes

La prévalence de *Meiogymnophallus minutus* et *Himasthla quissetensis* était de 100 % sur les deux sites d'étude, pendant toute la période de suivi. La prévalence de *H. interrupta* et *C. arguinae* était assez élevée (entre 57.5 et 95 %, et 42.5 % et 65 % pour *H. interrupta* et *C. arguinae* respectivement). La prévalence des autres espèces était faible. (Figs. 4.13 et 4.14). Il n'y avait pas de différence statistiquement significative entre les deux sites (G-test : $p > 0.05$ pour chaque espèce). Aucune variation notable de la prévalence dans le temps n'a été observée.

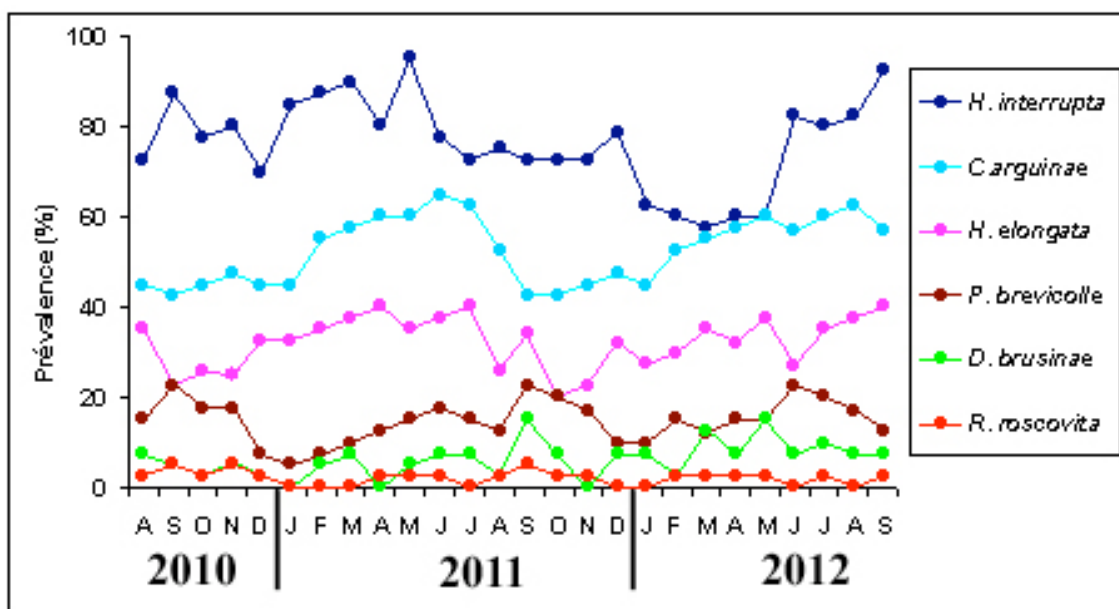


Figure 4.13. Prévalence moyenne (%) des espèces de trématodes recensées sur le site Témoin.

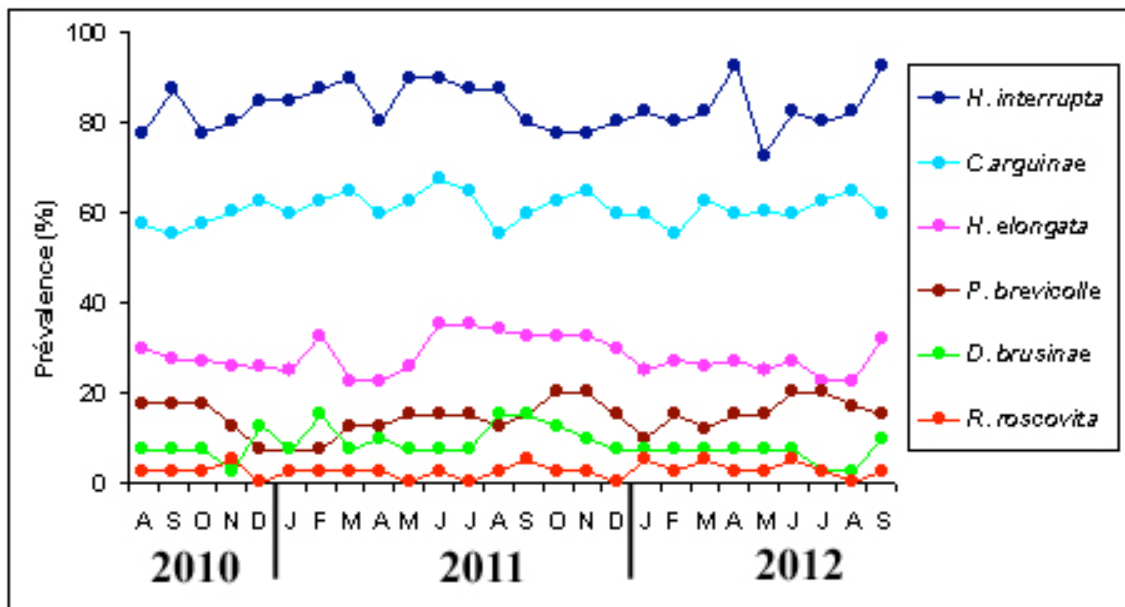


Figure 4.14. Prévalence moyenne (%) des espèces de trématodes recensées sur le site de Gois.

4.4.3. Abondance de *H. quissetensis* et *M. minutus*

4.4.3.1. Autocorrélation

Les abondances mensuelles de *H. quissetensis* et *M. minutus* sont autocorrélées pour les deux sites (Fig. 4.15) ; par conséquent, les séries temporelles étudiées ne sont pas du bruit blanc. L'autocorrélation était statistiquement significative pour les abondances des mois voisins pour les deux espèces sur les deux sites. Pour *H. quissetensis* de site témoin l'autocorrélation était également significative pour les lag de deux mois.

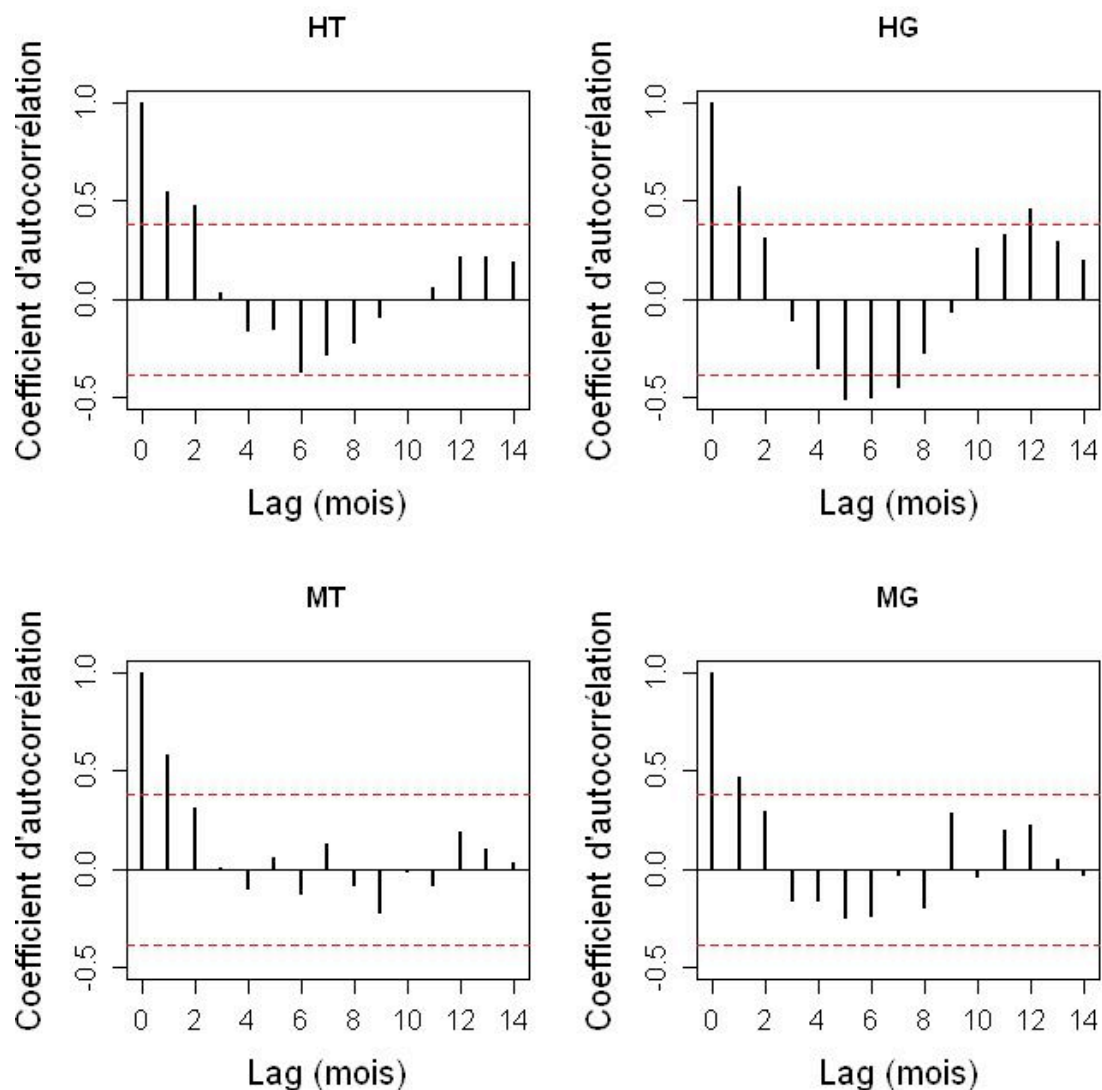


Figure 4.15. Autocorrélation des séries temporelles de l'abondance de *H. quissetensis* et *M. minutus* pour les deux sites d'études. La ligne rouge en pointillé représente le seuil de l'autocorrélation statistiquement significative à $p = 0.05$ (les coefficients de corrélation qui se trouvent en dehors de la ligne rouge, présentent une corrélation statistiquement significative). HT – *Himasthla* Témoin ; HG – *Himasthla* Gois ; MT – *Meiogymnophallus* Témoin, MG – *Meiogymnophallus* Gois.

4.4.3.2 Analyse en ondelette des données d'abondance.

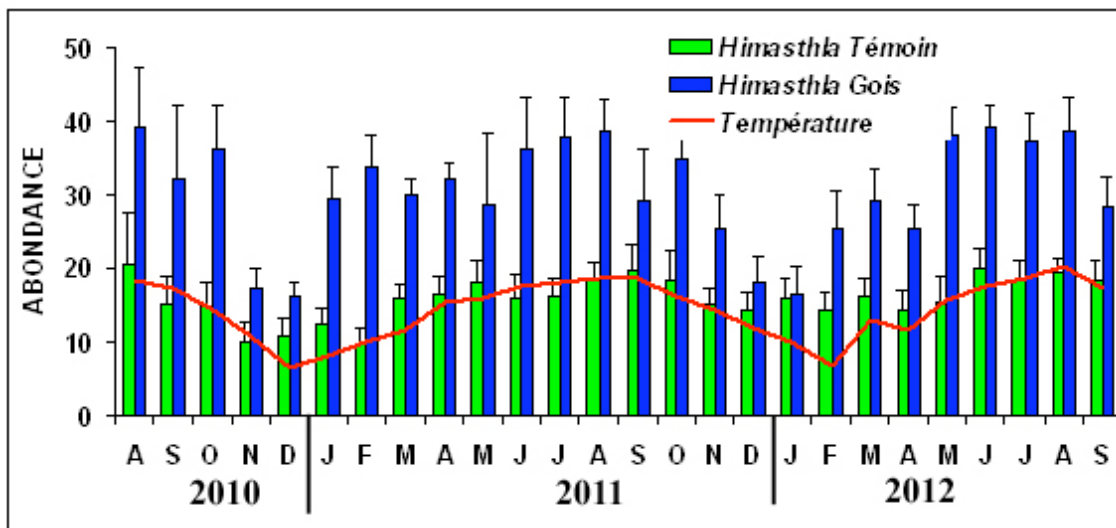


Figure 4.16. Série temporelle de l'abondance de *Himasthla quissetensis* sur les deux sites d'étude. Les barres représentent les intervalles de confiance. La température mensuelle moyenne de l'eau est représentée par une ligne rouge.

On observe une périodicité de l'abondance dans la Fig. 4.16. Une image plus détaillée des cycles saisonniers a été obtenue avec la méthode d'ondelettes (Fig. 4.17 A et B).

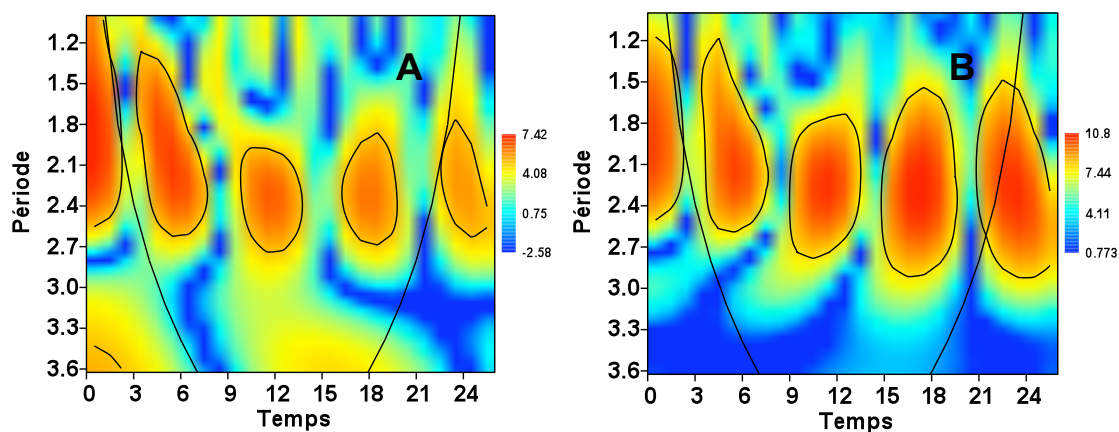


Figure 4.17. Spectre en ondelettes des valeurs mensuelles moyennes de l'abondance de *H. quissetensis*. **A.** Témoin **B.** Gois. Pour la définition de la période, voir texte.

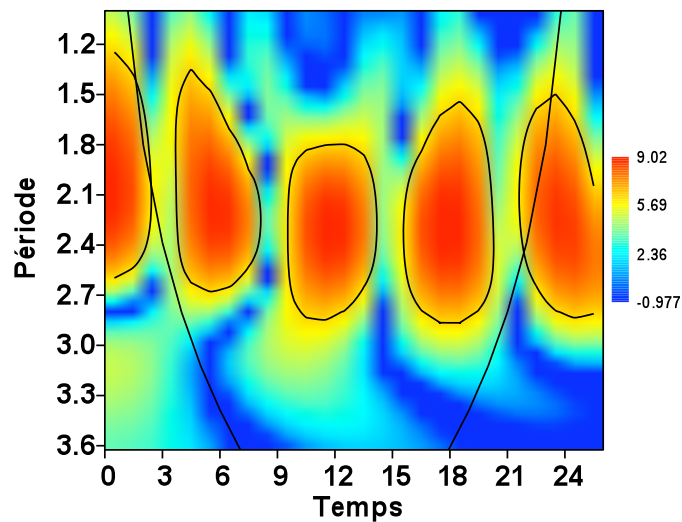


Figure 4.18. Spectre en ondelettes des valeurs mensuelles moyennes de température.

L'axe des abscisses représente le temps (les mois). L'axe des ordonnées représente la périodicité selon une échelle logarithmique en base 2. Par exemple, $y = 2.1$ correspond à $2^{2.1} = 4.287$ unités de temps, c'est-à-dire à 4.287 mois. Le contour noir montre les régions statistiquement significatives au seuil $\alpha = 0.05$. Le cône d'influence (la ligne noire en forme de parabole) est également présenté sur les graphiques. En dehors de cette zone les résultats doivent être interprétés avec prudence, car la puissance statistique diminue sur les extrémités des séries à cause de l'utilisation de la technique du « zéro-padding » qui consiste à compléter le signal par des zéros afin d'augmenter le nombre de points analysés (Grenfell et al. 2001, Broughton & Bryan 2008, Cazelles et al. 2008).

Des cycles saisonniers d'intensité similaire et de période d'environ 4 mois ont été constatés pour *H. quissetensis* sur les deux sites étudiés (Fig. 4.17). Ces résultats sont semblables à ceux obtenus par l'analyse en ondelette des températures moyennes mensuelles (Fig. 4.18). Pour *H. quissetensis* du site témoin, on observe également un cycle au niveau de $y = 3.5$, non statistiquement significatif, ce qui correspond à un cycle de durée d'environ 11 mois, ce cycle étant absent pour *H. quissetensis* du site du Gois.

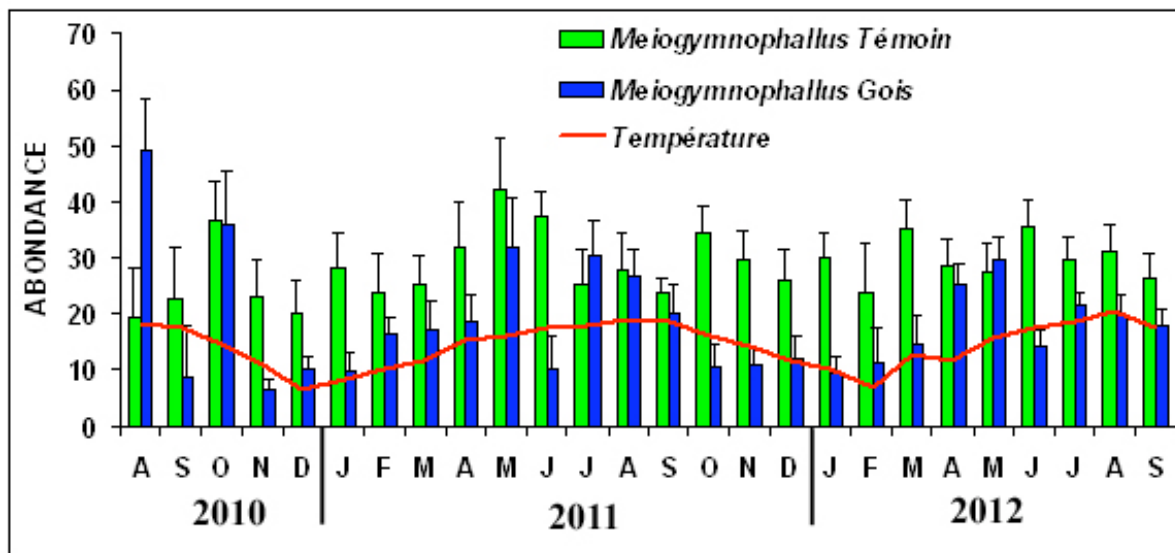


Figure 4.19. Série temporelle de l'abondance de *Meiogymnophallus minutus* sur les deux sites d'étude. Les barres représentent les intervalles de confiance. La température mensuelle moyenne de l'eau est représentée par une ligne rouge.

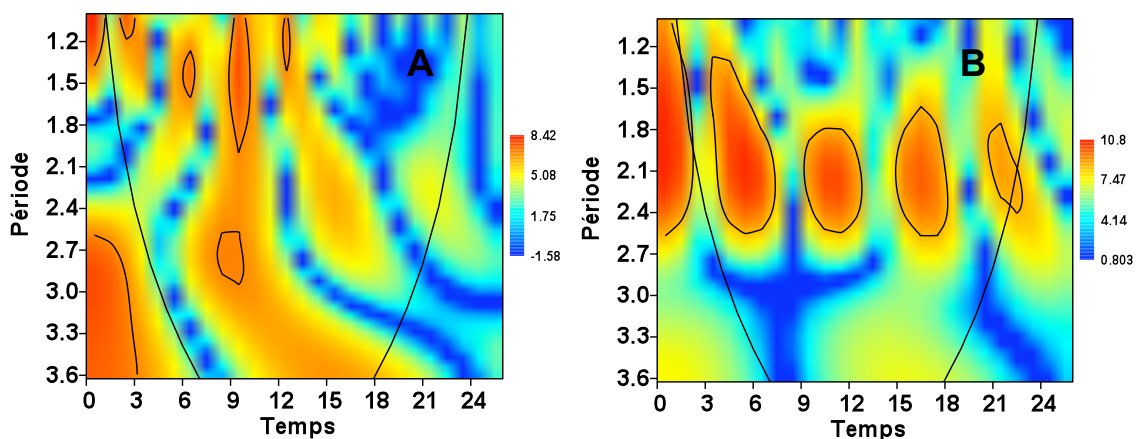


Figure 4.20. Spectre en ondelettes des valeurs mensuelles moyennes de l'abondance de *M. minutus*. **A.** Témoir **B.** Gois.

L'abondance de *M. minutus* sur le site du Gois (Fig. 4.20) présente une tendance saisonnière similaire à celle observé pour *H. quissetensis*, avec une période de 4 mois. Par contre, pour *M. minutus* de la zone témoin, on observe des variations de période d'environ 2.8 mois sur l'année 2010, ces variations disparaissent en 2011. On peut constater également une périodicité d'environ 7 mois, qui s'affaiblit considérablement en 2012. Le grand pic observé entre août 2010 et octobre 2010 n'est pas pris en considération car il se situe en dehors du cône d'influence.

4.4.3.3. Comparaison des valeurs moyennes de l'abondance de *H. quissetensis* et *M. minutus* entre les deux sites d'étude

Les hypothèses de l'ANOVA paramétrique n'ayant pas été respectées, le test de Kruskal-Wallis a été utilisé. *H. quissetensis* et *M. minutus* présentaient chacune une différence statistiquement significative d'abondance moyenne entre les deux sites ($p=0.0011$, $d=0.26$ et $p=0.0034$, $d=0.28$ respectivement).

4.4.3.4. Corrélation croisée

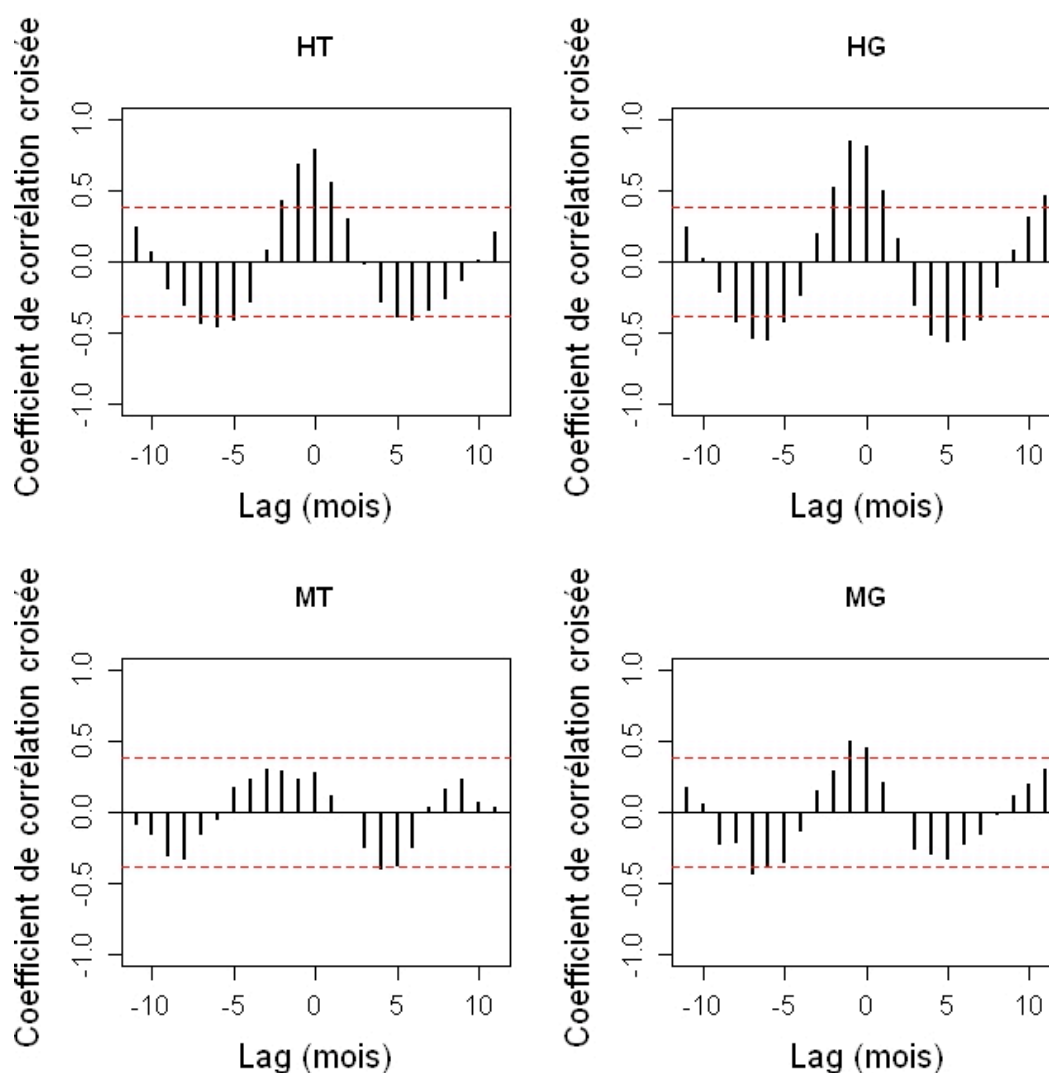


Figure 4.21. Corrélation croisée entre l'abondance de *H. quissetensis* et *M. minutus*, et la température moyenne mensuelle. La ligne rouge en pointillé représente le seuil d'autocorrélation statistiquement significative à $p = 0.05$. HT – *Himasthla* Témoin ; HG – *Himasthla* Gois ; MT – *Meiogymnophallus* Témoin, MG – *Meiogymnophallus* Gois.

Les résultats de la corrélation croisée démontrent l'existence d'une corrélation entre l'abondance de *H. quissetensis* et les températures moyennes. On peut voir que l'abondance de *H. quissetensis* est corrélée avec la température moyenne pour les lag de -1 à 2 de manière statistiquement significative. Le corrélogramme croisé confirme également qu'il existe une corrélation entre l'abondance de *M. minutus* de site de Gois et la température pour les lag 1. Aucune corrélation entre l'abondance et la température du site témoin n'a été décelée chez *M. minutus*.

4.5. Discussion

Nous avons recensé les mêmes espèces de trématodes digènes sur les deux sites d'étude. La prévalence des espèces recensées est très semblable pour les deux sites, et bien que certaines variations temporelles soient observées, la prévalence ne change pas considérablement tout au long des 26 mois d'observation.

Il a été démontré dans les études précédentes que la composition en espèces de parasites de différents sites varie en fonction de la distance entre ces sites (Thieltges et al. 2009). L'efficacité de la dispersion des parasites dépend essentiellement de leurs hôtes définitifs, car la capacité de dispersion des propagules de parasites et de leurs premiers hôtes intermédiaires est limitée. Ceci explique la diversité β relativement faible des populations des trématodes sur l'échelle de plusieurs kilomètres (Thieltges et al. 2009). Cependant, la composition en espèces de communautés trématodiennes utilisant *C. edule* comme deuxième hôte intermédiaire dépend non seulement de la distribution spatiale des hôtes définitifs, mais aussi de la distribution spatiale de leurs premiers hôtes intermédiaires (de Montaudouin & Lancelot 2011). Les variations locales de l'habitat sur une petite échelle peuvent donc affecter la distribution des populations premiers hôtes intermédiaires et par conséquent la composition de la communauté trématodienne. On peut donc supposer que sur les sites voisins, présentant des caractéristiques similaires et abritant la même population d'espèces pouvant être les premiers hôtes intermédiaires, comme dans le cas de notre étude, la composition des espèces de trématodes de *C. edule* serait semblable. De plus, nous avons pris la précaution d'analyser les coques de même taille appartenant à la même cohorte et il est connu

qu'avec le temps les coques intègrent la majeure partie des espèces de parasites présentes dans l'écosystème (de Montaudouin & Lanceleur 2011).

Grâce à l'analyse en ondelette nous avons pu mettre en évidence les variations saisonnières d'une périodicité d'environ 4 mois pour l'abondance de *H. quissetensis* sur les deux sites et *M. minutus* pour le site de Gois. Les variations mensuelles de l'abondance moyenne sont corrélées avec la température, ce qui est démontré par la corrélation croisée. Cette relation suggère que le cycle saisonnier de l'abondance de trématodes dépend de la variation des températures.

L'infestation parasitaire de *C. edule* des deux sites a été modérée tout au long de l'étude. On peut néanmoins constater une plus grande infestation par *Himasthla* chez les coques du Gois que chez celles du site témoin ; par contre, le taux d'infestation par *Meiogymnophallus* est plus grand pour les coques du site témoin. A notre avis, cette différence de l'abondance ne peut pas être expliquée uniquement par la pression de la PAP, car même si cette différence est statistiquement significative, la taille d'effet observée n'est pas très grande (la différence des abondances est environ le double pour les deux espèces de trématodes). Les différences de l'abondance de trématodes sur l'échelle de plusieurs kilomètres et même moins ont déjà été constatées dans d'autres études (Poulin & Mouritsen 2004, de Montaudouin & Lanceleur 2011). Cet effet peut être dû à plusieurs facteurs : différence de la composition de la communauté des premiers hôtes intermédiaires (de Montaudouin & Lanceleur 2011), différente densité des espèces étudiées qui sont les deuxièmes hôtes intermédiaires (Mouritsen et al. 2003, Thieltges & Reise 2007, Gam et al. 2008) ainsi que la différence, même légère, des caractéristiques granulométriques (Ferreira et al. 2005) .

Les différences de l'infestation trématodienne entre sites observés résultent de l'interaction complexe entre de multiples facteurs biotiques et abiotiques (Thieltges & Reise 2006), et en l'absence d'une taille d'effet suffisamment grande, nous ne pouvons pas formuler d'hypothèses sur les origines de ces différences.

5. EFFETS DE LA PAP SUR L'ALLOMÉTRIE

Article in preparation

5.1. Abstract

Power law relationships are used extensively to model biological processes, including allometric relations of individual growth, which are then used in many ecological and fishery applications (e.g. growth models, dynamic energy models, biomass and production evaluation, catch-at-age and selectivity studies, etc.). The most common approach to allometry is the supposition of a power law relation, followed by linear regression on log-transformed data, although other techniques have been used. These procedures are all confronted by one or more of the following problems: (1) the data often do not, in fact, follow a power law, (2) back-transformation is controversial, and (3) most previous techniques suffer from the constraints of parametric regression, which are often either not verified correctly, or unintentionally violated. In particular, if asymmetric dependence or nonlinearity persists in the data after log transformation, the linear regression techniques cannot adequately capture the underlying dependence structure, thus constituting a source of bias for the subsequent applications, results, and conclusions. We present the technique of copula-based regression, a relatively new approach initially used in the economic sciences, which does not require the supposition of pre-cast relations such as the power law, is scale-invariant, captures all dependence structures, and is not necessarily contingent upon predetermined data distributions. We demonstrate its use in a case study of the length-weight allometric relationship in two species of marine bivalve, *Cerastoderma edule* and *Venerupis philippinarum*, on both a fishery-impacted and a non-impacted tidal flat on the French Atlantic coast. Our results underscore the inappropriateness of the power law- linear regression approach when data do not follow the power law, and the advantages of the copula technique in modeling this type of allometric relationship. We feel that the moderate effort required to master the technique is largely compensated by the potential increase in model performance, and its more generalized use in fisheries science wherever regressions are complex, but nonetheless necessary.

5.2. Introduction

Many relationships between measurable variables are approximated by power law relationships (Ferriere & Cazelles 1999, Farrell-Gray & Gotelli 2005, Newman 2005, Yu et al. 2008, Tjørve 2009). Allometric scaling using power laws has been applied from the ecosystem level (Allen et al. 2005) to the individual organism level, e.g. metabolic rates (Kleiber 1932, West et al. 1997, Thompson & MacDonald 2006), dynamic energy budget (DEB) models (Sousa et al. 2008, White et al. 2011) and length-biomass relationships (Jennings et al. 2001b, Santos et al. 2002). In particular, the problem of how body size and growth influence ecological estimates is basic to contemporary ecological and fisheries research (LaBarbera 1989) and these properties are implicit in the power law relationships used in allometric growth scaling (Stumpf & Porter 2012), e.g. in production or biomass estimations of meiofauna (Reiss & Schmid-Araya 2010) and fisheries (Jennings et al. 2001b, De Robertis & Williams 2008). Allometric relations are particularly important in determining critical thresholds for fishery regulations, such as size-at-maturity (Conan & Comeau 1986, Comeau & Conan 1992, Sainte-Marie et al. 1995) or size of commercially-relevant body parts at specified ages (Ehrhardt & Restrepo 1989). Allometric regression models relating body length and weight are frequently used in fisheries biology to enable rapid estimation of the biomass of commercially - important species (Schneider 2000, Bejarano et al. 2011), since it is often inconvenient or impossible to measure biomass directly, whereas linear measurements such as length may be much more easily performed.

In standard practice, power-law relationships are modelled using the equation

$$Y = aX^b \quad \text{Equation 1}$$

Historically, this power function has been log-transformed in order to apply linear regression techniques, and this practice has been largely carried over to the present, in particular with respect to allometric length-weight relationships (Katsanevakis et al. 2007a, Packard & Birchard 2008):

$$\log Y = \log (a) + b \log (X) \quad \text{Equation 2}$$

Equation 1 is often (and often not) modified by the incorporation of an error term ε , which must be appropriate for the error structure (additive or multiplicative) of the data on the arithmetic scale (Jennings et al. 2001b, Xiao et al. 2011):

$$Y = aX^b + \varepsilon \quad (\text{additive}) \quad \text{Equation 4}$$

$$Y = aX^b e^{\varepsilon} \quad (\text{multiplicative}) \quad \text{Equation 5}$$

Although appealingly simple, this method has several important, but rarely-mentioned pitfalls related to (1) inconsistent data deviation from the power law itself, (2) back-transformation of the log data values, and (3) characterization and consideration of the dependence structure; biased estimation of biomass may therefore ensue when extrapolating from length data. Several authors have called attention to some of these problems in recent years, and the substance of these issues is summarized below.

5.2.1. Data deviation from the power law

The conventional wisdom is that if an allometric relationship follows the power law, it should be approximately linear on a log-log plot (Stumpf & Porter 2012). This condition is often not fulfilled, and is far from sufficient, since ‘approximate’ is obviously a subjective evaluation, and especially because large numerical deviations may appear insignificant on a log-log plot. The deviation may be inconsistent, i.e. variable occurrence and direction of deviation for certain size classes and not for others. The R^2 may even be impressively high and statistically significant for a relationship which does not, in fact, follow the power law, but merely appear to be well-approximated by, or even partly follow, the power law on a log-log plot (Seuront 2010, Harte 2011).

5.2.2. Error structure and back-transformation of log data values

The issue of back-transformation has generated considerable debate in recent years (Xiao et al. 2011, Packard 2012a, b, Ballantyne 2013). Using Monte Carlo simulations, Xiao et al. (2011) showed that neither linear regression on transformed data, nor non-linear regression on original data is demonstrably superior in all cases; rather, the performance of each model depends essentially on the error structure of the tested data. It is therefore necessary to verify the error structure before making a

decision about log transformation. Nonlinear regression on original data is more appropriate when the residuals are normally distributed and additive, while linear regression methods on log-transformed data require lognormal multiplicative distribution of residuals on the original scale of measurements (Rawlings et al. 1998, Kerkhoff & Enquist 2009). However, despite the necessity of residuals analysis in diagnostic statistics, it is frequently omitted in regression analyses (Xiao et al. 2011).

In the many cases where relationships do not follow the power law, application of traditional linear regression methods on log-transformed data (i.e. ordinary least squares, OLS, and reduced major axis, RMA) is inappropriate. Special statistical techniques have thus been developed to overcome the weaknesses and limitations of traditional methods, such as multi-model inference (Burnham & Anderson 2002, Katsanevakis 2006, Katsanevakis et al. 2007a, Tjørve 2009), rotation regression method (Isler et al. 2002), and heteroscedasticity-consistent standard error estimators for OLS regression (Long & Ervin 2000, Hayes & Cai 2007). However, such techniques suffer from restrictive parametric assumptions which are often not satisfied, and none of them offer consistently effective solutions, such that the statistical approach to modeling allometric relationships is often suboptimal.

5.2.3. Dependence structure of data

When the type of relationship between variables changes with the magnitude of one or the other variable (e.g. in allometry, when the relationship between length and weight changes due to growth slowing with age), we must obviously characterize this dependence structure, and take it into account in our allometric model. If data do not follow the power law, i.e. log-transformed data continue to present asymmetric dependence or nonlinearity, the conventional linear regression methods fail to adequately characterize the complex underlying dependence structure (de la Peña et al. 2006); e.g. in the case of allometry, the dependence structure is often size-related, thus introducing a size-dependent bias, potentially impacting biomass estimates.

5.2.4. Copula-based regression

Copula - based regression, a relatively new concept of dependency originally applied in the field of financial risk management (Carrière 2004), circumvents many drawbacks of conventional regression methods, including those described above.

Copula modelling has developed rapidly in the fields of geostatistics and hydrology (Salvadori & De Michele 2007, Boardman & Vann 2011), and in a few fields of biology such as environmental science (Joe 1994), genetics (Kim et al. 2008), and forestry (Kershaw et al. 2010). We are unaware of any such application in fisheries science to date.

There is a prolific literature explaining the mathematical bases of copula theory. Briefly, copulae are functions that act as a glue which join distributions of variables (marginal distributions). Before constructing a copula, it is necessary to transform the marginal distributions into uniform distributions (Yan 2007). An n -dimensional copula is a multivariate joint distribution on $[0, 1]^n$ where all univariate marginal distributions are uniform on the interval $[0, 1]$. If marginal distributions are continuous, the copula is unique (Sklar 1959).

Copulae have a dependence parameter vector θ which measures dependence between the marginals (Trivedi & Zimmer 2005, Berg 2007). Copula-based models present important advantages compared to traditional regression methods:

1. Freedom from marginal distribution constraints. There are no restrictions on the marginal distributions, whereas in the case of linear regression the underlying distribution of dependent variable is assumed to be normal, and, in the case of the generalized linear model, the distribution of the dependent variable must belong to the exponential family (Parsa & Klugman 2011). In concrete terms, the data do not need to be normally distributed, nor do they need to follow any other pre-cast distribution type.
2. Back-transformation. In contrast to linear correlation, copulae are scale-invariant, so they do not change the dependence structure when the original data are transformed, and they also avoid the problems of back-transformation (Schmidt 2006).
3. Better characterization of dependence structure. Copula-based models allow us to consider separately the marginal distributions and the dependence structure (Joe 1997, Kim et al. 2007), and thus capture the intrinsic dependence between the marginal variables, even when the strength of dependence varies (Patton 2012). As a result, a great degree of flexibility in modeling is achieved, allowing the analysis of a wider variety of relationships, compared to simple linear or non linear regression methods.

4. Freedom from power or other laws. From all of the above considerations, it follows that copula-based regression does not rely on any particular mathematical law, including the power law.

There are two principal families of bivariate copulae, each with a specific dependence structure: Elliptical and Archimedean (Details in Annex 1). When the dependence structure of the data is known a priori, the corresponding appropriate copula model is applied (Wang et al. 2010, Serinaldi et al. 2012). However, in the many cases where the dependence structure is not known a priori, it is essential to test several types of copulae, since different kinds of copulae capture different types of dependence structures (Koedijk et al. 2006). Application of only one copula model (usually the Gaussian) without knowledge of the dependence structure of the variables may yield misleading results, and even disastrous consequences (Salmon 2009).

5.2.5. Case study: Allometric modeling of *Cerastoderma edule* and *Venerupis philippinarum*

In the present study, we illustrate the use of copula regression techniques to overcome the three problems commonly encountered in allometric studies: non-conformity to the power law, back-transformation, and the constraints of parametric regression. We aim to determine the most appropriate length-weight allometric relation for two species of exploited infaunal bivalves, *Cerastoderma edule* and *Venerupis philippinarum*, from a fishing-impacted and a non-impacted site on the French Atlantic coast. Intertidal fishing, especially recreational fishing, is a neglected area of fishery science. Beyond the obvious variables of abundance and biomass, very few studies have considered the effect of intertidal clam fishing on either the target species, or the other components of the ecosystem (Griffiths et al 2006, Boldina & Beninger 2013). Our case study explores the potential relevance of copula regression in allometry, and in fisheries science regressions in general, as well as the potential effects of intertidal clam fishing on the target species

5.3. Material and methods

The two bivalve species were present at both study sites in Bourgneuf Bay, France. The intertidal sediment characteristics, immersion regimens, and salinity of the two sampling sites were quite similar (Boldina & Beninger 2013). The samples

were collected haphazardly from populations at both sites in May 2012 (approx. 150 individuals for each data set, for a total of 662). For each individual, shell length (SL) was measured (anteroposterior axis) to the nearest 0.1 mm with vernier callipers, and the soft tissue was dried at 60°C for 48 hours and weighed to 0.001 g.

In animals which may vary widely in tissue water content, such as many bivalves, it is particularly difficult to obtain meaningful whole tissue weights (Beninger & Lucas 1984) such that allometric relationships are usually investigated using dry tissue weights (Franz 1993, Degraer et al. 2007, Gam et al. 2010, Tlili et al. 2011).

5.3.1. Statistical analysis

Definition of error structure and verification of regression assumptions

We used Akaike corrected information criterion (AICc) (Hurvich & Tsai 1989) to determine the underlying error structure of each data set, in order to choose between linear regression on log-transformed data, and non-linear regression on original data. The (AICc) values for each data set were computed under two different assumptions: normal distribution with additive error and lognormal distribution with multiplicative error, as described in (Xiao et al. 2011). All calculations were performed in nlwr and boot R packages. In order to verify the main assumptions of linear regression, a plot of residuals vs fitted values with the superimposed loess curve was constructed for linear models of every data set.

Copula-based regression

The sequential steps for constructing a copula model are:

1. Determine the nature of marginal distributions and treat ties as in Appendix B.
2. Create the joint distribution function by applying the copula function
3. Test different copulae for goodness-of-fit; if several copulae are retained, choose the best- fitted copula using AIC
4. Fit the parameters of the retained copula
5. Simulate the desired number of observations from the copula model
6. Do the inverse transformation of marginal uniform distributions to obtain the variables on original scale

The first two steps may be accomplished separately, when we first calibrate the marginals and then fit the copula, using the fully parametric ‘inference function for margins’ method (IFM). This procedure obviously presents all the advantages and shortcomings of parametric methods. We can also use a pseudo-maximum likelihood method (PML) or canonical maximum likelihood method, which is a semiparametric method that considers the univariate marginal distributions as unknown functions, estimates them nonparametrically by the empirical distribution function, and transforms the observations into pseudo-observations with uniform margins (Hoang 2006). Since the IFM is not robust against misspecification of the marginal distributions and may lead to severely biased estimates of the copula parameters (Fermanian & Scaillet 2004, Charpentier & Fermanian 2007, Kim et al. 2007), we used the more reliable PML method. In addition, variables used in allometric equations do not usually belong to normal or other well-known distributions, so it would be more cautious to use the PML method which does not request the specifying of marginal distributions.

The recommended strategy for choosing the best - fitting copula for modeling a data set (step 3) is to analyze different copulae and evaluate their goodness-of-fits (Kojadinovic & Yan 2010). We evaluated the six copula families that could capture the dependencies occurring in the data: Clayton, Gumbel-Hougaard, Frank (Archimedean copulae), Normal and t-copula (elliptical copulae).

The goodness-of-fit of the copulae was assessed with the Cramér–von Mises (CvM) goodness of fit test using the multiplier method (Genest et al. 2009), enabling the rejection of inappropriate copula models. If several models were not rejected by the goodness-of-fit test, the best copula model was selected based on the largest value of the maximized log likelihood function. In this particular case, this procedure is equivalent to choosing the copula model with the minimum AIC value, since all the tested copulae besides the t-copula have only one parameter.

Copula parameters were estimated (Step 4) by the maximum likelihood estimator based on pseudo-observations (Yan 2007). All statistical tests were carried out in the copula R package.

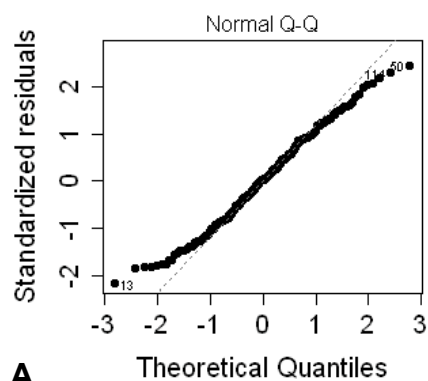
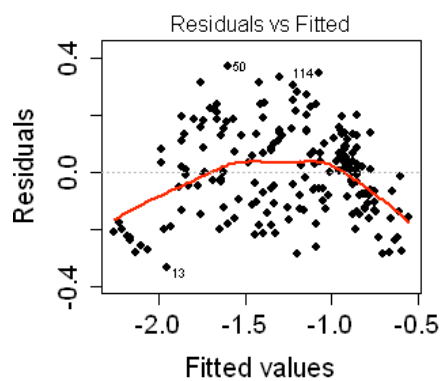
5.4. Results

5.4.1. Error structure

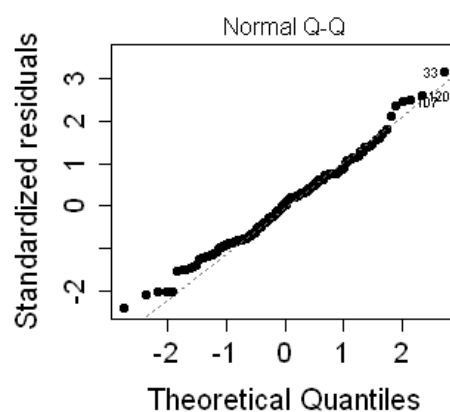
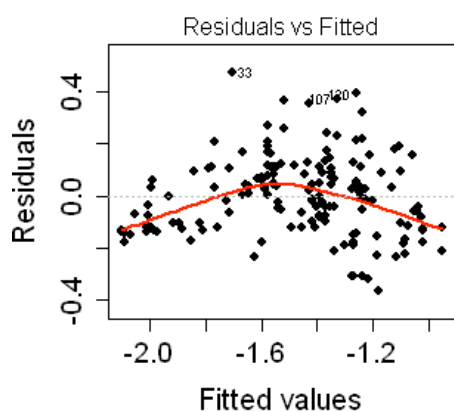
All data sets showed best support for multiplicative error structure (Table 4.2); therefore, linear regression on log-transformed variables was performed. Furthermore, the plot of residuals vs fitted values for the linear model (Fig. 4.22) showed that the main assumptions of linear regression were not satisfied even after the log transformation of variables; in particular, the loess curve showed very pronounced curvature.

Table 4.2. Error structure of the four data sets.

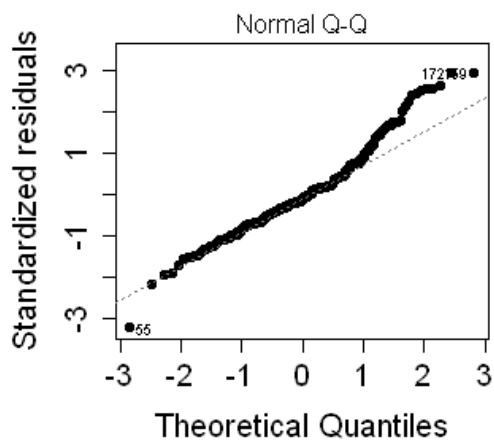
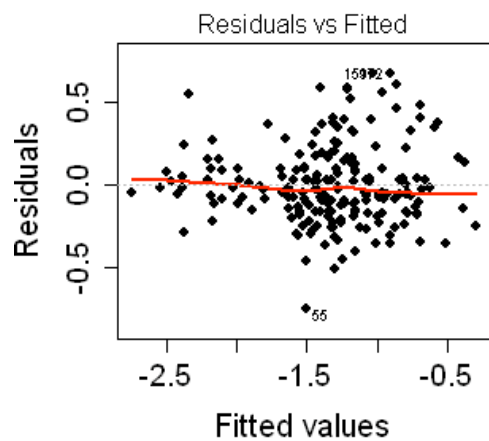
Data sets	AICc for model with assumption of lognormal error structure	AICc for model with assumption of normal error structure
<i>V. philippinarum</i> non-impacted site	-75.44	-50.53
<i>V. philippinarum</i> impacted site	-578.37	-379.64
<i>C. edule</i> non-impacted site	-652.27	-644.01
<i>C. edule</i> impacted site	-606.77	-567.38



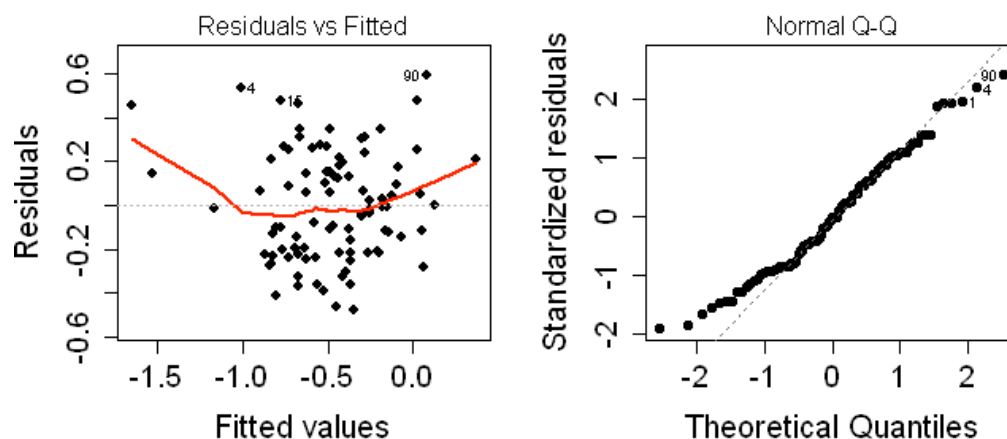
A



B



C



D

Figure 4.22. Residual dependence plots for *C.edule* and *V. philippinarum* with fitted loess curves (in red). **A.** *C.edule*. Impacted site. **B.** *C. edule*. Non-impacted site. **C.** *T. philippinarum* Impacted site. **D.** *V. philippinarum* Non-impacted site.

5.4.2. Choice of copula - based models

The results of the copula fittings are summarized in Table 4.3. For *Venerupis philippinarum* at the non-fished site, three copulae were not rejected by the goodness of fit test: Gaussian, T and Gumbel. The maximized log likelihood was the highest for the Gaussian copula with ρ parameter = 0.822 (Fig.4.23).

Table 4.3. Results of copula fitting for *C.edule* and *V. philippinarum*.

<i>V. philippinarum</i> non-impacted site					
Copula	Parameter estimate	Std. Error	Maximized Loglikelihood	Cramer-von Mises statistic	P- value
Normal	0.822	0.039	48.78	0.018	0.21
T-copula df = 4	0.793	0.056	47.69	0.017	0.25
Frank	7.318	1.312	41.18	0.032	0.018
Clayton	2.015	0.363	37.96	0.062	0.001

Gumbel	2.391	0.292	46.49	0.015	0.36
<i>V. philippinarum</i> impacted site					
Normal	0.890	0.0139	166.55	0.021	0.071
T-copula df = 4	0.88	0.018	165.78	0.021	0.076
Frank	11.4	1.087	156.56	0.038	0.0027
Clayton	3.99	0.42	171.38	0.037	0.0049
Gumbel	2.86	0.188	139.48	0.044	0.0012
<i>C. edule</i> non-impacted site					
Normal	0.89	0.019	144.68	0.069	0.0001
T copula df = 4	0.860	0.025	107.68	0.114	0.0005
Frank	35.15	9.07	115.63	0.083	0.0006
Clayton	4.259	0.636	140.08	0.012	0.150
Gumbel	2.407	0.176	78.05	0.146	0.0001
<i>C. edule</i> impacted site					
Normal	0.89	0.019	144.68	0.067	0.0025
T copula df = 4	0.89	0.02	146.85	0.072	0.00005
Frank	12.79	1.63	154.18	0.055	0.0016
Clayton	4.82	0.84	179.2	0.002	0.057
Gumbel	2.72	0.21	112.08	0.097	0.0005

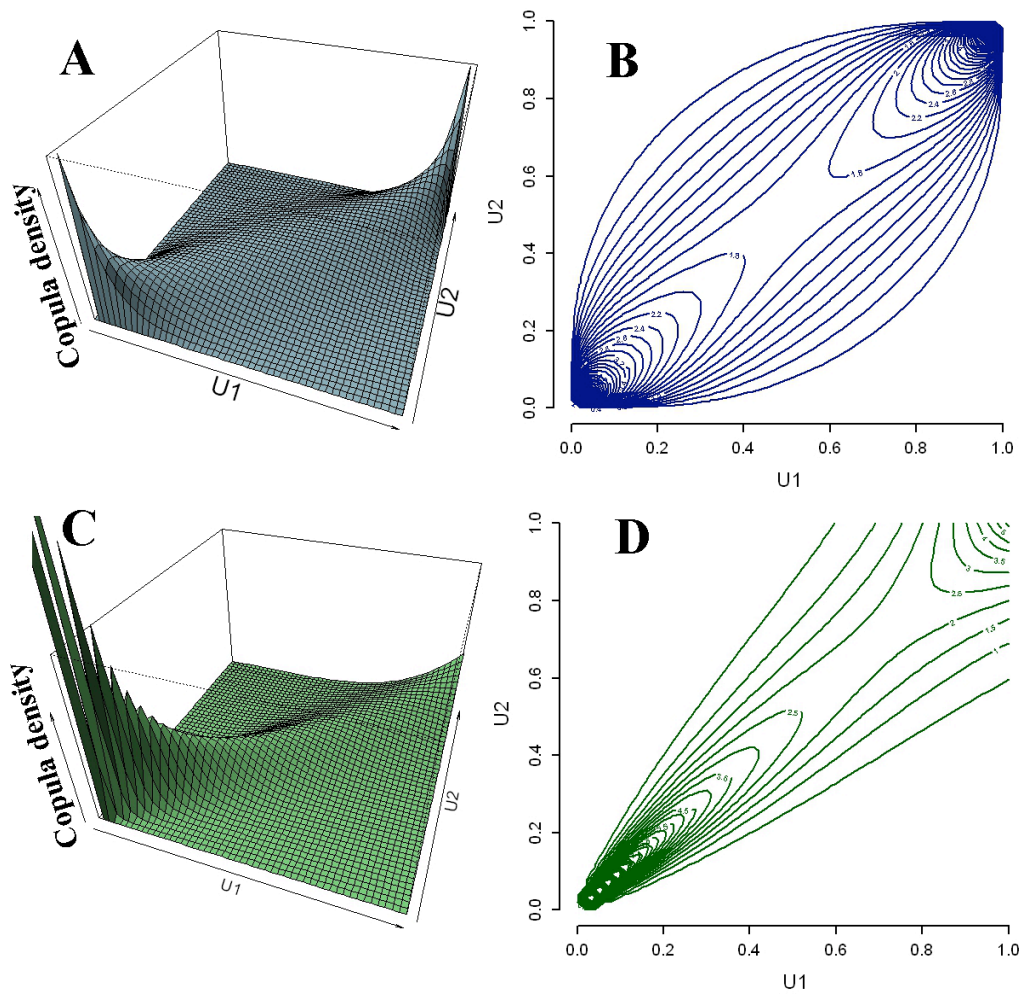


Figure 4.23. Copulae for *V. philippinarum* and *C. edule*, non-impacted site. U1, standard uniform distribution of length; U2, of weight. **A.** Probability density function of the estimated Gaussian copula, $\rho = 0.822$. **B.** Contour plot for Gaussian copula, $\rho = 0.822$. **C.** Probability density function of the estimated Clayton copula, parameter $\theta = 4.71$. Copula density axis arbitrarily cut at 14. **D.** Contour plot for Clayton copula, $\theta = 4.71$.

For *V. philippinarum* at the fished site, two copula models were acceptable: Gaussian and t-copula, with 4 degrees of freedom; however, the Gaussian copula with ρ parameter = 0.890 produced the best fit, since the AICc was -331.08 for the Gaussian copula (only 1 parameter) and -329.50 for the t-copula (2 parameters).

For *C. edule* at both sites, all copulae except the Clayton were rejected at the 5% significance level (goodness of fit test); the maximized log likelihood value was also the highest for the Clayton copula. The Clayton copulae for *C. edule* at the non-fished and fished sites had nearly the same parameters (4.71 and 3.90 respectively), so only the graph showing the copula for the non-impacted site is shown in Fig.4.23.

In addition to the goodness of fit test, we visually checked the adequacy of the copula model by constructing a plot with the data generated from the fitted copula and the data from the empirical bivariate distribution. The data from the empirical distribution do not differ significantly from, and conform to the same shape as, the corresponding simulated copula data (Fig. 4.24).

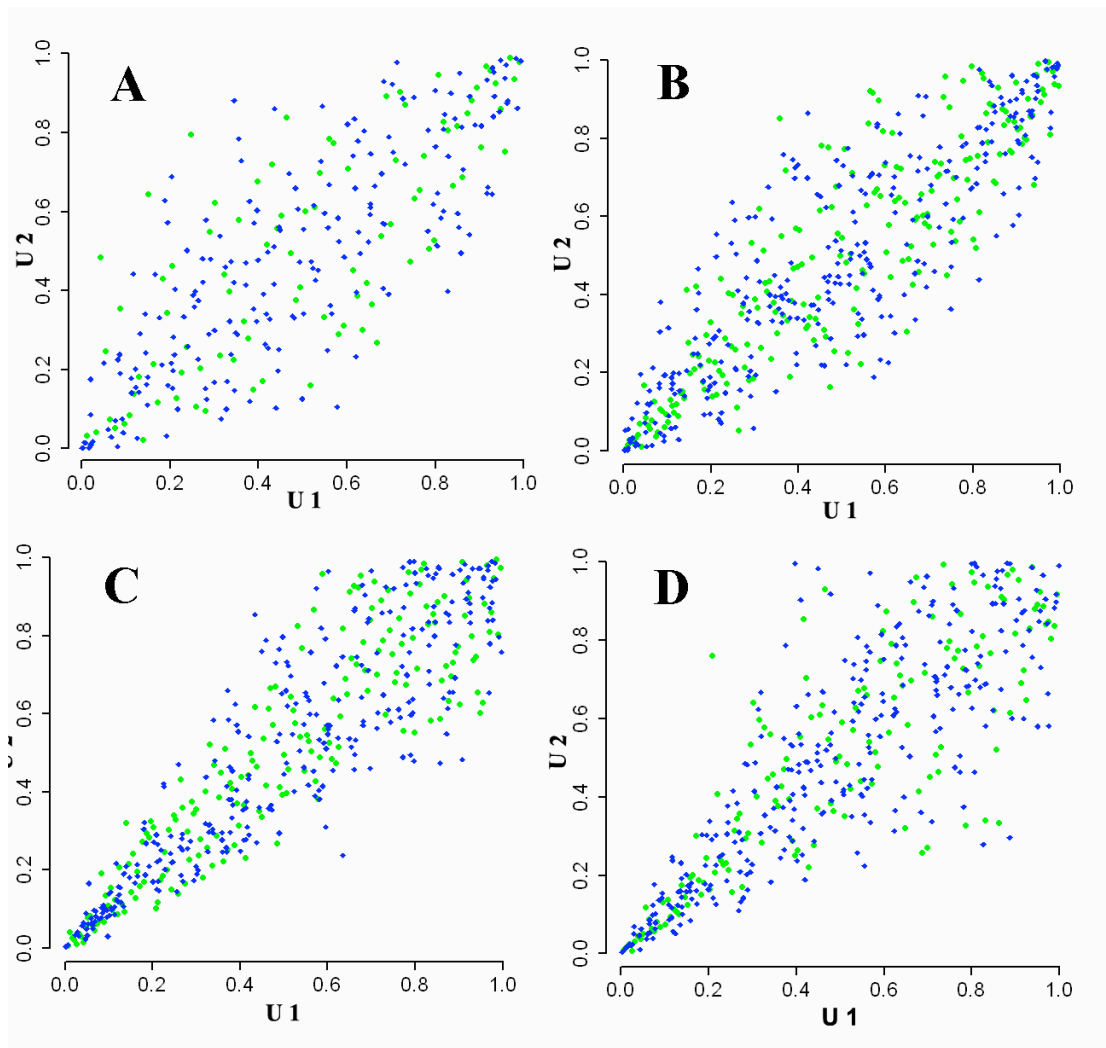


Figure 4.24. Scatter plots for empirical and simulated data from corresponding copula. Green circles - empirical joint distribution. Blue squares - simulations from corresponding copula. **A.** *V. philippinarum*, non- impacted site. **B.** *V. philippinarum*, impacted site. **C.** *C. edule*, non-impacted site. **D.** *C. edule*, impacted site

5.5. Discussion

The data of the case study clearly show that the intrinsic dependence structure of the allometric length-width regression equations was not captured by the benchmark linear regression model on log-transformed data; rather, a clear nonlinear trend was revealed by the loess regression technique, and the assumption of residuals homoscedasticity was not satisfied. Similar conclusions have been drawn in allometric studies of other species (Pepin 1995, Hall et al. 2006, Katsanevakis et al. 2007a, Protopapas 2007, De Robertis & Williams 2008). Consequently, application of the traditional linear model for fitting allometric data may lead to erroneous biomass estimations. Although other models, such as the broken-stick, two-segment, quadratic or cubic (applied on log transformed data) may better describe the correlation structure between two variables (Katsanevakis et al. 2007a), they also have the well-known drawbacks of parametric techniques.

At both sites, the allometric data dependence structure of *V. philippinarum* was best captured by the Gaussian copula, which, because it lacks tail dependence, infers that the correlation between length and weight is less strong in small- and large-sized individuals. This finding has important consequences for biomass and production estimations, since if the classical regression model is mistakenly applied, the conversion of length to weight will not have the same reliability for all size classes. Although one might be inclined to overcome such size-specific allometric irregularities by attempting to develop linear models for each size class, this not only defeats the purpose of growth modeling, but also does not overcome the problems inherent in parametric regression and back-transformation.

The Clayton copula best captured the dependence structure of the allometric data in *C. edule* at both sites; this model infers that the correlation between length and weight variables is much stronger for small -sized than for large-sized individuals. Consequently, mistaken application of traditional regression would result in unreliable length-weight conversions for larger (older) individuals of a population. A similar decrease in length-weight correlation strength in large individuals is observable for other organisms (De Robertis & Williams 2008); in such cases, application of an appropriate copula model will allow a more reliable allometric conversion, regardless of organism size.

The present study thus demonstrates that the copula approach provided more reliable regression models for the allometric data of the two studied species, compared to the traditional power law - log transformed linear regression approach. Within each of the bivalve species, the same copula type and similar parameters characterized the individuals at both sites, suggesting that these are intrinsic, species - specific properties. We look forward to seeing copula analysis applied in future allometric studies, in order to validate or invalidate this suggestion.

Although it is possible to fit a copula to a great variety of multivariate distributions, some dependence structures may be described as well or better with other models - for example when data actually follow the power law very closely. However, the copula-based approach presented here has several important advantages over alternative regression methods, which can generate more accurate and reliable models, especially when the data do not follow the power law. In particular, copulae can describe very complex dependence structures without requiring pre-cast models, or being influenced by marginal distributions, thus providing a flexible framework for modeling dependence.

All new statistical techniques require a new intellectual investment in order to understand and master them, e.g. the likelihood-based techniques which are gradually staking out an important role in marine ecology (see Beninger et al 2012 for review). Copula – based regression requires familiarity with likelihood concepts and with R (or other data analysis packages such as Mathematica® or Matlab®), both of which are becoming relatively widespread among marine ecologists and fisheries scientists. While it may at this point seem to involve a somewhat intellectually-complex set of operations, the operations themselves are well within the capabilities of those working in marine ecology and fisheries today, as are the underlying concepts. They are thus parsimonious both in terms of parameters and elaboration, and therefore conform to the ideal set out by Box (1976). We anticipate that copula-based regression will first be used to verify or refine allometric modelling in high-value fisheries, gradually generalizing to lower-value fisheries. Once the most appropriate models have been identified for each fishery, they can then be used on a routine, perennial basis, with occasional verifications over the evolution of each fishery. We anticipate that copula-based regression will allow more accurate and reliable modeling of allometric relationships in fisheries, not only for growth studies, but also for studies on fecundity, feeding, and energy allocation.

6. EFFETS DE LA PAP SUR LES CYCLES REPRODUCTEURS

6.1. Introduction

A ce jour, aucune étude n'a été réalisée sur l'impact de la pêche à pied sur les variables physiologiques des bivalves ciblés, et notamment, au premier plan d'intérêt pour la PAP, la reproduction.

L'étude du cycle reproducteur des Bivalves requiert l'utilisation d'un faisceau de techniques afin d'obtenir un profil complet. Bien que l'analyse histologique soit reconnue comme étant l'outil fournissant le maximum d'informations sur le cycle reproducteur (Beninger 1984), deux techniques, moins fastidieuses, sont couramment utilisées : **(1)** l'indice de condition, qui, correctement choisi, permet de suivre les étapes d'accumulation et d'évacuation des réserves de gamètes et renseigne sur les grands événements du cycle reproducteur (Beninger 1984), et **(2)** le frottis de la glande génitale, qui fournit des informations sur le sexe de l'individu et la période d'émission des gamètes.

L'outil histologique permet d'accéder à différents aspects de la gamétogenèse, pouvant aboutir à des mesures quantitatives du cycle reproducteur. Ces aspects, ainsi que les mesures quantitatives et les renseignements fournis, sont résumés dans le Tableau 4.4.

Tableau 4.4. Renseignements sur le cycle reproducteur fournis par l'analyse histologique quantitative

Outils	Caractère reproducteur	Renseignements fournis
Stéréologie	Types tissulaires, gamètes	• Gamétogenèse • Atrésie • Utilisation des réserves
Aires ovocytaires	Vitellogenèse	• Stade de développement • Utilisation/constitution de réserves ♀
Indice gaméto-somatique	Proportion de tissu occupée par les gamètes	Effort de reproduction

Ces différentes mesures quantitatives sont basées sur des caractères histologiques bien définis et leur application repose sur trois critères:

- L'homogénéité : la constance de la proportion des différents tissus dans la totalité de la gonade.
- La constance d'emplacement: la gonade doit se situer toujours au même endroit, et un marqueur anatomique invariable et facilement repérable doit pouvoir indiquer cet emplacement.
- La synchronicité : les différents tissus doivent évoluer de façon synchrone, dans tous les plans de la gonade.

A ce jour, aucune vérification de ces critères n'a été effectuée chez *C. edule* et *V. philippinarum*. Notre premier objectif était donc de vérifier les critères de base pour la quantification histologique chez *C. edule* et *V. philippinarum*.

Objectifs :

- Vérifier les critères de base pour la quantification histologique chez *C. edule* et *V. philippinarum*
- Exploiter la technique sommaire de l'indice de condition dans l'évaluation du cycle reproducteur de *C. edule* et *V. philippinarum*

6.2. Matériel et méthodes

Quinze palourdes et 15 coques, sélectionnées pour leur grande taille (donc sexuellement adultes), ont été prélevées mensuellement, d'août 2010 à fin mai 2012, de façon 'haphazard', sur les deux sites. Chaque spécimen a été débarrassé de sa coquille, fixé sur glace dans du Bouin's sur le terrain (environ 5 fois le volume de l'échantillon), puis maintenu au froid pendant 48 heures au moins (Martoja & Martoja-Pierson 1967). Les spécimens fixés ont été ensuite ramenés au laboratoire MMS pour les traitements histologiques ultérieurs.

Quinze palourdes et 15 coques, de tailles similaires, ont également été prélevées mensuellement sur chaque site pour les mesures des indices de condition.

6.2.1. Protocole histologique

Après leur fixation, les coques et les palourdes ont été disséquées. Une tranche de 3-4 mm a été prélevée de la masse viscérale dans le plan dorso-ventral, au milieu de l'axe du pied. Les prélèvements, placés dans des caissettes histologiques référencées, ont été rincés à l'eau courante pendant une nuit.

Les gonades ont été ensuite placées dans un automate, préparateur de tissus (CITADEL 1000® Shandon), pour être déshydratées dans des bains successifs d'éthanol de concentration croissante : 30%, 50%, 70%, 95% et 100%, de 30 minutes chacun. Les tissus ont été, par la suite, plongés dans 3 bains consécutifs de Roti®-Histol, un solvant organique qui permet une inclusion optimale dans la paraffine. Enfin, les caissettes ont été immergées dans un bain contenant de la paraffine et du Roti®-Histol (50:50), puis dans 2 bains de paraffine de 30 minutes (Fig.4.25).

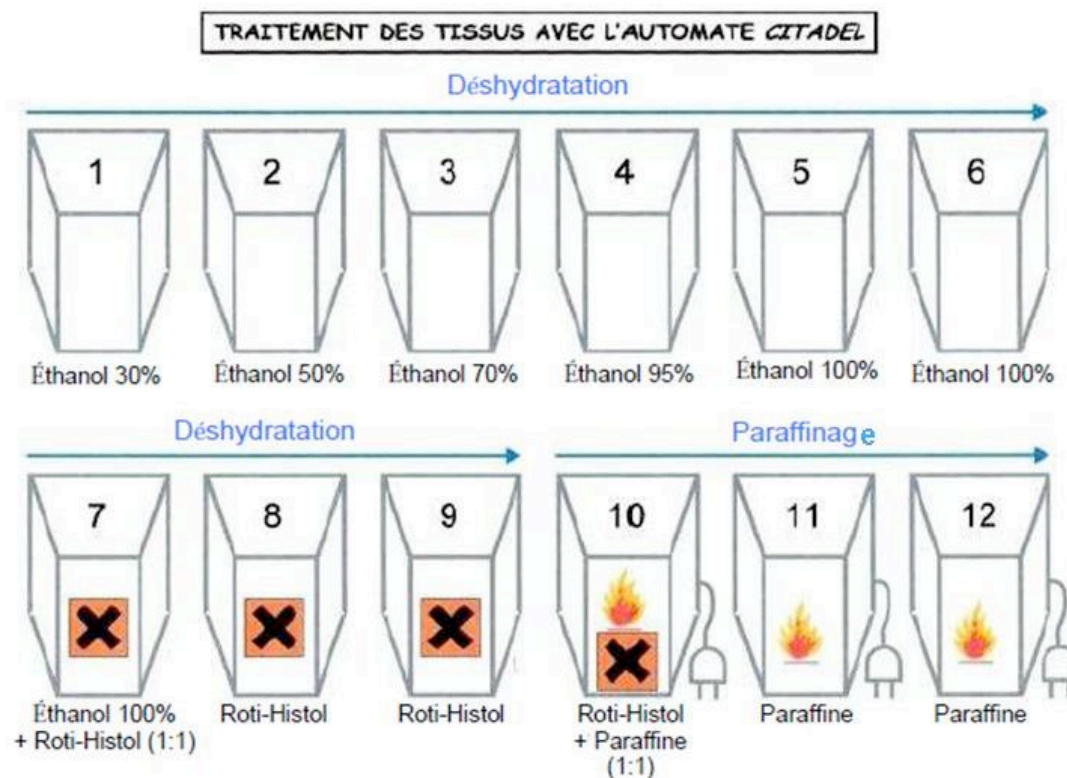


Figure 4.25. Schéma du traitement des tissus

A la sortie du CITADEL 1000®, les caissettes histologiques ont été immergées rapidement dans des bains de paraffine. Chaque prélèvement a été placé horizontalement, la partie disséquée plaquée au fond d'un moule d'inclusion, pour obtenir les coupes longitudinales souhaitées. Ce moule d'inclusion a été ensuite recouvert de paraffine liquide, puis placé sur une plaque refroidissante. Les blocs de paraffine, refroidis, démoulés et référencés, ont été placés en chambre froide, pendant une nuit, pour une meilleure consolidation de la paraffine.

Les blocs paraffinés ont été taillés en trapèze, puis, coupés au microtome afin d'obtenir des coupes transversales. Pour chaque bloc, 5 lames ont été réalisées, sur lesquelles ont été placées plusieurs coupes transversales de 7 µm d'épaisseur pour les coques, et de 7,5 µm pour les palourdes (épaisseurs correspondant aux résultats de colorations optimales, d'après mise au point préalable). Les lames ont été ensuite placées à l'étuve à 35 °C pendant 24 heures.

A la sortie de l'étuve, les lames ont été plongées dans 21 bains successifs pour être déparaffinées, réhydratées et colorées, en suivant la méthode de coloration du trichome de Masson modifiée. A l'origine, la méthode du trichome de Masson

comprend trois colorants: la trioxyhématéine, qui révèle les acides nucléique en brun, le fuschine acide, utilisé pour révéler le cytoplasme en rose, le vert lumière, qui colore les fibres de collagène en vert (Martoja & Martoja-Pierson 1967) et l'orange G - acide phosphomolybdique, qui colore le cytoplasme et améliore la spécificité du vert lumière aux fibres de collagène (Gabe 1968).

Les lames contenant les coupes de palourdes ont été plongées dans une série de bains dont la première étape est le déparaffinage par du Roti®-Histol. La deuxième étape était la réhydratation par des bains successifs décroissants d'éthanol, 100 %, 70 % et 50 %, et par un bain d'eau distillée. Les colorants, qui agissaient en milieu aqueux, pouvaient se fixer alors sur les molécules des tissus réhydratés. Les lames ont été ensuite plongées dans des bains de trioxyhématéine, de fuschine acide, d'orange G et de vert lumière, respectivement pendant 3 minutes, 2 minutes, 4 minutes et 1 minute. Enfin, les tissus ont été immergés dans des bains d'éthanol de concentration croissante, 70%, 95%, 100% et 100%, et deux bains de Roti®-Histol, pour être déshydratés. La durée des bains des étapes de déparaffinage, réhydratation et de déshydratation était de 5 minutes (Fig. 4.26).

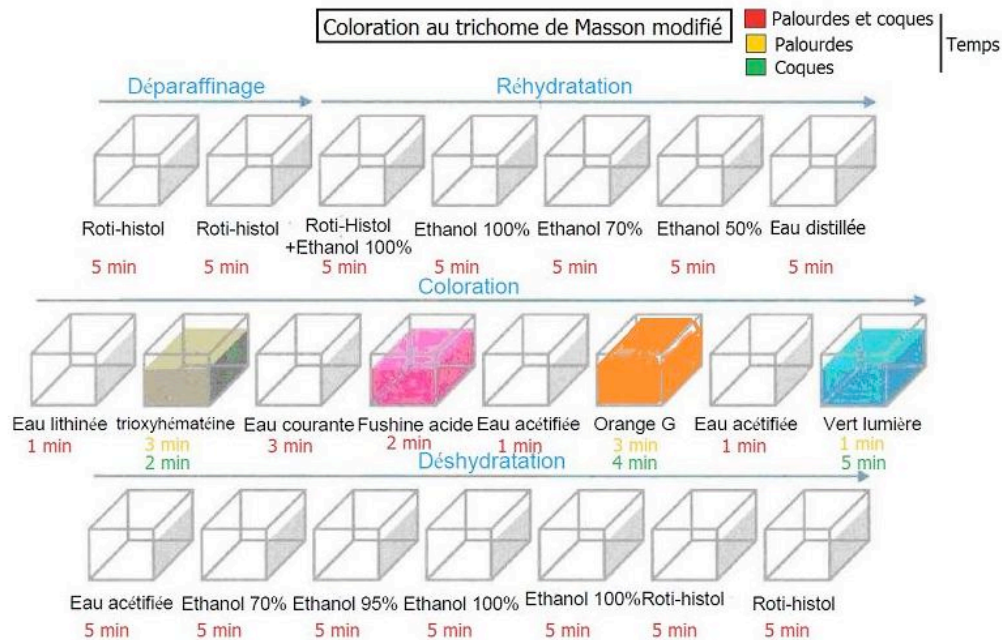


Figure 4.26. Schéma des étapes de coloration des gonades de coques et de palourdes avec une variante du trichome de Masson

6.2.2. Mise au point de la coloration pour *Cerastoderma edule*

Des tests ont du être effectués pour les lames portant les coupes de coques. La méthode précédente a été appliquée. Après de multiples essais, le temps de coloration par la trioxyhémateïne a été diminué à 2 minutes, celui de l'orange G a été diminué à 3 minutes et le temps de coloration du vert lumière a été augmenté à, 3, 4 puis 5 minutes (Fig. 4.26).

Les lames colorées, après le dépôt d'une lamelle fixée par du Roti®-histokitt, ont été séchées à l'étuve à 40°C pendant 24 heures avant leur observation au microscope Olympus Provis. Les lames histologiques de coques et de palourdes ont été observées au microscope Olympus Provis, relié à une caméra vidéo projetant l'image à un écran d'ordinateur, au grossissement x4, x10 et x20, selon les besoins et la taille des gamètes. Des photos ont été prises à l'aide du logiciel LUCIA G.

6.3. Résultats

Étude des critères histologiques pour l'utilisation des outils de quantification chez *Cerastoderma edule* et *Venerupis philippinarum*

La glande génitale de *Cerastoderma edule* se subdivise en plusieurs branches, elles-mêmes ramifiées (Lambert 1943). Il s'agit d'une gonade diffuse, qui se présente sous forme de tubules ramifiés (Benmessaoud 2007). La gonade de *V. philippinarum* est un tissu diffus, étroitement lié au système digestif (Sladjona et al. 2011) et se présente sous forme d'acini (Delgado & Pérez-Camacho 2007).

6.3.1. Homogénéité de la gonade

La gonade de *C. edule* se développe au sein de nombreux tissus. En effet, des tissus de divers types non-gonadiques, tels que des tissus musculaires et des tissus digestifs (Fig. 4.27, M), sont observés entre les tubules, avec une très grande hétérogénéité. La gonade de *C. edule* n'a donc pas un aspect homogène.

Les acini de *V. philippinarum* se développent toujours autour de la glande digestive, entre les tissus intestinaux (Fig. 4.27, P) ; bien que cette gonade ne soit pas parfaitement homogène, elle est bien moins hétérogène que celle de *C. edule*.

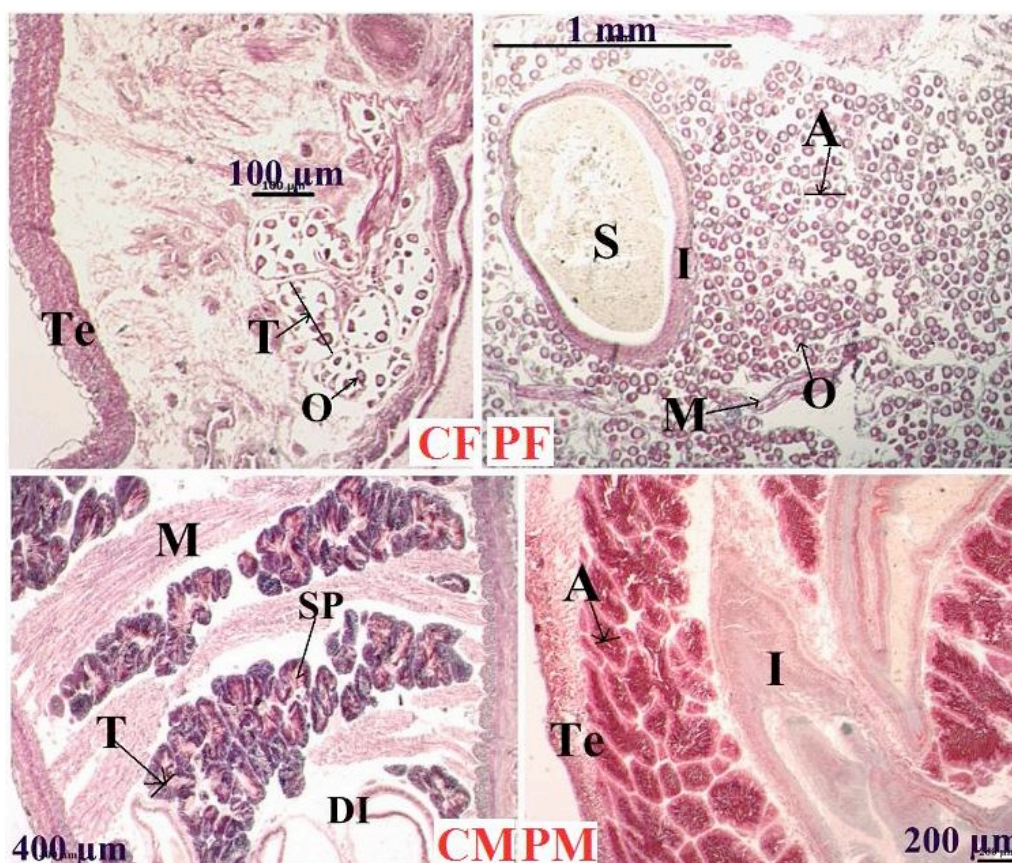


Figure 4.27. Étude du critère d'homogénéité de la gonade de *C. edule* et *V. philippinarum*. **CF** : gonade femelle de *C. edule*, mai 2011, objectif x4, Te : tégument de la masse viscérale, T : tubules, O : ovocytes vitellogénique. **CM** : gonade mâle de *C. edule*, mars 2011, objectif x4, M : muscles, T : tubules, DI : diverticules digestifs, SP : spermatozoïdes flagellés. **PF** : gonade femelle de *V. philippinarum*, mai 2011, objectif x4, I : intestin, S : stylet cristallin, A : acinus, O : ovocytes vitellogénique, M : muscles. **PM** : gonade mâle de *V. philippinarum*, mai 2011, objectif x4, A : acinus, Te : tégument de la masse viscérale, I : intestin.

6.3.2. Constance d'emplacement

Selon les individus, la gonade de *C. edule* observée en coupe histologique peut être présente soit dans la masse viscérale, autour et entremêlée avec les diverticules digestifs, soit partiellement ou quasiment en majorité dans le pied. De plus, la gonade de *C. edule* se développe de façon digitale et non en amas (Fig. 4.28). Il n'y a donc pas de constance d'emplacement de la gonade de *C. edule*.

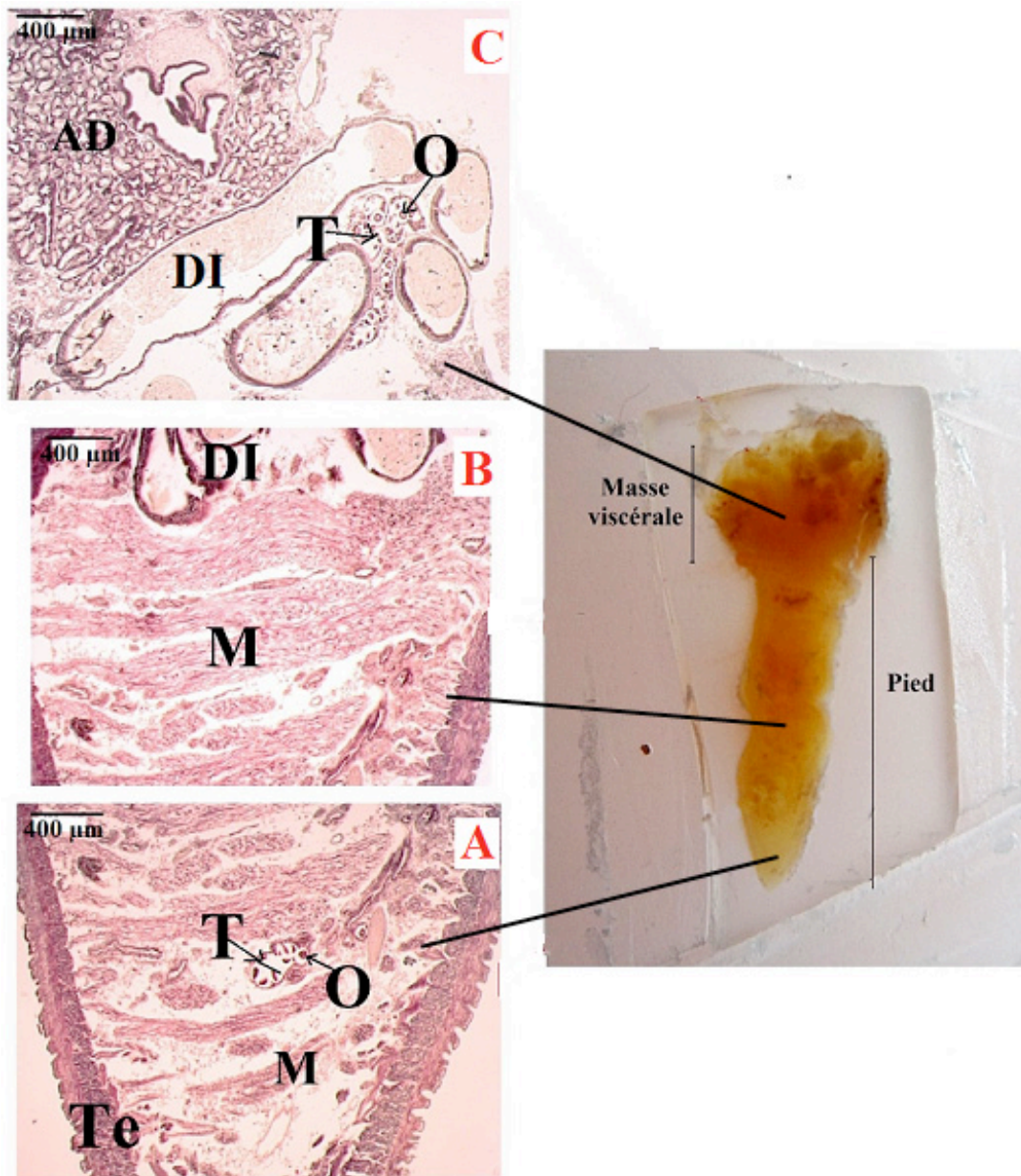


Figure 4.28. Photos de l'emplacement de la gonade de *C. edule* chez un individu femelle du mois de mai, objectif x4. **A.** dans le pied, T : tubule, O : ovocyte vitellogénique, M : muscles, Te : épithélium du pied. **B.** entre la masse viscérale et le pied, M : muscles, DI : diverticules intestinaux. **C.** dans la masse viscérale, T : tubules, O : ovocyte vitellogénique, AD : acini digestifs, DI : diverticules digestifs

Que se soit en période de repos sexuel (Fig. 4.29) ou au cours de la reproduction (Fig. 4.28, PM & PF), la gonade de *V. philippinarum* est toujours située autour du système digestif. En période de gamétogenèse, la gonade de *V. philippinarum* peut s'étendre dans le pied, mais d'une façon plus homogène,

commençant toujours par l'extrémité proximale. La gonade de *V. philippinarum* démontre donc une bonne constance d'emplacement.



Figure 4.29. Photo de l'emplacement de la gonade de *V. philippinarum* en période de repos sexuel, décembre 2010, objectif x4. I : intestin, A : acini en dégénérescence, Te : tégument de la masse viscérale, M : muscles.

6.3.3. Synchronicité

Les différents plans de coupe de *C. edule*, taillés de plus en plus en profondeur, montrent un développement synchrone des tissus de la gonade pour un même individu (Fig. 4.30). Le développement de la gonade de *V. philippinarum* montre également un développement synchrone pour un même individu.

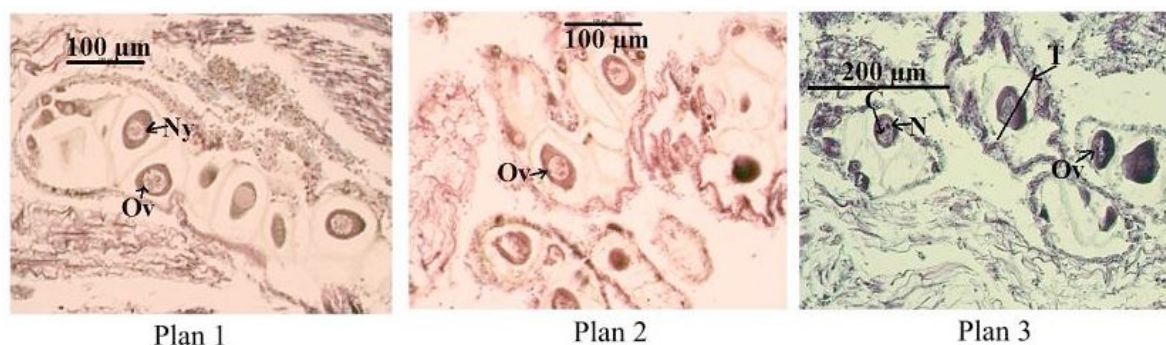


Figure 4.30. Photos d'ovocytes vitellogéniques provenant de coupes d'un même individu, réalisées dans différents plans, 16 juin 2011, objectif x20. Ov : ovocyte vitellogénique, Ny : noyau, N : nucléole, C : cytoplasme, T : Tubule.

6.4. Discussion

L'organisation gonadique de *C. edule* et *V. philippinarum* est visiblement différente, ce qui entraîne des conséquences pour l'utilisation des outils de quantification histologique, dans le but de l'étude du cycle reproducteur. La gonade de *C. edule* est extrêmement hétérogène et elle n'a pas de constance anatomique. **La stéréologie qui, pour être appliquée, doit répondre à ces deux critères, ne pourra pas être utilisée chez *C. edule*.**

La gonade de *V. philippinarum* n'est pas parfaitement homogène, mais aucun organe animal ne l'est non plus. Seuls les tissus intestinaux interfèrent avec les tissus gonadiques de *V. philippinarum* et de grandes aires homogènes de la gonade restent disponibles pour un éventuel comptage. **Le degré d'hétérogénéité dans la gonade de *V. philippinarum* reste compatible avec une analyse stéréologique.** Trois comptages, au niveau des zones homogènes de la gonade, permettant d'exclure les tissus intestinaux, pourraient éventuellement être effectués, de façon à obtenir des compléments d'information sur le cycle reproducteur et dégager une tendance de la proportion de certains constituants de la gonade. Cette méthode ne donnerait bien évident pas le volume total de la fraction des différents composants dans la gonade, base de la stéréologie.

Seule, la synchronicité dans le développement des gamètes est similaire pour les gonades de *C. edule* et *V. philippinarum*. Cette caractéristique rend possible le calcul des aires ovocytaires, puisque les ovocytes seront au même stade de développement pour un même individu. Cette méthode a déjà été utilisée pour *V. philippinarum* par Morvan et Ansell (Morvan & Ansell 1988).

Dans le but d'évaluer l'impact de la pêche à pied en Baie de Bourgneuf sur la physiologie de ces deux espèces, l'étude du cycle reproducteur pourra être effectué à l'aide de différents outils de quantification, résumés dans le Tableau 4.5.

1) Les techniques quantitatives disponibles pour l'étude du cycle reproducteur de *Cerastoderma edule* sont :

- Le calcul des aires ovocytaires
- Les indices de condition, associés au frottis de la glande génitale ou à l'étude qualitative des coupes histologiques.

Le complément du frottis de la glande génitale est conseillé, étant donné les limites qui peuvent être rencontrées lors du calcul des indices de condition. Un indice de condition élevé ne sera pas forcément significatif d'une période de maturation gonadique. Le frottis permettra donc de vérifier facilement la signification des IC en observant la présence ou non des gamètes (Beninger 1984). De plus, le frottis pourra également apporter des informations sur la spermatogenèse, en complément du calcul des aires ovocytaires.

2) Les techniques quantitatives disponibles pour *T. philippinarum* sont :

- Les aires ovocytaires.
- La stéréologie, à condition de choisir des plages importantes de gonade, et de ne pas chercher à quantifier l'effort de reproduction.
- Les indices de condition, associés aux frottis de la glande génitale.

Tableau 4.5. Tableau récapitulatif des outils quantitatifs applicables pour *C. edule* et *V. philippinarum* en fonction de la validité (+) ou non (-) des critères d'homogénéité, de synchronicité ou de constance anatomique de la gonade

	Homogénéité	Constance anatomique	Synchronicité	Outils applicables
<i>V. philippinarum</i>	-	+	+	(Stéréologie) Indice gaméto-somatique Aire ovocytaire
<i>C.edule</i>	-	-	+	Aire ovocytaire

Ces outils permettront de mieux appréhender l'étude du cycle reproducteur de *C. edule* et *V. philippinarum*, dans le but d'évaluer un éventuel impact de la pêche à pied sur leur reproduction. Ils seront mis en œuvre dans la dernière phase du projet.

CINQUIÈME CHAPITRE : EFFET DE LA PAP SUR LA DISTRIBUTION SPATIALE DE LA MÉIOFAUNE

1. Résumé

La méiofaune joue un rôle important dans le fonctionnement de l'écosystème de la vasière. Cependant, peu de connaissances existent sur la distribution spatiale de la méiofaune. Dans notre étude nous avons utilisé une approche combinant corrélogrammes et variogrammes pour l'analyse de la distribution spatiale de la méiofaune avec une échelle moyenne (<50 cm) sur deux sites : un impacté par la pêche à pied, et l'autre libre de toute la pression de pêche.

L'utilisation des corrélogrammes et des variogrammes est complémentaire : les corrélogrammes permettent de définir la taille de patchs, la distance entre les patchs, ainsi que de tester l'indice de Moran pour la signification statistique. Les variogrammes peuvent être utilisés pour la modélisation de la structure spatiale, ce que les corrélogrammes ne permettent pas. Dans la présente étude nous avons utilisé les corrélogrammes omnidirectionnelles pour établir la force d'autocorrélation et comparer la taille de patchs entre deux sites d'étude. La signification statistique de l'indice I de Moran a été évaluée avec le test de permutation de Monte Carlo. Les variogrammes expérimentaux ont été normalisés, modélisés et le meilleur modèle a été choisi avec le critère d'information Akaike (AIC). Les paramètres des modèles ont été ajustés avec la méthode de maximum de vraisemblance.

La distribution spatiale des nématodes est agrégée sur les deux sites. La taille de patch est d'environ 7.9 cm sur le site non impacté contre 16.9 cm sur le site impacté. La taille d'effet est assez importante pour pouvoir considérer qu'elle n'est pas due à un simple hasard d'échantillonnage. **Le variogramme expérimental pour le site non impacté démontre une forte périodicité dont l'amplitude s'atténue avec l'augmentation de distance.** Le meilleur modèle théorique pour ce variogramme expérimental est une combinaison du modèle exponentiel pour les distances < 8 cm, et du modèle composite cosinus exponentiel, qui permet de décrire la cyclicité pour les distances > 8 cm. **Le variogramme expérimental pour la densité de nématodes pour le site impacté ne présente pas de cyclicité** et est mieux décrit par le modèle Gaussien.

La distribution spatiale de copépodes est agrégée uniquement sur le site non impacté. Les valeurs de l'indice de Moran sont statistiquement significatives pour la plupart des classes de distance. La méthode statistique n'a pas permis de conclure à

une agrégation spatiale des copépodes sur le site impacté; cependant, le corrélogramme suggère qu'une agrégation beaucoup plus atténuée pourrait exister.

Les résultats de la présente étude démontrent que les nématodes et les copépodes présentent une structure spatiale agrégée sur l'échelle moyenne sur le site non impacté par la pêche à pied. Ces résultats sont en accord avec les recherches précédentes ayant montré la présence d'agrégation spatiale sur les échelles fine et moyenne.

Bien que la cyclicité des processus spatiaux a été fréquemment décrite en écologie terrestre, la plupart des études en écologie marine ignorent la cyclicité des processus spatiaux. Cependant, ne pas tenir compte de la périodicité des processus spatiaux peut sérieusement biaiser les modèles. **A notre connaissance, c'est la première fois que la cyclicité de la distribution spatiale de la méiofaune a été présentée et modélisée.**

Les nématodes sur le site impacté présentent des patchs plus grands que sur le site non impacté. De plus, la cyclicité de la distribution spatiale disparaît sur le site impacté. Les caractéristiques spatiales sont complètement modifiées : le modèle Gaussien de variogramme pour le site impacté est parabolique pour les petites classes de distance et augmente doucement pour les distances plus grandes, tandis que le modèle composite pour le site non impacté est quasiment linéaire pour les petites classes de distance et cyclique pour les grandes classes de distance. Les copépodes présentent également une diminution de l'agrégation spatiale sur le site impacté.

Ces résultats suggèrent que la diminution de l'agrégation spatiale ainsi que la disparition de la structure cyclique sur le site impacté par la pêche à pied sont les conséquences de la perturbation mécanique à long terme associée à la PAP.

D'après un article publié dans :

Journal of Sea Research, 2014, vol. 85, pp. 85-91

EFFECT OF LONG-TERM MECHANICAL PERTURBATION ON INTERTIDAL SOFT-BOTTOM MEIOFAUNAL COMMUNITY SPATIAL STRUCTURE

Inna BOLDINA, Peter G. Beninger, Maiwen LE COZ

2. ABSTRACT

Situated at the interface of the microbial and macrofaunal compartments, soft-bottom meiofauna accomplish important ecological functions. However, little is known of their spatial distribution in the benthic environment. To assess the effects of long-term mechanical disturbance on soft-bottom meiofaunal spatial distribution, we compared a site subjected to long-term clam digging to a nearby site untouched by such activities, in Bourgneuf Bay, on the Atlantic coast of France. Six patterned replicate samples were taken at 3, 6, 9, 12, 15, 18, 21 and 24 cm lags, all sampling stations being separated by 5 m. A combined correlogram-variogram approach was used to enhance interpretation of the meiofaunal spatial distribution; in particular, the definition of autocorrelation strength and its statistical significance, as well as the detailed characteristics of the periodic spatial structure of nematode assemblages, and the determination of the maximum distance of their spatial autocorrelation. At both sites, nematodes and copepods clearly exhibited aggregated spatial structure at the meso scale; this structure was attenuated at the impacted site. The nematode spatial distribution showed periodicity at the non-impacted site, but not at the impacted site. This is the first explicit report of a periodic process in meiofaunal spatial distribution. No such cyclic spatial process was observed for the more motile copepods at either site.

This first study to indicate the impacts of long-term anthropogenic mechanical perturbation on meiofaunal spatial structure opens the door to a new dimension of mudflat ecology. Since macrofaunal predator search behaviour is known to be strongly influenced by prey spatial structure, the alteration of this structure may have important consequences for ecosystem functioning.

3. INTRODUCTION

To date, the vast majority of the soft-bottom meiobenthic literature has dealt with descriptive aspects of the constituent taxa. Despite the paucity of ecological knowledge, however, there is nonetheless an awareness of the ecological importance of soft-bottom meiofauna to the marine ecosystem (Watzin 1983, Pati et al. 1999, Danovaro et al. 2007, Nascimeto et al. 2012), especially in the intertidal, where meiobenthic populations are most abundant and productive (Vranken et al. 1986, Vincx 1996, Giere 2009). In particular, benthic meiofauna represent an important food source for higher trophic levels, to which more than 75 % of their total production may be transferred (Danovaro et al. 2007). Due to their small size, high turnover and high abundance, meiofaunal organisms also constitute efficient environmental sentinels (Coull & Chandler 1992, Moreno et al. 2008a, Moreno et al. 2008b).

Given the ecological importance of soft-bottom meiofaunal communities, a research priority is the characterization of their spatial distributions, one of the fundamental features of community organization (Underwood & Chapman 1996, Fortin & Dale 2005, Legendre & Legendre 2012). The characteristics of the spatial distribution of meiofauna are still poorly documented, but several studies have highlighted a heterogeneous distribution at various scales of study (Hulings & Gray 1976, Eckman & Thistle 1988, Blanchard 1990, Sandulli & Pinckney 1999, Gallucci et al. 2009). Understanding of these characteristics has begun to deepen with the development and utilisation of modern geostatistical techniques (Blanchard 1990, Pinckney & Sandulli 1990, Sun & Fleeger 1991, Sandulli & Pinckney 1999, Gallucci et al. 2009), such that it is now possible to more fully investigate meiofaunal spatial distribution at various scales and to turn our attention to the factors which may influence spatial distributions. Anthropogenic effects include mechanical perturbation, e.g. by fishing gear, whose effects on benthic macrofauna have been documented over the past few decades (Thrush et al. 1998, Kaiser et al. 2001b, Hermesen et al. 2003, Whomersley et al. 2010, Lambert et al. 2011). To our knowledge, no studies have yet addressed the question of the effects of mechanical disturbance on meiofaunal spatial organization, and in particular the effects of protracted fishing in the intertidal zone, such as clam digging on soft-bottom intertidal zones in Europe, which has been practiced at least since the Neolithic (Dupont & Gruet 2005).

As there is some heterogeneity in the definition of the various scales of study, we have adopted the following terminology with respect to meiofauna: fine scale < 3 cm, meso-scale < 50 cm, large scale > 50 cm. In the present study, we document the natural meso-scale spatial distribution of meiofauna on an intertidal mudflat on the French Atlantic coast. We also present the meso-scale spatial distribution of meiofauna on an intensely-fished intertidal mudflat, in order to obtain an indication of potential changes associated with long-term perturbation.

4. MATERIALS AND METHODS

4.1. Study locations and sampling dates

In order to investigate the effect of long-term intertidal clam fishing on associated meiofauna, it was of course necessary to investigate soft-bottom intertidal sites which were comparable in most respects except for anthropogenic impact. Ideally, in a study of the eventual ecological impact of intertidal fishing, several impacted sites should be compared with several non-impacted sites, to control for site - specific effects. However, in ecosystem effect studies, especially those on the effect of 'press' perturbation in strongly anthropized ecosystems, it is sometimes impossible to find a single non-impacted site (Brown & Herbert Wilson Jr 1997). The only possible solution in this case is to carry out a comparison between sites with different levels of perturbation. The number of sites with a low perturbation level may also be insufficient to make a true replication, as in Aspden et al. (2004). When replication is not feasible but the effect size is assumed to be large, clear demonstration of this effect may be considered an indication of real effect (Oksanen 2001, Cleary 2003).

Despite the ubiquitous intertidal fishing on the French Atlantic coast, in the present study we were able to locate a site which was not fished intertidally because it was not accessible on foot, and it was too small to be profitably fished by professional clam diggers. We thus compared a fishing-impacted site with a non-impacted site.

The two study sites were located in Bourgneuf Bay on the French Atlantic coast (Fig. 5.1). The abiotic characteristics of the two intertidal mudflats were quite similar

(Table 5.1), characterized by a semidiurnal macrotidal cycle, high turbidity, seasonally variable water temperatures (4.4 °C to 20.4 °C), and seasonally variable salinity (30 to 31). Sediment profiles were obtained from 5 sediment cores to a depth of 5 cm, using laser granulometry and Gradistat software, using the size scale of Bott and Pye (2001); both sites were characterized by medium sand sediment, with very little difference in profile (Table 5.1).

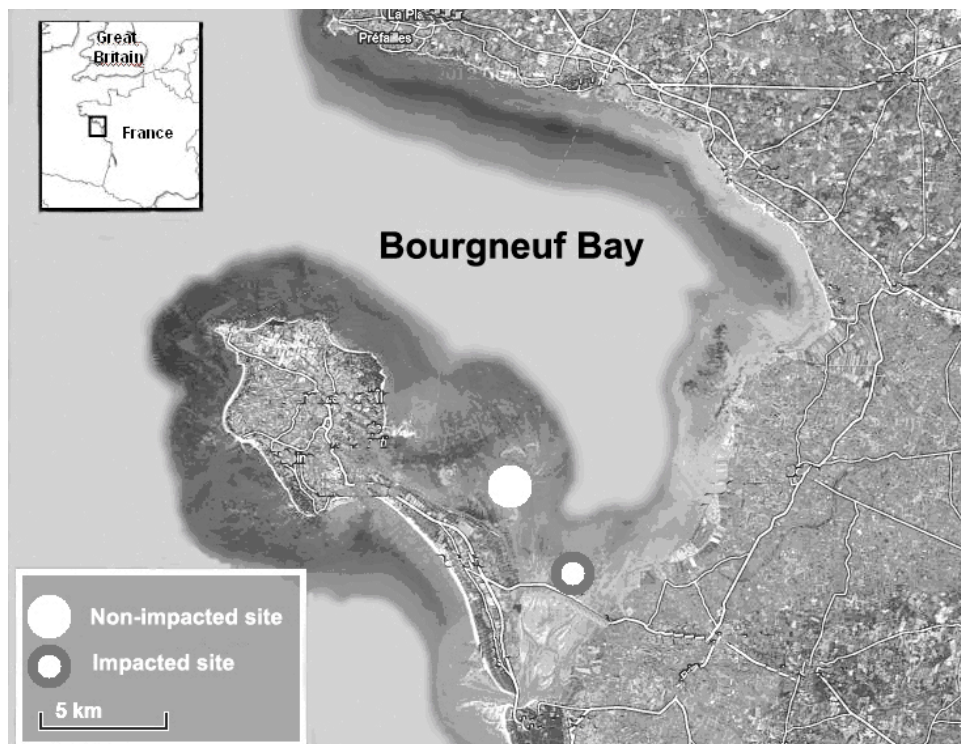


Figure 5.1. Location of the two study sites in Bourgneuf Bay

The impacted study site, situated at 46.929°, -2.115°, has been heavily exploited year-round by recreational clam diggers since the 1990's (Hitier et al. 2010) and probably since the construction of a submersible paved road in 1939 and the end of WWII. A succinct description of fishing methods is given in Cosqueric-Boldina (2011) and Boldina and Beninger (2013). The non-impacted site was located nearby at 49.973°, - 2.1861°, and was accessible only by boat, and thus out of the reach of recreational clam diggers; it is classified as a non-exploited site (Hitier et al. 2010).

Sampling was conducted at two low tides on 21 (impacted site) and 22 March (non-impacted site) 2012.

Table 5.1. Characteristics of two investigated sites and sediments

Characteristics	Non-impacted site	Impacted site
Temperature	4.5 – 24.5 °C	4.5 – 24.5 °C
Salinity	30-31	30-31
Depth (m)*	3.1	3.0
Sediments		
Mean diameter μm	374.5 ± 25.7	426 ± 21.9
Sorting	Moderate	Moderate
Sediment fractions %		
Mud ($<63 \mu\text{m}$)	1.4 ± 0.3	0.7 ± 0.2
V. fine sand ($63 \mu\text{m} - 125 \mu\text{m}$)	1 ± 0.5	0 ± 0.3
Fine sand ($125 \mu\text{m} - 250 \mu\text{m}$)	25.2 ± 10.1	14.2 ± 8.6
Medium sand ($250 \mu\text{m} - 500 \mu\text{m}$)	50.4 ± 8.4	55.4 ± 6.5
Coarse sand ($500 \mu\text{m} - 1 \text{ mm}$)	22 ± 13.2	29.5 ± 9.7

* Depth at high tide, coefficient 120 (<http://www.geoportail.gouv.fr>)

4.2. Sampling strategy

Terminology

The vocabulary of spatial analysis has been developed in two different disciplines, forestry and geology (Perry et al. 2002), so there is some instability in terminology (Fortin & Dale 2005). To avoid confusion, the following terms will be used throughout:

Spatial lag - the distance between any two points

Sample lag – the distance between two sampling points. Sample lags are decided prior to the study, and do not change thereafter.

Distance class - a mathematical construct obtained from the data after the study, in order to produce the best possible resolution correlograms.

Spatial process – the biological process which produces an observed spatial pattern

Spatial pattern – the distribution of individuals in a given space, usually “a ‘single realization’ or ‘snapshot’ of a process or of a combination of processes at one given time” (Fortin et al., 2003).

Preliminary trials using a multiple corer at the impacted site failed to properly sample sediment; we therefore decided to sample at both sites using individual corers, which performed flawlessly. In addition, preliminary trials of samplings at increasing distances from an initial sampling showed that nematode escape (burrowing) behavior was extremely rapid, but could be avoided by ensuring a distance of 5 m between sampling stations (unpublished data available on request). We therefore approached sampling sites as quickly and noiselessly as possible (long, low strides, minimum benthic-pedal surface contact), and sampled the sediment immediately upon arrival. Six samples were collected simultaneously by 3 human samplers using 2 cm diameter plastic tube cores to a depth of 5 cm. Although the anoxic-sulfide zone (black sediment) was located within 1-2 cm of the sediment surface, the 5-cm depth was chosen in order to ensure maximum capture, including any escaping nematodes (Fegley 1987). The following sample lags were used: 3, 6, 9, 12, 15, 18, 21, and 24 cm (Fig. 5.2). This sampling scheme was repeated 6 times, separated by 5m intervals, for each distance class, for a total of 288 sediment cores at each site (Fig. 5.2). The total sampled area was 11 m².

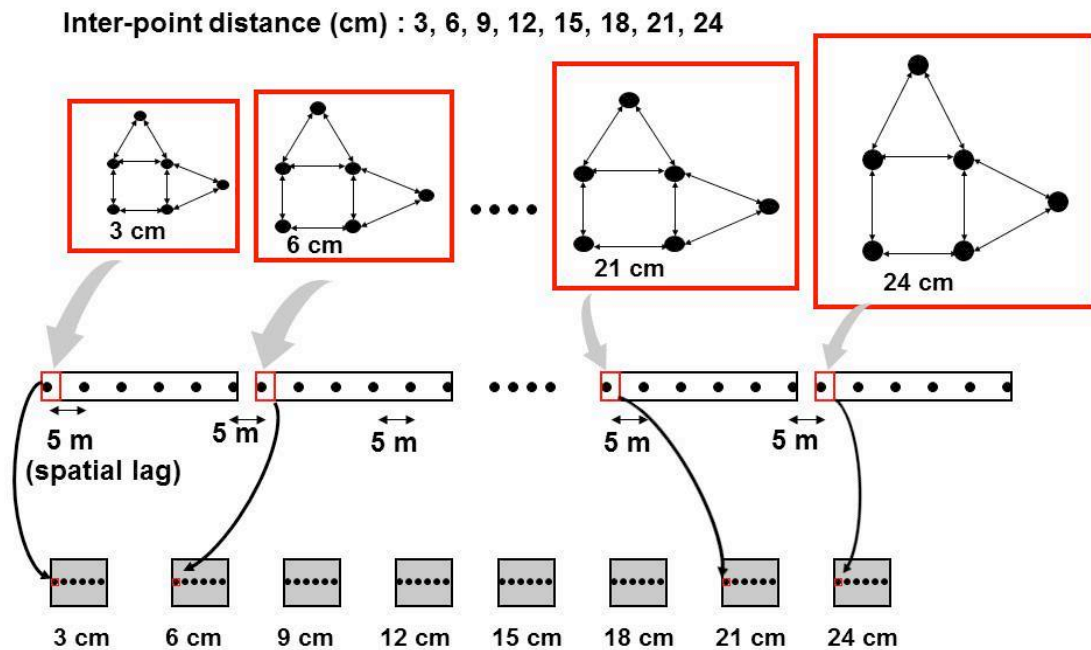


Figure 5.2. Meiofauna sampling protocol.

4.3. Extraction - identification

The entire sediment core was immediately fixed in 4 % buffered formaldehyde-seawater solution. The sediments were later rinsed with tap water (previously checked for absence of meiofauna). The fraction remaining on a sieve of 63 μm mesh size was decanted and the meiofauna extracted from the sediment by centrifugation with Ludox HS 40[®], density 1.15. The centrifugation was repeated twice (at 1300g for 8 min and 5 min); with a measured efficiency of $\geq 97\%$ (verified prior to the counting procedure). The extracted meiofauna were stored in 4 % buffered formaldehyde-seawater solution, stained with Rose Bengal, and the number of nematodes and copepods (by far the dominant taxa) were counted in a transparent counting cell (110 x 600 mm, containing 200 cells) using an Olympus SZX7 stereomicroscope. Taxonomic determinations at lower levels were not performed, since this would reduce the number of individuals for each sampling point, and hence the statistical power of spatial tests (Fortin & Dale 2005), and because we aimed to document community spatial distributions, rather than community compositions.

4.4. Statistical analysis

At present, the semivariance and Moran's I autocorrelation coefficient are the most widely-used spatial statistics tools in ecology (Fortin & Dale 2005). The

mathematical background for these techniques is described in Haining (2003), Fortin and Dale (2005), and Legendre & Legendre (2012). Briefly, Moran's I measures the similarity between two values of the same variable, and the semivariance measures the dissimilarity. A plot of Moran's I coefficients vs distances separating the measures (lag distance) is referred to as a correlogram, whereas a plot of semivariance versus lag distance is called an experimental semivariogram or variogram.

The correlogram and variogram methods are complementary; under certain conditions we can consider correlograms and variograms as different descriptions of the same thing. The main assumption for the use of correlograms is second-order stationarity, i.e. the mean and variance remain constant over the entire study area (Fortin & Dale 2005, Legendre & Legendre 2012). The correlogram shape indicates the patch sizes and the spatial lags with negative and positive autocorrelation.

Moran's I can also be tested for significance (Legendre & Legendre 2012), and permits comparisons between different data sets (Kraan et al. 2009). However, this method can be greatly biased by the presence of outliers (Fortin et al. 2002).

Contrary to correlograms, variograms can be computed for spatial processes that only satisfy the intrinsic hypothesis, i.e. the mean is constant over the study area, and the increment of variance between two different locations depends only on the distance between locations (Oliver et al. 1989), which is a less restrictive assumption than second-order stationarity (Fortin et al. 1989). Furthermore, the theoretical variogram obtained by modelling the experimental variogram allows us to predict the spatial structure of unsampled areas of the studied space.

For some kinds of data, correlograms and variograms can be different (Schiemann et al. 2010), and this is especially true when the spatial process lacks second-order stationarity. Hence, simultaneous use of correlograms and variograms yields a more exact description of the spatial structure (Rossi et al. 1992), and this approach was followed in the present study. Omnidirectional spatial autocorrelograms were used to evaluate the strength of autocorrelation and to compare the patch sizes at both study sites. The statistical significance of the value of Moran's I attained for each distance class was assessed using the Monte Carlo permutation test (Besag & Diggle 1977, Diggle 2003); in the absence of information on the consequences of false positive/negative results, an α level of 0.05 was chosen

for all significance tests (Beninger et al. 2012). H_0 was the absence of spatial autocorrelation, corresponding to the Moran's $I = -1/(n - 1)$, which tends to zero as the sample size increases (Lichstein et al. 2002). We set the spatial range (patch size) at the distance that corresponded to the 0 value of Moran's I (Sandulli & Pinckney 1999, Fortin & Dale 2005). Addition of diagonal distances for each sampling lag results in a wider range of possible 'distance classes' (3 – 33.9 cm), which were used in statistical analysis and results presentation. The distance classes were chosen as explained in Boldina and Beninger (2013).

The experimental variograms were normalized by the global variance in order to permit comparisons between sites (Khachatryan & Bisgaard 2009). The resulting standardized experimental variograms were fitted by a theoretical model using ordinary least squares. The model with the lowest Akaike Information Criterion (AIC) value was considered the best-fitting variogram model (Akaike 1981, Burnham & Anderson 2002). The parameters for this model were estimated using the maximum likelihood approach (Diggle et al. 2003): the sill S (the asymptotic variance to which the function tends with increasing lag distance), the range r (distance at which the theoretical variogram reaches the sill, i.e. the distance beyond which the measured variable is no longer autocorrelated) and the nugget (variations at scales smaller than sample distances, and also the measurement error - (Rossi et al. 1992). Three theoretical models were initially tested: gaussian, spherical, and exponential.

In cases where the experimental variogram presented periodic structure, i.e. the variance oscillated about the sill as a sine-wave, the hole-effect model was applied. The most often - used variogram model for describing the dampened-hole effect (when peaks and troughs alternate and attenuate gradually) is a multiplicative exponential-cosine composite model (Ma & Jones 2001, Pyrcz & Deutsch 2003, Li et al. 2011) which is a product of cosine and exponential functions and is expressed as:

$$\gamma = S(1 - \exp(\frac{-3h}{r})\cos(bh))$$

Where γ is the semivariance, h : the distance, r : the range, S : the sill, and b : the angular frequency ($b = 2\pi/\lambda$, where λ is the wavelength). The cosine term describes cyclicity and the exponential term attenuates sinusoidal amplitudes. The exponential-cosine composite model was fitted as described in Ma & Jones (2001).

All statistical analyses were performed in R (2008) software.

5. RESULTS

5.1. Characteristics of nematode spatial distribution

Nematodes on both impacted and non-impacted sites showed strong spatial autocorrelation (Fig. 5.3). Moran's I values for the nematodes of the non-impacted site oscillated between 0.4 and -0.22, presenting three distinct peaks, indicating the presence of several patches within the sampling area (Fortin & Dale 2005). Moran's I values were statistically significant for the 1st, 4th, and 5th distance classes. The patch size was 7.9 cm, the inter-patch distance between 4 and 7 cm, and the mean density ($\pm$ SD) was 185 ± 86 individuals cm^{-2} .

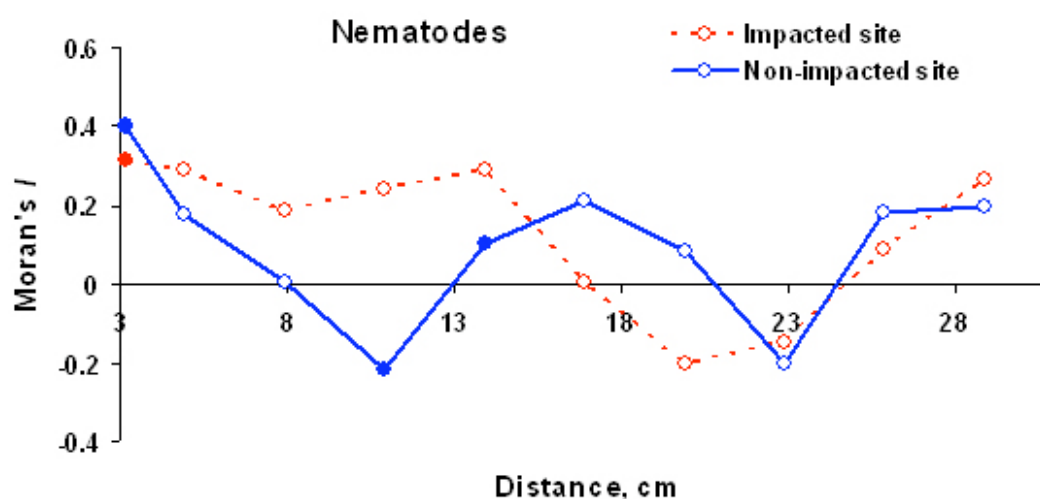


Figure 5.3. Omnidirectional spatial autocorrelogram for nematode densities using 10 equidistant classes. Significant values are represented by solid symbols; non-significant values are represented by empty symbols.

For the nematodes of the impacted site, the spatial autocorrelation was statistically significant only for the 1st distance class, although the values of Moran's I autocorrelation coefficient remained rather high and varied between 0.31 and -0.2. The loss of statistical significance may have been due to the reduced mean density at the impacted site. The patch size was 16.9 cm, the inter-patch distance 8 cm, the mean density ($\pm$ SD) was 162 ± 50 individuals $\cdot \text{cm}^{-2}$.

The experimental variogram for nematode density at the non-impacted site shows strong cyclicity beginning at 8 cm, with attenuated amplitude at increasing lag distances (Fig. 5.4).

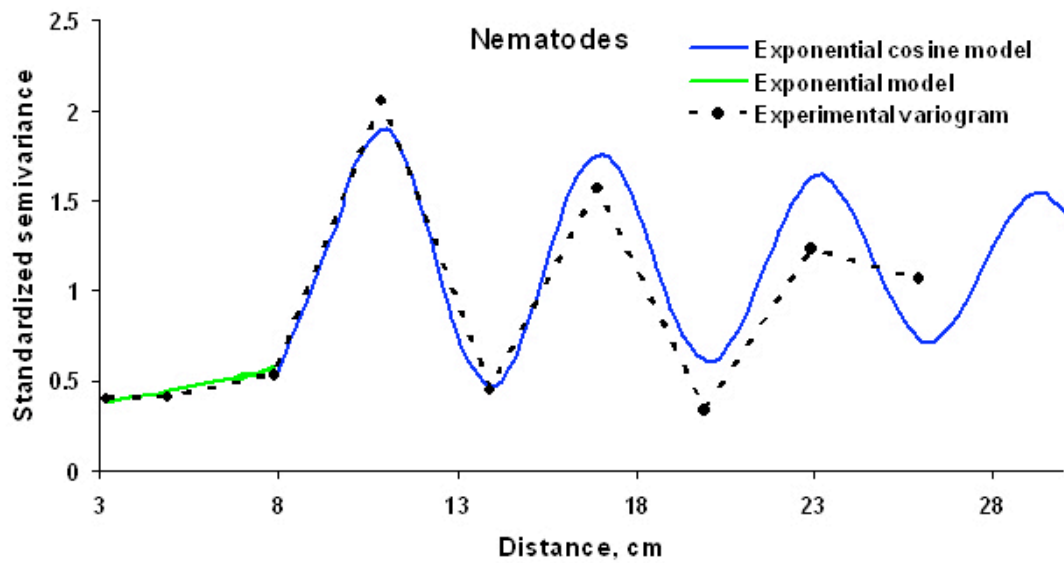


Figure 5.4. Nematodes, non-impacted site. The standardized experimental variogram is presented by the dashed line and circles, the exponential model by the solid green, the exponential-cosine composite model by the solid blue line.

The best - fitted theoretical model for this variogram is a combination of an exponential model, representing the variability at small distances, and the exponential-cosine composite model representing the cyclic variation at distances greater than 8 cm:

$$\gamma = \begin{cases} 0.29 \exp(0.085h) & \text{if } h < 8 \\ 0.1 + 1.05(1 - \exp(\frac{-3h}{85}) \cos(1.025h)) & \text{if } h \geq 8 \end{cases}$$

Where the sill is 1.05, the range 85 cm, and the angular frequency 1.025.

The experimental variogram for nematode density at the impacted site does not present the cyclic behavior described above, and the AIC shows that it is best explained by the gaussian model:

$$\gamma = c + (s - c) \left(1 - \exp\left(\frac{-3h^2}{r^2}\right) \right)$$

Where the nugget $c = 0.42$, the sill $s = 1.207$, the range $r = 22.1$ cm, and h is the distance (Fig.5.5).

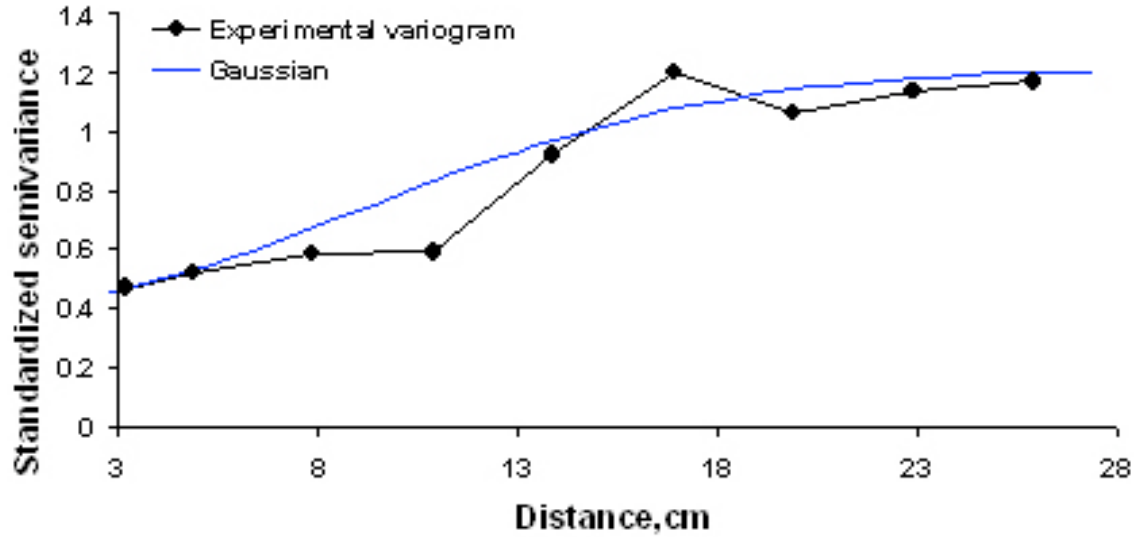


Figure 5.5. Nematodes, impacted site. Standardized experimental variogram is represented by dashed line and circles, gaussian model by solid line.

The difference in spatial structure is clearly evident in the two variogram models presented in Fig. 5. 6. The variograms for both sites present a noticeable nugget effect, i.e. there is spatial autocorrelation at distances smaller than our minimum scale (diameter of each sampling point, i.e. 2 cm).

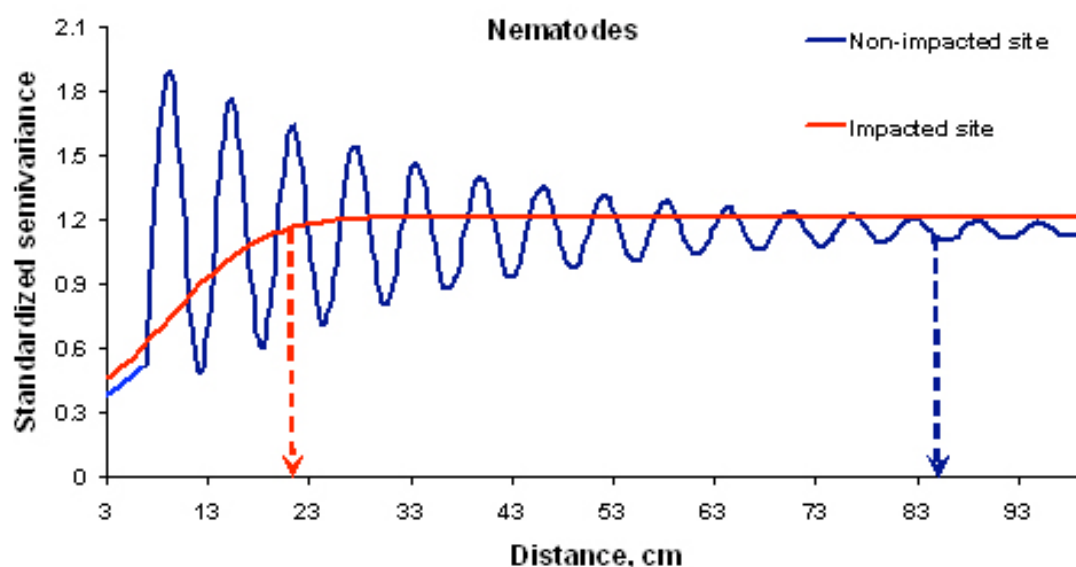


Figure 5.6. Variogram models of nematode density vs distance (extrapolated) for the non-impacted and impacted sites.

5.2. Characteristics of copepod spatial distribution

The spatial distribution of copepods at the non-impacted site demonstrated significant autocorrelation (Fig.5.7). The Moran's I autocorrelation coefficient varied between 0.05 and 0.89, with no negative values over the total sampling distance of 25 cm, which means that there was a single patch, with a size greater than the total sampling distance. Moran's I values were statistically significant for all but the first, the third and the last distance classes. The mean density ($\pm$ SD) of copepods at the non-impacted site was 28 ± 15 individuals $\cdot$ cm⁻².

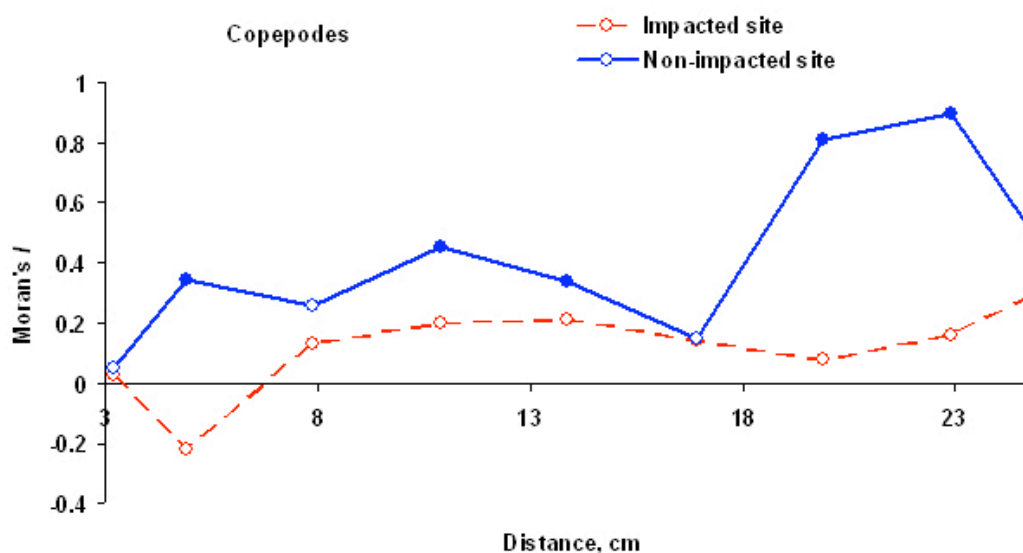


Figure 5.7. Omnidirectional spatial autocorrelogram for copepod densities using 9 equidistant classes. Significant values are represented by solid symbols; non-significant values are represented by empty symbols.

The Moran's I values for copepods at the impacted site were not statistically significant for any distance class. It should be noted that the autocorrelation was negative for the first distance class, and increased subsequently. The mean density ($\pm$ SD) of copepods at the impacted site was 22 ± 13 individuals $\cdot$ cm⁻².

The variograms for copepods are not presented, since they do not provide any additional information.

6. DISCUSSION

6.1. Non-impacted site

The results of the present study show that nematodes and copepods clearly exhibit aggregated spatial structure at the meso-scale. These results are in accordance with previous studies that have demonstrated the presence of spatial aggregation at fine - (< 3 cm) and meso-scales (< 50 cm) (Blanchard 1990, Blome et al. 1999, Sandulli & Pinckney 1999, Somerfield et al. 2007 and Gallucci et al. 2009). Taken together with the results of the present study, the emerging pattern from spatial distribution studies in mudflats, using contemporary autocorrelation techniques, is that despite the apparent homogeneity of the habitat, organisms are distributed aggregatively, at several scales of distance and organism size (Hewitt et al. 1996, Bergström et al. 2002, Kraan et al. 2009, Boldina & Beninger 2013).

Periodic spatial processes have frequently been reported in terrestrial systems (Curran 1988, Cohen et al. 1990, Iwasa et al. 1991, Ciollaro & Romano 1995, Pastor et al. 1998), but spatial process cyclicity has received much less attention in marine ecology (Rossi et al. 1992, Blome et al. 1999). Ignoring the presence of cyclicity may bias the resulting spatial models (Journel & Huijbregts 1978, Journel & Froidevaux 1982, Jones & Ma 2001, Pyrcz & Deutsch 2003), with significant implications for

sampling design. A spatial process similar to the periodic spatial structure of nematode assemblages at the non-impacted site has previously been either inadvertently reported (Blanchard 1990, Sun & Fleeger 1991, Gallucci et al. 2009), or incompletely alluded to without modelling (Blome et al. 1999). The exponential-cosine composite model suggests that aggregation at the meso-scale dampens progressively, beyond the meso-scale, to a distance of 85 cm. For the first distance classes, the experimental variogram is better modelled by an exponential variogram, characterised by near- linear behaviour close to the origin. Such cyclical structure in a spatial model indicates the presence of cyclicity in the underlying spatial process (Legendre & Fortin 1989, Rossi et al. 1992, Chou 1995, Radeloff et al. 2000).

Contrary to the nematodes, the copepod spatial aggregation was not periodic at the scale of the study, and only one patch, larger than the sampling distance, was detected (see above). This finding supports previous reports of a larger size of benthic copepod patches compared to nematode patches (Blanchard 1990, Gallucci et al. 2009).

The spatial aggregation of meiofauna has been attributed to various factors such as: the complex spatial patterns of food resources of meiofauna and the attraction of the meiofauna by them (Gerlach 1977, Blanchard 1990, Ólafsson 1992, Rice & Lambshead 1994, Fabiano & Danovaro 1999, Neira et al. 2001, Ullberg & Ólafsson 2003, Gallucci et al. 2009), aggregation for reproduction (Steele et al. 2009), and foraging behavior of predator species (Lion & Van Baalen 2008). In addition, weak re-suspending benthic-interface currents do not hinder the formation of spatial patches, because the re-settlement of marine nematodes is not a passive process (Ullberg & Ólafsson 2003, Gingold et al. 2011). The more motile copepods may be more affected by wave- and current-induced dispersal processes, especially since they actively emerge from the benthos (Commito & Tita 2002, Teasdale et al. 2004, Vopel & Thistle 2011), and this may explain why their patches were larger than those of nematodes.

6.2. Impacted site

Nematodes at the impacted site had a larger aggregation structure than nematodes at the non-impacted site (patch size 16.9 cm vs. 7.9 cm). Additionally, the periodic behaviour observed for the nematode distribution at the non-impacted site

was absent at the impacted site; in fact, the spatial characteristics were so greatly impacted that a Gaussian variogram model (parabolic behavior for the first distance classes and smoothly augmented variance for the larger distance classes) replaced the exponential / exponential-cosine composite model which characterized the non-impacted site. The attenuation of aggregative structure, as well as the lack of cyclicity observed at the impacted site, suggest that long-term mechanical perturbation via clam digging affects spatial aggregative characteristics at the meso-scale.

With respect to the meiofaunal copepods, a reduction in autocorrelation strength was also observed at the impacted site, again suggesting an effect of long-term clam digging.

Although previous studies have described the negative impact of mechanical disturbance on meiofaunal density which, contrary to the macrofauna, is rather quickly established after short-term mechanical perturbation (Sherman & Coull 1980, Ingole et al. 2005, Bolam et al. 2006, Johnson et al. 2007, Whomersley et al. 2009), no data has been available to date on the possible effects of long-term mechanical perturbation on meiofaunal spatial structure. Clam digging may attenuate the spatial aggregation of meiofauna due to acute mechanical disturbance and re-suspension, and subsequent inability of the meiofauna to settle close to its original location. Indeed, marine nematodes have been shown to be passively transported over large distances (to tens of meters) after energetic re-suspension (Gingold et al. 2011). Other characteristics of the meiofaunal community, such as taxonomic composition, are known to be impacted by natural or anthropic mechanical disturbance (Tita et al. 2000, Schratzberger et al. 2002, Fiordelmondo et al. 2003); the consequences of either type of alterations cannot yet be assessed from a standpoint of adequate knowledge of the functional roles of each taxon in the benthic community. However, for such small, non - broadcast-spawning organisms, spatial aggregation is clearly advantageous for sexual reproduction; in turn, spatial aggregation of meiofaunal prey is clearly advantageous for their macrofaunal predators, which may exhibit a Levy walk – type predation strategy (Viswanathan et al. 2011). An attenuation of this spatial aggregation may therefore impact both meiofaunal population dynamics and trophic transfer to higher levels of the mudflat ecosystem.

6.3. Implications for sampling in meiofaunal studies

The present study demonstrates that despite apparent habitat homogeneity, mudflat meiofaunal organisms were distributed aggregatively, and sometimes periodically, at the meso-scale. These results have important consequences for sampling design, which in turn greatly influences estimates of biomass and production at larger scales (Chapman & Underwood 2008). The conventional wisdom of spatial sampling design is that sampling variance decreases with the size of the sampling gear; hence, it has been suggested that in order to avoid bias from small-scale patchiness, the surface of meiofaunal sampling gear should be greater than the patch size (Giere 2009). However, based on the data of the present study (autocorrelation persisting up to 80 cm at the meso scale), the sampling gear would have to be unrealistically large. A more realistic option would be to use either a blocked design (Dutilleul 1993b) or the genetic algorithm method (Ver Hoef 2012) which, although requiring prior knowledge of the approximate patch size (the results of the present study may be used as a reference point) do not require the use of unwieldy or unrealistic sampling gear.

From the data of the present study, it is clear that the necessary integration of the spatial component into the study of meiofaunal ecology (e.g. to determine total meiofaunal biomass or production on a mudflat) requires a re-thinking of how we perform meiofauna sampling. The guidelines presented above are meant to assist in this effort.

6.4. Effect of fishing on meiofauna spatial distribution

The results of the present study describe not only the meso-scale spatial characteristics of meiofaunal communities which are not subjected to long-term anthropogenic mechanical perturbation, but also pinpoint the alterations of these characteristics in communities which are exposed to such perturbation: decreased aggregation and disappearance of cyclicity. These results underscore the need to more fully understand the effect of intertidal fishing (which is often the least-regulated form of fishing) on the ecology of meiofauna, and indeed, on the dependent higher trophic levels of mudflats.

7. ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the Ministère de l'enseignement supérieur et de la recherche, as well as the Conseil Régional des Pays de la Loire for financial support of the IMPAP (intertidal fishing impact) program, as well as the anonymous reviewers for their helpful suggestions.

SIXIÈME CHAPITRE : IMPACT DE LA PAP SUR LA MACROFAUNE NON CIBLÉE

1. L'IMPACT DE LA PAP SUR L'ABONDANCE DE LA MACROFAUNE NON CIBLÉE. SÉRIES TEMPORELLES

1.1. ABSTRACT

Benthic macrofauna play an important role in coastal ecosystems, and may also be used as indicators of ecosystem perturbation (Kröncke & Reiss 2010). Fishing pressure is known to cause changes in the biodiversity, biomass and abundance of macrofaunal species as well as in the functional structure of the benthic community (Graham 1955, Kaiser et al. 2000, Tillin et al. 2006).

In the present study of the effect of intertidal fishing on the exploited ecosystem, samples of macrofauna were collected monthly at both the exploited and the reference study sites from July 2010 to September 2012. Sediment containing endobenthic and epibenthic macrofauna was taken from six sampling points of 0.1 m², to a depth of 15 cm. The sediment samples were sieved in the field to remove particles < 1 mm. Species identifications were performed, and individuals of each species were counted and their biomass was determined.

Two complementary quantitative approaches were used : (1) the biodiversity index, based on the functional and morphological traits (Rao's quadratic entropy index (Rao 1982)), and (2) the functional approach based on the combination of species into trophic functional groups (deposit feeders, suspension feeders and carnivores). A periodogram-based metric was used for classification and clustering of time series functional group abundances (Warren Liao 2005, Caiado et al. 2006). Cross-correlations were calculated between the temperature, organic matter and functional group abundances.

No statistically-significant difference in functional groups abundances was observed between the two sites. Nevertheless, for most months, the abundance and biomass of all three functional groups were lower at the impacted site.

Remarkably, identical functional groups of each site did not show similar periodicities; rather, each functional group of a particular site displayed similar periodicities to those of the other functional groups of the same site. We also observed the stronger similarity between the functional groups of the non-impacted

site and sediment organic matter, than between the functional groups of the impacted site and sediment organic matter.

Although species richness was the same for both sites, functional diversity was significantly lower for the impacted site. This reduced functional diversity may be considered as an indicator of the fragile state of this ecosystem. It has already been observed that the fishing pressure changes the functional diversity of macrobenthic communities (Kaiser et al. 2000, Tillin et al. 2006). Sustainable ecosystem management must take functional diversity into account as it is considered more important for ecosystem stability than species richness (McCann 2000, Cadotte et al. 2011)

1.2. INTRODUCTION

La macrofaune benthique joue un rôle important dans la décomposition détritique et les cycles des nutriments, d'une part, et dans le transfert trophique aux niveaux supérieurs d'autre part (Kröncke & Reiss 2010). La macrofaune benthique constitue également un indicateur pertinent d'éventuelles perturbations des écosystèmes côtiers à substrat meuble (Solan et al. 2004, Gamito & Furtado 2009, Bolam et al. 2014). Cette capacité est liée : (1) à la faible mobilité de ces organismes qui sont donc directement affectés par des sources de perturbations potentielles, et (2) à leur durée de vie relativement longue qui leur permet d'intégrer l'action des perturbations sur des échelles de temps significatives. L'impact anthropique sur la macrofaune benthique entraîne des changements de la biodiversité, de la biomasse, de l'abondance des espèces tolérantes ou sensibles, ainsi que le changement de structure fonctionnelle de la communauté benthique (Kaiser et al. 2000).

1.3. MATÉRIELS ET MÉTHODES

1.3.1. Échantillonnage

Des prélèvements ont été effectués tous les mois, sur chacune des deux zones, sur une période allant du mois de juillet 2010 à septembre 2012. La macrofaune a été prélevée sur 6 points d'échantillonnage de 0,1 m², sur une profondeur de 15 cm, espacés de 1.5 m le long du transecte. Le sédiment prélevé a été tamisé avec une maille carrée de 1mm. Ce choix de taille de maille est retenu par une majorité d'auteurs, même s'il ne permet pas d'appréhender les espèces de très petite taille

(qui appartiennent de toute façon à la méiofaune, qui sera considérée plus loin), ou les stades juvéniles de la macrofaune (Warwick & Clarke 1996). Le refus de tamis fut stocké dans une solution de formaldéhyde diluée à 4 % dans l'eau de mer, afin de fixer les organismes. Après le rinçage dans l'eau pour éliminer l'excédent de formaldéhyde, les échantillons ont été triés et identifiés avec les guides d'identification et clés taxinomiques (Fauvel 1923, Fauchald 1977, Hayward & Ryland 1990). La nomenclature des espèces suit celle donnée par l'European Register of Marine Species (ERMS).

Les individus de chaque espèce ont été comptés et leur biomasse a été déterminée selon la méthode du poids sec sans cendres (PSSC). Les individus ont été regroupés par espèce et par point de prélèvement, séchés à l'étuve pendant 48 h à 60°C, puis pesés à la balance de précision (Sartorius R160D) à 10^{-3} g. Une seconde pesée a été réalisée après passage au four à moufle pendant 4 h à 450°C. L'estimation du PSSC est donnée par la différence de masse obtenue entre le poids sec et le poids calciné.

1.3.2. Traitement des échantillons sédimentaires

Les échantillons de sédiment ont été divisés en deux parties. Une partie est réservée à l'analyse granulométrique, et l'autre partie à la détermination de la masse de matière organique, ainsi que de la teneur en eau du sédiment.

Le sédiment destiné à l'analyse granulométrique fut préparé selon le protocole modifié de (Baize 2000). Le sédiment a été séché pendant 48 h à l'étuve, puis homogénéisé avant prélèvement d'un sous-échantillon (environ 2 g). Le sédiment sec a été plongé dans 50 ml d'eau oxygénée (H_2O_2) diluée au 1/10 et placé sur une plaque chauffante. Après élimination de l'eau oxygénée par évaporation, le sédiment fut repris dans 50 mL d'une solution de sel dispersant (hexamétaphosphate de sodium) à 1 g.L^{-1} . Cette mise en suspension sous agitateur pendant 10 minutes, permet de défloculer les particules fines. L'analyse granulométrique a été effectuée avec le granulomètre laser.

Les échantillons destinés à l'analyse du contenu organique ont été préalablement pesés à la balance de précision avant d'être séchés à l'étuve à 60°C pendant 48h, ceci afin de déterminer leur teneur en eau. Puis la masse de matière

organique a été déterminée par la méthode du poids sec sans cendres, suivant le protocole décrit précédemment pour la macrofaune.

1.3.3. Analyse statistique

On peut définir deux types d'approches principales dans les études de la réponse des communautés aux perturbations anthropiques.

1. L'approche taxonomique qui consiste en l'identification des espèces présentes et leur dénombrement. Les descripteurs taxonomiques (indices de diversité, richesse taxonomique, abondance relative) sont ensuite utilisés pour évaluer l'état de la communauté. Cependant, les indices, basés sur l'approche taxonomique qui ont largement été utilisés dans les années 1960 – 1970 (Leps et al. 2006) sont actuellement considérés comme trop simplistes pour pouvoir résumer les divers aspects de la biodiversité réelle (Díaz & Cabido 2001, Leps et al. 2006, Barrio Froján et al. 2011). Ces indices tiennent compte uniquement de la fréquence relative des espèces, tandis que les différences et similitudes entre les espèces ne sont pas prises en compte (Cousins 1991, Petchey et al. 2004).

2. L'approche fonctionnelle est basée sur le rôle du groupe étudié dans l'écosystème. La diversité fonctionnelle est une partie très importante de la biodiversité (Petchey & Gaston 2002, Leps et al. 2006, Mouillot et al. 2007) et permet de mieux comprendre les réponses de l'écosystème aux perturbations (Flynn et al. 2009, Wan Hussin et al. 2012). Les écosystèmes présentant une grande diversité fonctionnelle sont plus productifs (Tilman et al. 1997) et résilients (Nyström & Folke 2001). La diversité fonctionnelle décrit mieux la productivité de l'écosystème et sa vulnérabilité que la richesse taxonomique (Tilman et al. 1997, Díaz & Cabido 2001). Il existe deux possibilités d'application de l'approche fonctionnelle : (i) séparation des espèces en groupes fonctionnels et étude de l'évolution de ces groupes (approche des groupes fonctionnels), et (ii) utilisation des caractères biologiques et écologiques attribués à chaque espèce présente (approche par caractéristiques)(Schleuter et al. 2010).

Pour la présente étude nous avons utilisé deux approches : l'indice de la biodiversité s'appuyant sur les caractéristiques biologiques, et l'approche fonctionnelle basée sur le regroupement des espèces dans les groupes fonctionnels trophiques. Les techniques statistiques des séries temporelles ont été ensuite

appliquées à ces données. Inévitablement, le regroupement des organismes en groupes fonctionnels entraîne une certaine perte d'information (Mason et al. 2003), mais de l'autre côté, essayer de résumer beaucoup d'informations dans un seul chiffre représentant un indice de biodiversité, même le plus performant, entraîne également la perte d'autres informations. Ainsi, une approche regroupant les deux méthodes nous a paru le plus judicieux.

A. Approche de groupes fonctionnels

En écologie marine l'approche des groupes fonctionnels trophiques basés sur le mode d'acquisition de nourriture est largement utilisée (Brown et al. 2000, Gerino et al. 2003, Gamito & Furtado 2009), car les relations trophiques constituent la base du fonctionnement de l'écosystème.

Trois groupes fonctionnels trophiques ont été retenus : les « suspensivores », les « carnivores » et les « dépositivores » (Fauchald & Jumars 1979).

Les « suspensivores » regroupent les organismes se nourrissant de particules en suspension dans l'eau. Ce groupe rassemble principalement les bivalves filtreurs comme *Loripes lacteus*, mais aussi le gastéropode *Crépidula fornicata*. Les « carnivores » forment un groupe hétérogène rassemblant les prédateurs, comme *Nephtys hombergii*, et les nécrophages, ex : *Nassarius reticulatus*.

Les « dépositivores » comprennent les dépositivores non sélectifs (dépositivores de sub-surface) comme *Notomastus latericeus*. *Arenicola marina* qui fait en principe partie de ce groupe fonctionnel n'a pas été retenue pour l'étude des séries temporelles d'abondance et de biomasse. C'est une espèce qui se rétracte très rapidement et ne peut pas être capturée avec la méthode d'échantillonnage utilisée dans la présente étude. Le nombre d'individus d'*Arenicola marina* présents par hasard dans nos échantillons n'est pas représentatif de l'abondance de cette espèce dans la population. Cependant, étant donné le nombre de trous constatés lors de certaines sorties, nous avons effectué une étude spécifique sur la distribution spatiale des arénicoles (voir chapitre 6, section 2).

Les tendances des séries temporelles ont d'abord été analysées visuellement à l'aide de graphiques. Pour pouvoir faire des conclusions plus exactes, nous avons comparé les séries temporelles avec les méthodes de classification. La classification

des objets ou des séries est basée sur des mesures de similarité / dissimilarité. Il existe de nombreuses méthodes de mesure des similarités (Warren Liao 2005). La plupart de ces méthodes ne sont pas adaptées aux séries temporelles car elles ne tiennent pas compte de la présence de l'autocorrélation dans les séries. Les méthodes destinées spécialement à la classification des séries temporelles ont été élaborées. Nous avons choisi une mesure de la dissimilarité des séries temporelles basée sur leurs périodogrammes (qui mesure la dissimilarité entre leurs représentations spectrales) (Caiado et al. 2006). Un logarithme de la périodogramme normalisée a été utilisé pour le calcul de la dissimilarité.

Une classification hiérarchique a été établie avec une distance Euclidienne au carré. Les classifications des séries temporelles ont été effectuées dans le package TSclust de R.

B. Approche par caractéristiques biologiques et calcul de l'indice de diversité fonctionnelle

Les distributions des caractéristiques biologiques de plusieurs sites peuvent être comparées par des méthodes d'analyse en composante principale (Bremner et al. 2003). Cependant, cette approche reste comparative et ne donne pas un aperçu complet de la distribution des caractéristiques dans la communauté (Schleuter et al. 2010). Une autre possibilité est l'utilisation d'indices de la biodiversité adaptés pour la diversité fonctionnelle. Ce sujet est largement controversé (Ricotta 2005, Mouchet et al. 2010, Pavoine 2012), même si beaucoup d'indices de biodiversité fonctionnelle ont été créés (Mason et al. 2003, Petchey 2009, Mouchet et al. 2010). Selon Mason et al. (2005) la diversité fonctionnelle est constituée de trois composantes : la richesse fonctionnelle, l'équitabilité fonctionnelle et la divergence fonctionnelle. Les indices de la diversité fonctionnelle décrivent une ou plusieurs composantes à la fois.

Le choix de caractéristiques pour l'analyse de la diversité fonctionnelle est très important (Paganelli et al. 2012). Certains auteurs considèrent qu'il est nécessaire d'inclure dans l'analyse un grand nombre de caractéristiques (Bremner et al. 2006, Marchini et al. 2008).

Trois caractéristiques biologiques ont été prises en compte comme les plus pertinentes pour l'évaluation de la sensibilité potentielle des organismes à l'impact de

la PAP. Chaque caractéristique a été subdivisée en plusieurs modalités. Les caractéristiques et leurs modalités sont présentées dans le tableau 6.1.

Tableau 6.1. Caractéristiques et modalités choisies pour l'analyse de la diversité fonctionnelle.

Caractéristique	Modalités	Codage
Habitat	Endobenthique	End
	Exobenthique	Exo
Mobilité	Mobile	Mob
	Sédentaire	Sed
Groupes trophiques	Suspensivores	Susp
	Déposivores	Dep
	Carnivores	Carn

Les modalités affectées aux espèces identifiées sur les deux sites sont les suivantes :

Tableau 6.2. Les modalités affectées aux espèces

Espèces	Modalités
<u>Annélides :</u>	
<i>Nephtys hombergii</i> (Savigny, 1818)	End,Mob,Carn
<i>Phyllodoce maculata</i> (Linnaeus, 1767)	End,Mob,Carn
<i>Glycera convoluta</i> (Keferstein, 1862)	End,Mob,Carn
<i>Marphysa bellii</i> (Audouin & M-Edwards, 1833)	End,Mob,Carn
<i>Scoloplos armiger</i> (O.F.Müller, 1776)	End,Mob,Dep
<i>Notomastus latericeus</i> (M. Sars, 1856)	End,Sed,Dep
<i>Nicomache lumbricalis</i> (Fabricius, 1780)	End,Mob,Dep
<u>Mollusques :</u>	
<i>Retusa obtusa</i> (Montagu, 1803)	End,Sed,Carn
<i>Nassarius reticulatus</i> (Linnaeus, 1758)	Exo,Sed,Carn
<i>Angulus tenuis</i> (da Costa, 1778)	End,Sed,Dep
<i>Macoma balthica</i> (Linnaeus, 1758)	End,Sed,Dep
<i>Gibbula umbilicalis</i> (da Costa, 1778)	Exo,Sed,Dep
<i>Littorina littorea</i> (Linnaeus, 1758)	Exo,Sed,Dep

<i>Loripes lucinalis</i> (Lamarck, 1818)	End,Sed,Susp
<i>Mytilus edulis</i> (Linnaeus, 1758)	Exo,Sed,Susp
<i>Crépidula fornicata</i> (Linnaeus, 1758)	Exo,Sed,Susp

Souvent dans l'analyse de la macrofaune benthique un plus grand nombre de caractéristiques est utilisé (Bremner et al. 2003, Paganelli et al. 2012). Nous avons préféré choisir 3 traits avec 7 modalités à cause du nombre relativement petit d'espèces présentes sur les deux sites d'étude.

Comme indice de la biodiversité fonctionnelle nous avons choisi d'utiliser l'entropie quadratique de Rao (Q) (Rao 1982), un indice composite qui pondère les distances entre les espèces par leurs abondances relatives (Champely & Chessel 2002, Botta-Dukat 2005, Mouchet et al. 2010).

$$Q = \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S p_i p_j d_{ij}$$

p_i – fréquence d'une espèce i , p_j – fréquence d'une espèce j , d_{ij} – matrice de la dissimilarité entre les espèces i et j

On peut considérer cet indice comme une généralisation de l'indice de Simpson, dans le cas où l'on considère que toutes les espèces ne sont pas équivalentes. L'indice de Rao a déjà été utilisé pour l'évaluation de l'impact anthropogénique sur les communautés macrobenthiques (Paganelli et al. 2012). L'indice de l'entropie quadratique de Rao a été calculé avec le Ade4 package dans R (Dray & Dufour 2007).

1.4. Résultats

1.4.1. Séries temporelles

Les séries temporelles de l'abondance et des groupes fonctionnels trophiques sont présentées dans les Figs 6.1 et 6.2. L'analyse des séries temporelles de la biomasse ne sera pas présentée dans la présente étude, car cet analyse est identique à ce qui est présenté ci-dessous.

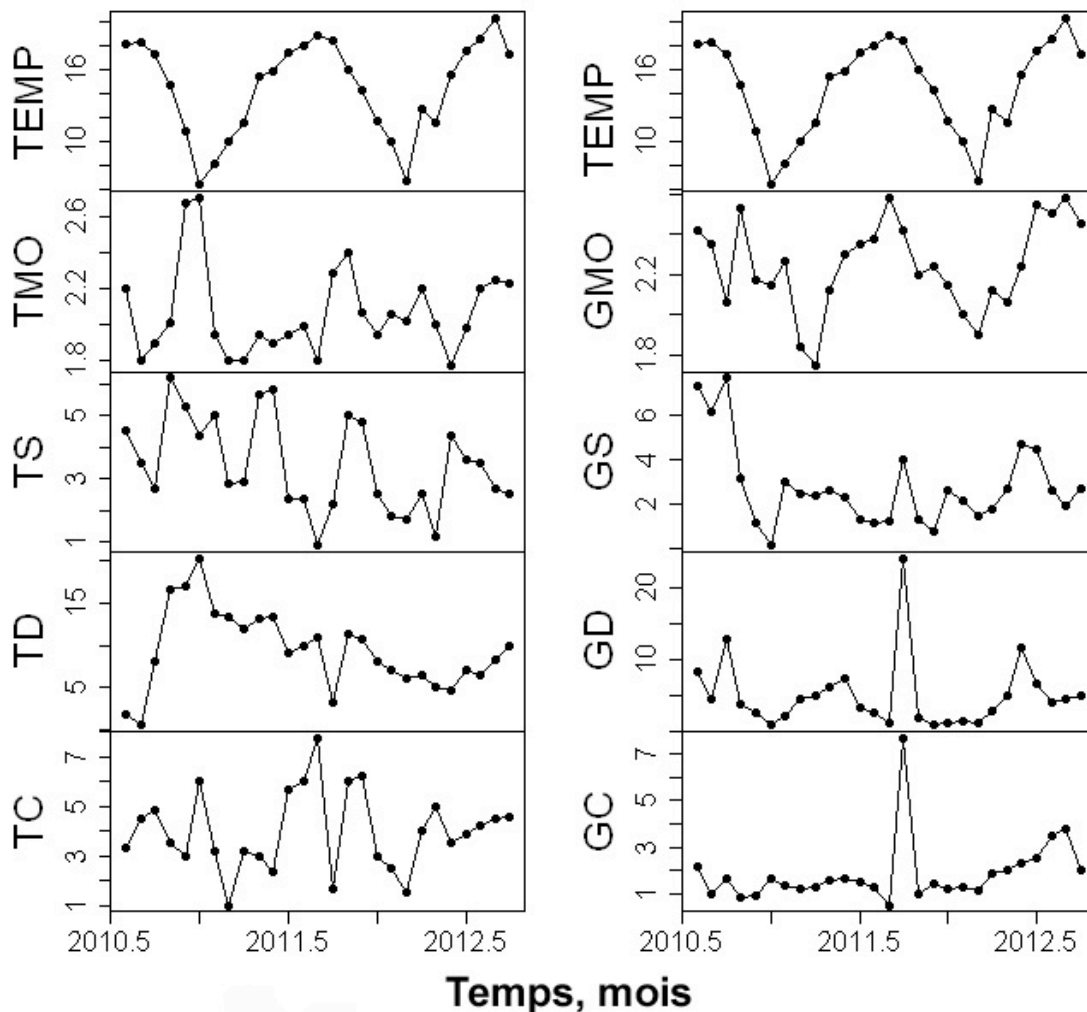


Figure 6.1. Températures mensuelles moyennes de l'eau, matière organique du sédiment, et nombre moyen d'individus par m^2 pour chaque groupe fonctionnel trophique. TEMP – températures mensuelles moyennes de l'eau; TMO – matière organique total, %, Témoin ; TS – Suspensivores, Témoin ; TD – Déposivores, Témoin ; TC – Carnivores, Témoin ; GMO – matière organique total, % ,Gois ; GS – Suspensivores, Gois ; GD – Déposivores, Gois ; GC – Carnivores, Gois.

Sur ce type de graphiques il n'est pas toujours facile de bien visualiser les tendances dans les séries temporelles, ainsi que de faire leur comparaison visuelle. Pour permettre une meilleure visualisation des séries temporelles, nous avons discrétisé les données en les attribuant à quatre catégories, en fonction de leur niveau (Fig.6.2). Il n'est évidemment pas question ici de comparer les valeurs numériques des séries temporelles. Ce graphique permet de voir la corrélation qui existe entre la périodicité des différentes séries.

A droite de chaque série temporelle une boîte à moustache permettant de visualiser la dispersion dans chaque série est présentée. Les graphiques ont été construits avec Mvtsplot package (Peng 2008).

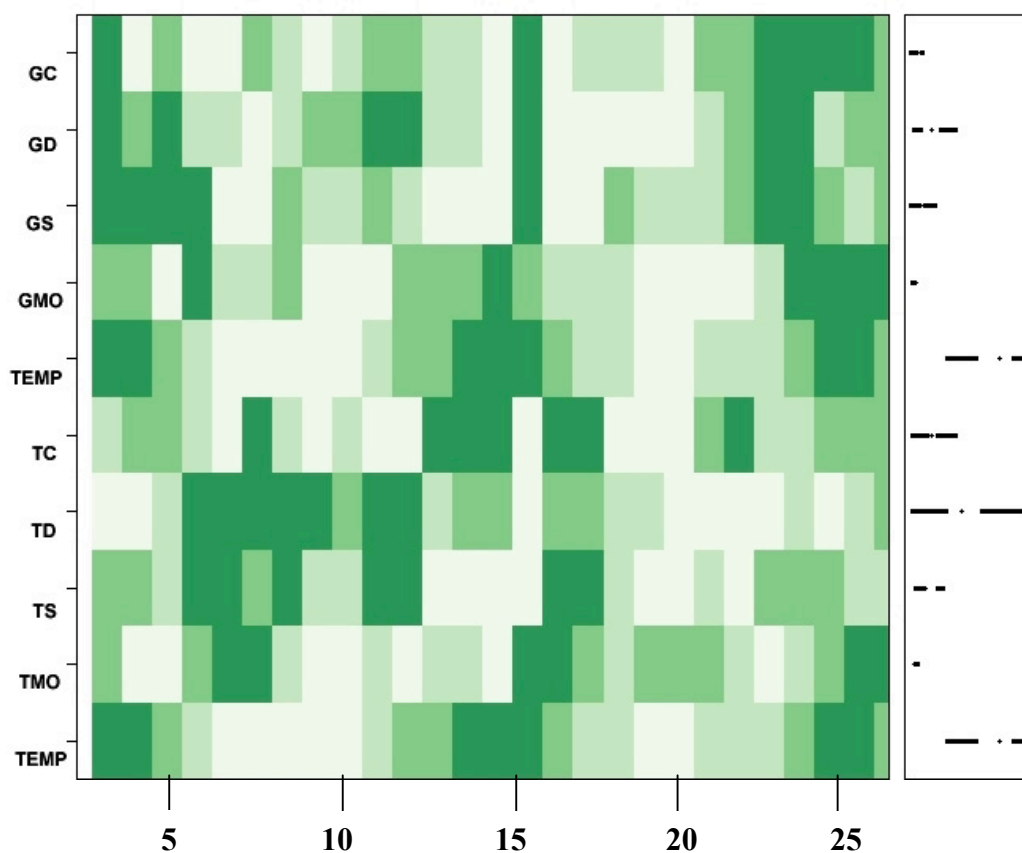


Figure 6.2. Abondance des groupes fonctionnels trophiques. Les données discrétisées : TEMP – température moyenne d’eau ; TMO – matière organique total, %,Témoin ; TS – Suspensivores, Témoin ; TD – Dépositivores, Témoin ; TC – Carnivores, Témoin ; GMO – matière organique total, %,Gois ; GS – Suspensivores, Gois ; GD – Dépositivores, Gois ; GC – Carnivores, Gois. Les catégories avec les valeurs les plus faibles sont représentées en blanc, les catégories avec les valeurs les plus fortes en vert foncé. Pour une meilleure visualisation les données de température sont répétées deux fois. Les mois sont présentés sur l’axe des abscisses (juillet 2010 – septembre 2012).

On peut voir sur la Fig. 6.2 que la quantité de MO augmente sur le site témoin dans les périodes qui suivent les périodes de températures élevées. Les trois pics observés dans la série temporelle de MO correspondent aux 3 pics de températures élevées avec un décalage à droite de 0.5 – 1.5 mois. Le nombre de suspensivores sur la zone témoin présente 2 pics correspondant aux périodes de l’année quand la

quantité de MO était élevée (novembre 2010 et septembre 2011), avec un pic supplémentaire observé au mois d'avril 2011. Le nombre des dépositores présente également 3 pics aux mêmes périodes que l'augmentation du nombre de suspensivores. Le nombre de carnivores du site témoin présente également 3 pics, mais on ne peut pas distinguer visuellement la corrélation avec d'autres séries temporelles.

La série temporelle de MO du site de Gois semble également être corrélée avec la série des températures. Les périodes d'augmentation de MO correspondent aux périodes de températures élevées. Les 3 groupes fonctionnels de Gois présentent un pic très prononcé au mois de septembre 2011, ainsi que les deux pics moins importants en été 2010 et été 2012.

La classification des séries temporelles de l'abondance est présentée sur la Fig.6.3.

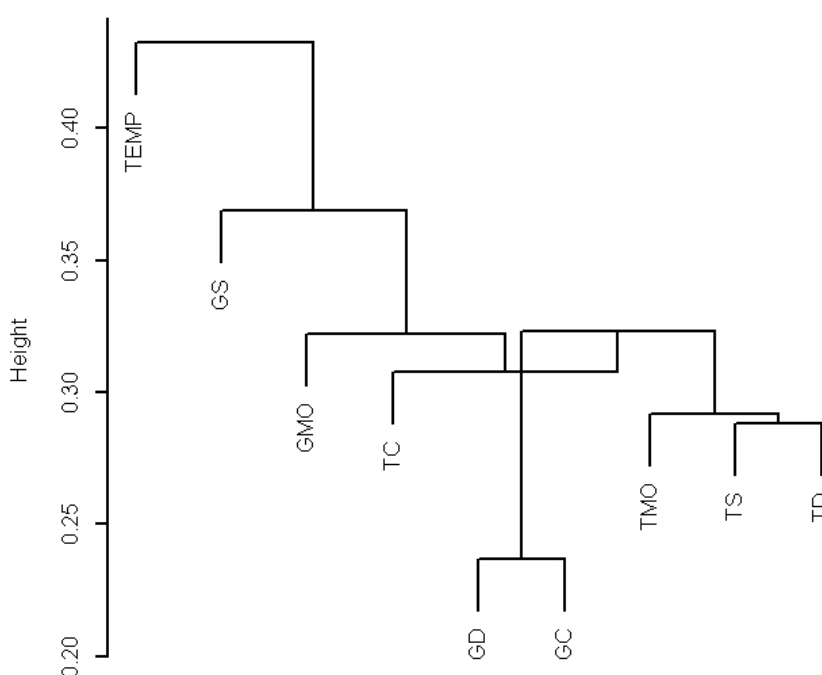


Figure 6.3. Dendrogramme hiérarchique des séries temporelles des abondances des groupes fonctionnels. TEMP – température moyenne d'eau ; TMO – matière organique total, %, Témoin ; TS – Suspensivores, Témoin ; TD – Dépositores, Témoin ; TC – Carnivores, Témoin ; GMO – matière organique total, %, Gois ; GS – Suspensivores, Gois ; GD – Dépositores, Gois ; GC – Carnivores, Gois

On peut observer sur la Fig. 6.3 que les groupes fonctionnels les plus proches sont les carnivores et les détritivores de Gois. Un autre cluster observé regroupe les séries temporelles de MO, suspensivores et détritivores de Gois. Les carnivores du site témoin et les suspensivores de Gois sont classés séparément. Cette classification confirme l'analyse visuelle faite ci-dessus. On peut également constater que la similarité entre la série temporelle de MO du site témoin et les groupes fonctionnels de suspensivores et détritivores de la zone témoin est plus grande que la similarité entre la série temporelle de MO du site de Gois et les groupes fonctionnels de suspensivores et détritivores du Gois. Le seul groupe fonctionnel montrant une similarité avec la série temporelle des températures est celui des suspensivores du Gois. On ne voit pas de similarité entre la série temporelle des températures, les séries de MO et les groupes fonctionnels. Cette contradiction apparente avec les observations précédentes s'explique par le fait que la corrélation entre ces séries temporelles est décalée; on peut mieux observer ceci avec les corrélogrammes croisés (Fig. 6.4).

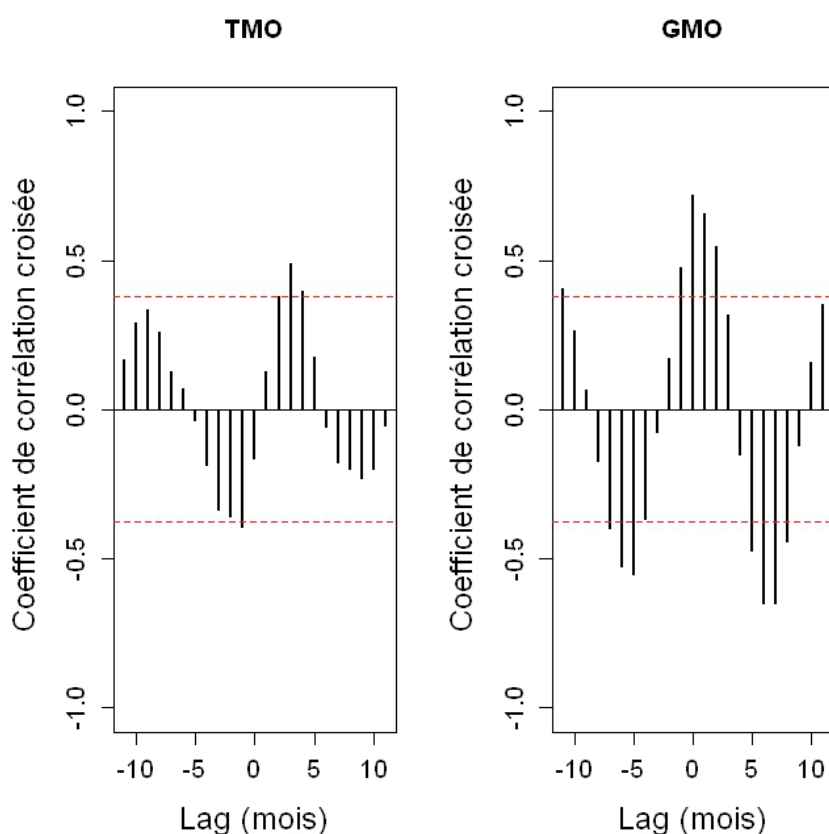


Figure 6.4. Corrélation croisée entre séries temporelles des températures moyennes de l'eau et les séries temporelles de matière organique. TMO – matière organique, Témoin. TGO – matière organique, Gois

On constate que la corrélation positive statistiquement significative entre la température et la MO du site témoin est décalée de trois mois (coefficient de corrélation = 0.491), tandis qu'il existe une forte corrélation positive statistiquement significative entre les série temporelles des températures et la MO du site de Gois pour les lag =0 (coefficient de corrélation = 0.721,1 (coefficient de corrélation = 0.657) et 2 (coefficient de corrélation = 0.547) mois. La corrélation négative statistiquement significative pour les lag = 5 (coefficient de corrélation = -0.471), 6 (coefficient de corrélation = -0.648), 7 (coefficient de corrélation = -0.649) et 8 (coefficient de corrélation = 0.443) est également à noter.

La quantité de matière organique observée sur le site du Gois est supérieure à la quantité de matière organique du site témoin, mais cette différence n'est pas statistiquement significative ($U = 32.5$, $p > 0.5$). La différence du nombre moyen d'individus par groupe fonctionnel entre les deux sites n'est pas statistiquement significative.

1.4.2. Indice d'entropie quadratique de Rao

L'indice d'entropie quadratique de Rao (diversité fonctionnelle) est plus faible pour le site du Gois pendant toute la période d'étude (Fig. 6.5). Cette différence est statistiquement significative ($U=76.5$, $p = 0.0001$).

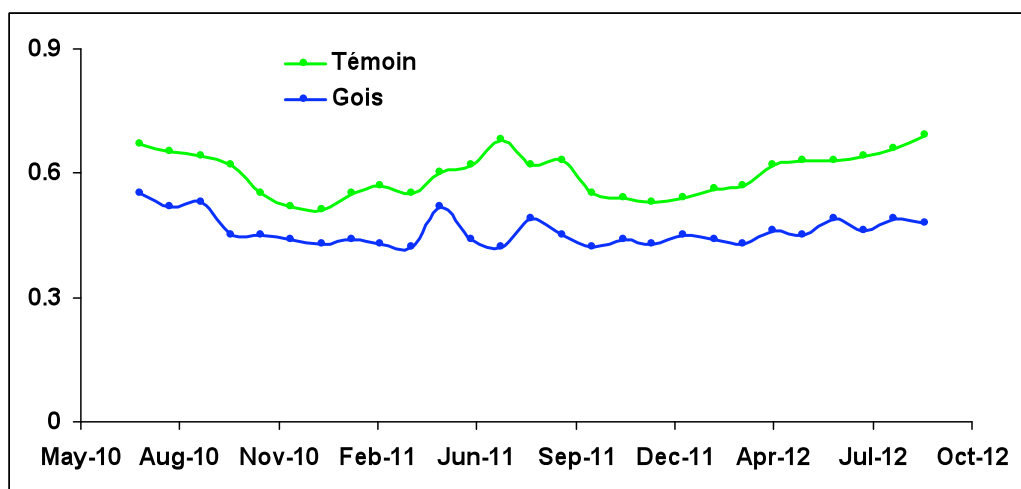


Figure 6.5. Indice d'entropie quadratique de Rao pour les deux sites.

1.5. Conclusion

On n'observe pas de différence statistiquement significative entre les deux sites pour les données de la biomasse, bien que pour la plupart des mois les valeurs de la biomasse de groupes fonctionnels sont plus faibles au Gois qu'à la zone témoin. Si on attribue les différences observées entre les deux sites à l'impact de la pêche à pied, on peut conclure que la pêche à pied n'a pas un très fort impact sur la biomasse de la macrofaune non ciblée, mais elle affecte plutôt des mécanismes plus subtils, tels que la périodicité des séries temporelles des groupes fonctionnels trophiques ainsi que leur corrélation avec la matière organique. Les mêmes groupes fonctionnels des deux sites ne montrent pas de similitude de la périodicité, la dynamique de chaque groupe fonctionnel étant plutôt semblable aux autres groupes fonctionnels du même site.

On peut également constater une plus forte similarité entre les séries temporelles des groupes fonctionnels du site témoin avec la série temporelle de MO, qu'entre les groupes fonctionnels du Gois avec la série temporelle de MO. La teneur en matière organique est plus importante sur le site du Gois; cependant cette augmentation n'a visiblement pas d'impact sur l'abondance des groupes fonctionnels. Ce résultat contraste avec la suggestion de Snelgrove et Butman (1994) et Sardá et al. (1995), que l'abondance des détritivores augmente en général avec l'accroissement du taux de matière organique.

Bien que les espèces macrofaunistiques observées sur les deux sites sont les mêmes, la diversité fonctionnelle n'est pas pareille. Les plus faibles valeurs de l'indice d'entropie quadratique montrent que la diversité fonctionnelle est plus faible sur le site du Gois. La différence de diversité fonctionnelle des deux sites peut être un indicateur de fragilité de l'écosystème du Gois, étant donné que la diminution de la diversité fonctionnelle dans certaines communautés terrestres anthropisées était plus prononcée que la diminution de la diversité taxinomique (Flynn et al. 2009). Les mêmes observations ont été rapportées pour le milieu marin. La pêche chronique provoque un changement d'une communauté benthique dominée par les espèces sessiles épibenthiques vers une communauté dominée par les espèces endobenthiques de petite taille (Kaiser et al. 2000). Par ailleurs, des changements de la diversité fonctionnelle le long d'un gradient d'intensité de

chalutage ont été constatés (Tillin et al. 2006). De même, Bolam et al (2002) suggère que la diversité fonctionnelle de la macrofaune benthique des vasières est plus importante que la diversité taxinomique. Si la pression anthropogénique n'affecte pas de la même manière les différents groupes fonctionnels, l'impact sur l'écosystème peut être plus grand que dans le cas d'une diminution d'abondance égale pour chaque espèce (Solan et al. 2004, Gross & Cardinale 2005).

La gestion durable des écosystèmes doit prendre en compte la diversité fonctionnelle des écosystèmes qui est plus importante que la richesse en espèces (Cadotte et al. 2011), car la stabilité de l'écosystème dépend de sa diversité fonctionnelle (McCann 2000).

2. THE SPATIAL DISTRIBUTION OF *ARENICOLA MARINA*

Article submitted in Elsevier review

2.1. Abstract

Despite its ubiquity and its role as an ecosystem engineer on temperate intertidal mudflats, little is known of the spatial ecology of the lugworm *Arenicola marina*. We estimated lugworm densities and analyzed the spatial distribution of *A. marina* on a French Atlantic mudflat subjected to long-term clam digging activities, and compared these to a nearby pristine reference mudflat, using a combination of geostatistical techniques: point-pattern analysis, autocorrelation, and wavelet analysis. Lugworm densities were an order of magnitude greater at the reference site. Although *A. marina* showed an aggregative spatial distribution at both sites, the characteristics and intensity of aggregation differed markedly between sites. The reference site showed an inhibition process at distances < 7.5 cm, whereas the impacted site showed a random distribution at this scale. At distances from 15 cm to several tens of meters, the spatial distribution of *A. marina* was clearly aggregated at both sites; however, the autocorrelation strength was much weaker at the impacted site. In addition, the non-impacted site presented multi-scale spatial distribution, which was not evident at the impacted site. The differences observed between the spatial distributions of the fishing-impacted vs the non-impacted site echo similar

findings for other components of these two mudflat ecosystems, suggesting common population-level responses to prolonged mechanical perturbation.

2.2. Introduction

Temperate zone intertidal mudflats are characterized by high productivity and very dense populations of invertebrates (Whittaker 1970, Pinckney & Zingmark 1993, McLusky & Elliott 2004, Kromkamp & Forster 2006). They provide feeding and resting areas for large numbers of migratory shorebirds (Butler et al. 1987, Piersma & Jukema 1990, Zwarts et al. 1990, Mawhinney et al. 1993), which feed on the meiofaunal and macrofaunal invertebrates (Piersma et al. 1998, Sutherland et al. 2000, Hamilton et al. 2006). Mudflats also provide nursery and feeding areas for commercially- important fish species (Gibson & Robb 1992, Marshall & Elliott 1997).

The deposit-feeding lugworm *Arenicola marina* is a dominant species of temperate-zone intertidal mudflats (Flach & Beukema 1994), accounting for 10 – 20 % of the total benthic biomass. Typical mean densities of 20 – 40 individuals m⁻² are found in the Wadden Sea, with relatively constant population densities (Beukema 1976, Volkenborn et al. 2007). It is an ecosystem engineer of intertidal mudflats, transforming the habitat through bioturbation (Flach 1992), maintaining sediment permeability, stimulating nitrification (Hüttel 1990), modifying carbon and sulfur dynamics (Kristensen 2001, Nielsen et al. 2003) and inhibiting the succession to progressively finer sediment (Volkenborn et al. 2007). Bioturbation and feeding activities of *A. marina* impact meiofaunal and macrofaunal abundance and diversity (Flach 1992, 1993, Volkenborn & Reise 2006, Kuhnert et al. 2010), as well as microbial dynamics (Goñi-Urriza et al. 1999). *A. marina* is also used in pollution biomonitoring because of its bioaccumulation capacity (Casado-Martínez et al. 2007, Ramos-Gómez et al. 2011, Rodríguez-Romero et al. 2013).

Despite the importance of this macrofaunal species in mudflat ecology, little is known concerning its spatial distribution within these habitats. Not only is spatial distribution one of the fundamental features of community organization, it is also essential to any sampling scheme in ecology (Underwood & Chapman 1996, Fortin & Dale 2005, Legendre & Legendre 2012).

In early studies, a non-uniform spatial distribution of *A. marina* was reported, based on qualitative visual determination (Chapman & Newell 1949). Later studies

reported an over-dispersed distribution pattern within 30 m x 30 m squares (Flach & Beukema 1994), using the crude variance-mean method (Hurlbert 1990, Dale et al. 2002). More refined work using nearest-neighbor analysis concluded that *A. marina* was randomly distributed at a scale of 0.5 m² (Retraubun et al. 1996). It is thus evident that both the methodology and the knowledge of *A. marina* spatial distribution require clarification. To our knowledge, no study to date has investigated the fine - scale spatial structure of *A. marina* using modern geostatistical methods. Furthermore, no study has examined the impact of long-term mechanical perturbation, such as clam digging, on the spatial distribution of this species.

The most important changes in sediment characteristics induced by bioturbation occur in the vicinity of the worm burrows (Kristensen 2001, Nielsen et al. 2003), such that fine-scale modifications of spatial distribution could have a significant impact on the fine-scale sediment characteristics, which could in turn impact the entire mudflat. Such changes could also modify meiofaunal and microbial abundance. Although there has been one attempt to evaluate the effect of human trampling on the abundance of *A. marina* (Rossi et al. 2007), we are not aware of any study investigating the effect of anthropogenic mechanical perturbation on the fine-scale spatial structure of *A. marina*.

In the present study, we use modern geostatistical methods for analyzing the fine-scale spatial structure of an unperturbed *A. marina* population, and compare this with a site impacted by long-term clam digging.

2.3. Materials and methods

2.3.1. Study locations and sampling dates

The two study sites were located in Bourgneuf Bay on the French Atlantic coast . The impacted study site, situated at 46.932°, - 2.126°, has been heavily exploited year-round by recreational clam diggers since the 1990's (Hitier et al. 2010) and probably since the construction of a submersible paved road in 1939 and the end of WWII. The non-impacted site, located nearby at 46.973°, - 2.186 °, was accessible only by boat, and thus out of the reach of recreational clam diggers; it is classified as a non-exploited site (Hitier et al. 2010).

The intertidal sediment characteristics, depths, and salinities of the two sampling sites were quite similar, with a semidiurnal macrotidal cycle, high turbidity, seasonally variable water temperatures between 4.4 °C and 20.4 °C, and seasonally variable salinity from 30 to 31. Sediment profiles were obtained from 6 sediment cores to a depth of 5 cm, using laser granulometry and Gradistat software (Bott & Pye 2001). Both sites were characterized by medium sand sediment (using the size scale of Bott and Pye (2001)), with very little difference in profile.

Sampling was conducted at low tide on 8 May and 25 June 2012 for the non-impacted site and 22 June 2012 for the impacted site. As the spatial distribution characteristics proved to be nearly identical for the two sampling dates at the non-impacted site, we present results only for 25 June 2012 for this site.

In order to investigate the effect of long-term intertidal clam fishing on associated meiofauna, it was of course necessary to investigate soft-bottom intertidal sites which were comparable in most respects except for anthropogenic impact. Ideally, in a study of the eventual ecological impact of intertidal fishing, several impacted sites should be compared with several non-impacted sites, to control for site - specific effects. However, in ecosystem effect studies, it is sometimes impossible to find multiple non-impacted sites (Brown & Herbert Wilson Jr 1997). In such cases, when replication is not feasible but the effect size is likely to be large, clear demonstration of this effect may be considered an indication of real effect (Oksanen 2001, Cleary 2003). Despite the ubiquitous intertidal fishing on the French Atlantic coast, in the present study we were able to locate a site which was not fished intertidally because it was not accessible on foot, and it was too small to be profitably fished by professional clam diggers. We thus compared a fishing-impacted site with a non-impacted site.

2.3.2. Sampling strategy

A. marina lives in J-shaped burrows which extend from 20 to 40 cm into the sediment. Sediment is ingested by the worm and defecated as characteristic fecal mounds at the sediment surface above the tail shaft of the burrow (Riisgård & Banta 1998).

Overlapping low oblique photographs of the surface sediment (approx. 3.5 m²) were taken along each transect parallel to the tidal flow. Individual positions were identified by fecal casts (Fig. 6.6).

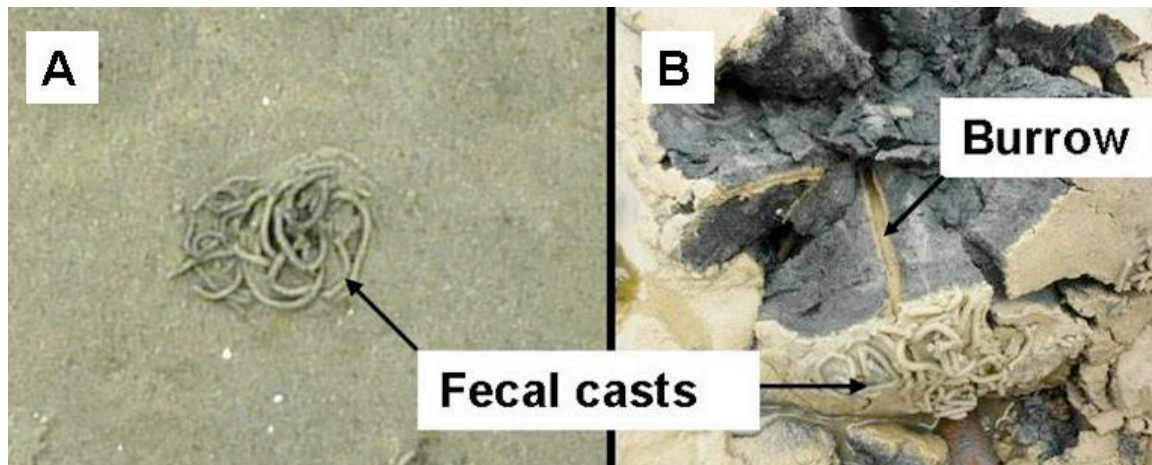


Figure 6.6. Fecal casts and burrow of *A. marina*

This method for the estimation of lugworm densities was confirmed to be reliable in previous studies (Flach & Beukema 1994, Volkenborn et al. 2007). Since the scale of oblique photographs is inconsistent across the entire photograph, scale rectification was performed using reference bars of known size placed directly on the sediment surface in each photograph. Cartesian coordinates of the position of each individual on the photographs were identified and transformed to real field coordinates using scale rectification (Chandler et al. 2005). A band corresponding to 25 field cm was removed from the edge of each image, to compensate for lens distortion. The total area analyzed at each site was nearly 87 m².

2.3.3. Statistical analysis

Second - order point pattern analysis

Analysis of spatial distribution is a process akin to successive approximation: different techniques may be used, and the technique or combination of techniques which allows the most complete description is then retained. The first approach used in the present study was based on point pattern analysis. A spatial point pattern is a set of points which can be identified by their coordinates within a chosen region of space. We used a second order point pattern analysis based on Ripley's *K* function (Ripley 1976). Ripley's *K* analysis allows the characterization of interactions between

points by relating the average density of points within circles of increasing radius r to the average point density of the total area (Fortin & Dale 2005):

$$K(r) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n N p_i(r) / \lambda$$

Where p_i – the i -th point, λ – the average density of points

Ripley's K values plotted against r reveal the inter-point distances where the clustering is statistically significant by comparing the actual K values with the K values of a random point pattern of the same dimension simulated using a Monte Carlo method. A clustered spatial distribution is indicated when Ripley's K values are situated above the simulated envelope of random point data; Ripley's K values within the simulated envelope are consistent with a random spatial distribution, and Ripley's K values situated below the simulated envelope are consistent with a regular distribution, itself indicative of inhibition (Illian et al. 2008). Since Ripley's K values may be biased at the edges of studied areas, an edge correction of Ripley's K is conventionally used (Illian et al. 2008).

In order to stabilize the variance and facilitate interpretation, we used the following transformation of the K function: L function (Besag 1977):

$$L(r) = \sqrt{K(r)/\pi}$$

We also computed the pair correlation function (PCF) which is a modification of the Ripley's K function (Stoyan et al. 1995):

$$PCF = \frac{1}{2\pi r} \frac{dK(r)}{dr}$$

Where $dK(r)/dr$ is the derivative of $K(r)$.

The Ripley's K function and its derivative, the Besag's L function, measure the spatial association within areas delimited by circles, whereas the PCF measures the association within rings. Whereas Ripley's K analysis may give less reliable results for large r , as they are considerably influenced by the associations at the smaller r , PCF is free of this influence (Perry et al. 2006). PCF =1 indicates a random spatial

point pattern, $PCF > 1$ indicates spatial aggregation, and $PCF < 1$ is consistent with a regular distribution (Baddeley & Turner 2005).

Ripley's K, Besag's L and PCF functions are only valid for stationary spatial processes, i.e. where the intensity of the spatial process (i.e. density of individuals, in the present case) is constant throughout the studied region. It is therefore necessary, prior to analysis, to verify if the stationarity assumption is respected (Illian et al. 2008). The verification of stationarity assumption may be done using Gaussian kernel smoothing (Baddeley & Turner 2005).

Spatial analysis on quadrat count data

When a rectangular sampling area is used for point pattern analyses (as in the linearly-arranged images of the present study) the r should not exceed $\frac{1}{4}$ of the smallest side of the rectangle (Baddeley & Turner 2005). In our case, this limitation means that the Ripley's K, Besag's L and PCF functions could only be used for distances < 50 cm. In order to characterize spatial distribution at larger scales, we converted the point process data to quadrat-count data. The studied area was divided into contiguous 35×35 cm quadrats, and the number of points within each quadrat was defined. The Moran's I spatial autocorrelation and wavelet analyses were used for the quadrat-count data.

Although the quadrat-count data transformation results in partial loss of information (Perry et al. 2002) and the inability to evaluate interactions at r - values less than the side length of the quadrats, the combination of second - order point pattern analysis, Moran's I spatial autocorrelation and wavelets techniques allows the fullest possible description of spatial distribution over scales from a few cm to tens of meters. The second - order point pattern analysis (L and PCF functions) elucidates the type and characteristics of spatial distribution over distances ≤ 50 cm. At greater distances, the type of spatial distribution and the strength of autocorrelation were defined using the Moran's I technique. Finer detail of spatial characteristics, such as information about hierarchical structure, may be obtained through wavelet analysis, allowing multiresolution and identification of the dominant scale of pattern (Percival 1995, Fortin et al. 2012). Wavelet analysis may thus be a useful complementary method to traditional spatial statistics methods (Bradshaw & Spies 1992).

Moran's I spatial autocorrelation analysis

Before constructing the spatial autocorrelograms, the quadrat count data were grouped into 20 distance classes of equal size, and Moran's I autocorrelation coefficient was computed for each distance class (Dale et al. 2002). Spatial autocorrelograms were constructed by plotting the distance classes vs. the corresponding Moran's I values (Fortin et al. 2002, Fortin & Dale 2005). The statistical significance of the value of Moran's I obtained for each distance class was assessed by the Monte Carlo permutation test (Besag & Diggle 1977, Diggle 2003, Legendre & Legendre 2012). The spatial range (patch size) was set at the distance that corresponded to the 0 value of Moran's I (Sandulli & Pinckney 1999, Fortin & Dale 2005).

Wavelet analysis

Wavelet analysis was also applied to the quadrat-count data (for background in this technique, see Bradshaw and Spies (1992); Dale and Mah (1998); Torrence and Compo (1998); Broughton and Bryan (2008); Cazelles et al (2008)). Briefly, wavelet analysis defines spatial structure as a function of scale and position (Daubechies 1988). The wavelet is a mathematical function with limited duration and an average value of zero. The wavelet transformation may be described as a series of convolutions (an integral expressing the amount of overlap) of a wavelet function and a data function as the wavelet function is shifted over the data function at various scales (Bradshaw & Spies 1992, Flandrin et al. 2010). If the wavelet function matches the data well (similar shape and dimension), the absolute value of the coefficients of wavelet transformation is high, and it is low when the wavelet and data functions do not match well.

As a wavelet transformation is a function of both scale and location, the results may be difficult to interpret, especially for complex spatial structure with nested patterns. A refinement termed the wavelet variance function facilitates the interpretation of multi-scale spatial pattern (Bradshaw & Spies 1992, Percival 1995). A scalogram plots wavelet variance vs scale (Torrence & Compo 1998). The peak in wavelet variance corresponds to the scale of the dominant pattern in the data, and the height of this peak indicates how much each scale contributes to the overall pattern (Bradshaw & Spies 1992, Dale & Mah 1998).

Different wavelet functions may be chosen for the analysis. This choice depends on the type of analyzed data and the hypothesized pattern, but remains arbitrary. The best fit pattern for the *A. marina* densities was found to be the French hat wavelet, which is equivalent to three-term local quadrat variance (3TLQV) (Dale & Mah 1998, Dale 2000).

Point pattern analyses were conducted with the R spatstat package (Baddeley & Turner 2005), and autocorrelation analysis with the R ncf package (Bjørnstad 2006). Wavelet analysis was performed using Passage software (Rosenberg & Anderson 2011).

2.4. Results

2.4.1. Testing for spatial homogeneity of studied areas

No trend in spatial data was apparent at either site (Fig. 6.7 A and B). We may thus consider that the studied spatial process is stationary, and that both L and PCF functions may be used for data analysis.

The mean density of *A. marina* was 22.82 individuals m⁻² at the non-impacted site and 2.60 individuals m⁻² at the impacted site.

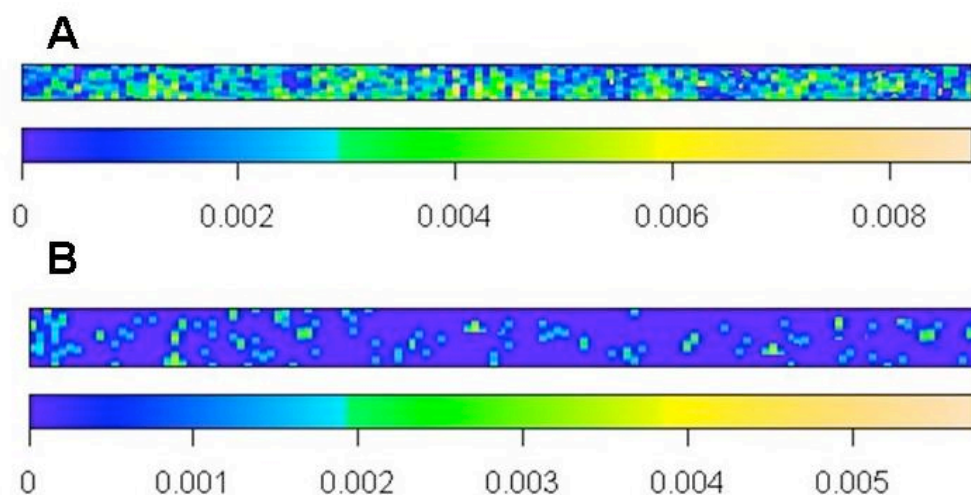


Figure 6.7. Test for presence of visible spatial trend with Kernel density estimation of *A.marina*. **A.** Non-impacted site. Bandwidth = 10. **B.** Impacted site. Bandwidth = 5.

2.4.2. Spatial point pattern analysis

Non-impacted site

For the non-impacted site, the values of the L-function for the distances from approximately 2.5 to 7.5 cm are situated below the 95 % confidence envelope, indicating an inhibition at these distances. For distances from 7.5 to 9.5 cm, the values of the L-function situated within the 95% simulation envelope indicate a random distribution, and for distances greater than 9.5 cm the spatial pattern becomes clustered, with L-function values situated above the upper 95 % confidence envelope (Fig. 6.8).

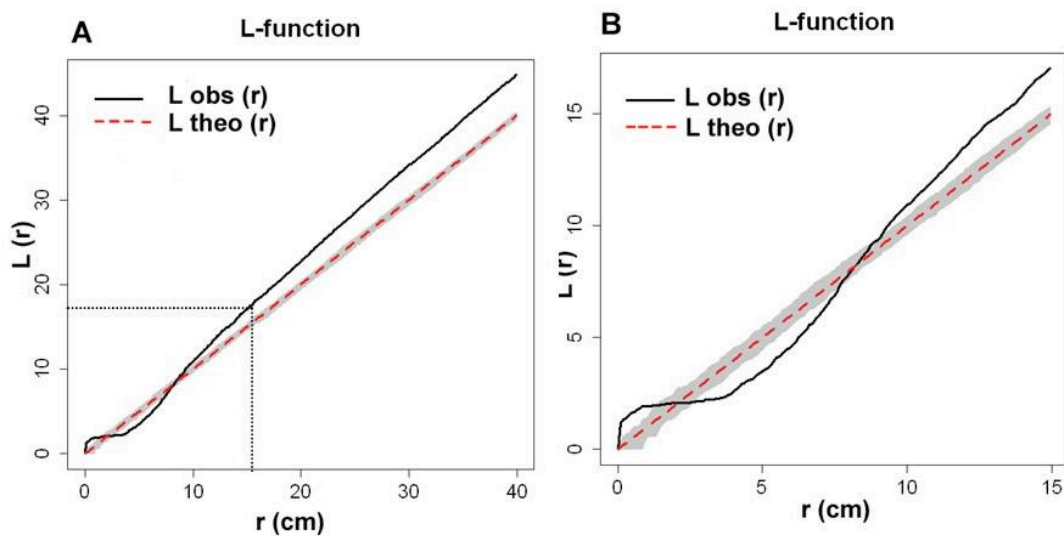


Figure 6.8. Non-impacted site. **A.** Besag's L-function for the *A. marina* spatial distribution. **B.** Detail of Besag's L-function for the *A. marina* spatial distribution, 0-15 cm. The solid line corresponds to the estimated function. The dashed line represents the corresponding random spatial point process. Grey areas define the 95 % confidence envelope under the null hypothesis of spatial randomness, computed by Monte Carlo simulation using 199 replicates.

Significant deviations from a random pattern were also detected on the pair correlated function plot (Fig.6.9). The presence of an inhibition process is clearly visible for the values of PCF < 1 for distances less than 5.5 cm. The spatial process appears clustered at larger scales.

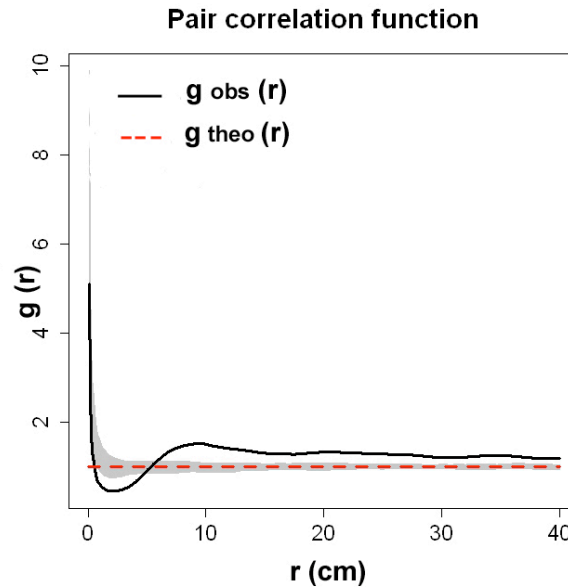


Figure 6.9. Non-impacted site. Pair correlation function for the *A. marina* spatial distribution. The solid line corresponds to the estimated function; the dashed line represents the corresponding random spatial point process; grey areas define the 95 % confidence envelope under the null hypothesis of spatial randomness, computed by Monte Carlo simulation using 199 replicates.

Impacted site

At the impacted site, the spatial distribution for distances < 15 cm appears random (L-function values within the 95 % confidence envelope). For distances greater than 15 cm, the spatial pattern appears to be clustered (L-functions values above the 95 % confidence envelope) (Fig.6.10 A). Nevertheless, the L-function values are situated very close to the values of the simulation envelope, and thus should be interpreted with caution (Loosmore & Ford 2006, Blanco et al. 2008).

The plot of pair correlation function shows spatial aggregation at distances greater than 8 cm (Fig. 6.10 B).

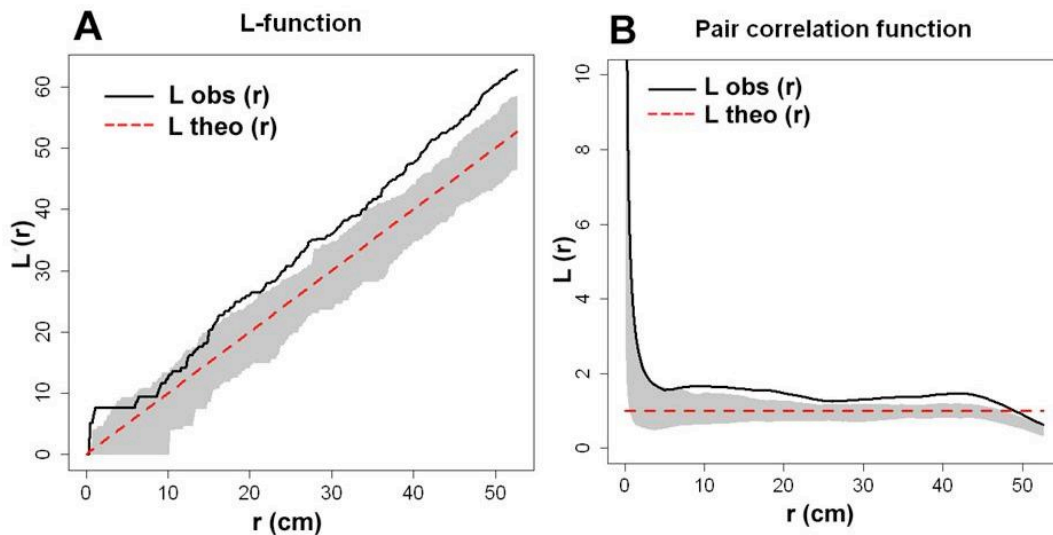


Figure 6.10. A. Impacted site. Besag's L-function for the *A. marina* spatial distribution. **B.** Impacted site. Pair correlation function for the *A. marina* spatial distribution. The solid line corresponds to the estimated function. The dashed line represents the corresponding random spatial point process. Grey area defines the 95 % confidence envelope under the null hypothesis of spatial randomness, computed by Monte Carlo simulation using 199 replicates.

2.4.3. Autocorrelation analyses for quadrat-count transformed data

Non-impacted site

The spatial autocorrelogram for *A. marina* for the non-impacted site demonstrates strong autocorrelation with maximum and minimum Moran's *I* values of 0.39 and - 0.38 (Fig. 6.11. A). The Moran's *I* values were statistically significant for all distance classes except the 5th and the largest distance classes. The spatial autocorrelation was positive for distances less than 14 m, and negative for distances between 14 and 46 m. The patch size was approximately 14 m. The presence of the second peak on the correlogram, at a distance of approximately 50 m, indicates that there was more than one patch detected within the sampled area (Fortin and Dale, 2005).

Impacted site

The spatial autocorrelogram for *A. marina* for the impacted site demonstrates autocorrelation with maximum and minimum Moran's *I* values of 0.2 and - 0.23 (Fig. 6.11.B). The spatial autocorrelation was positive for distances less than 9 m, and

negative for the distances between 9 and 29.5 m. The patch size was approximately 9 m.

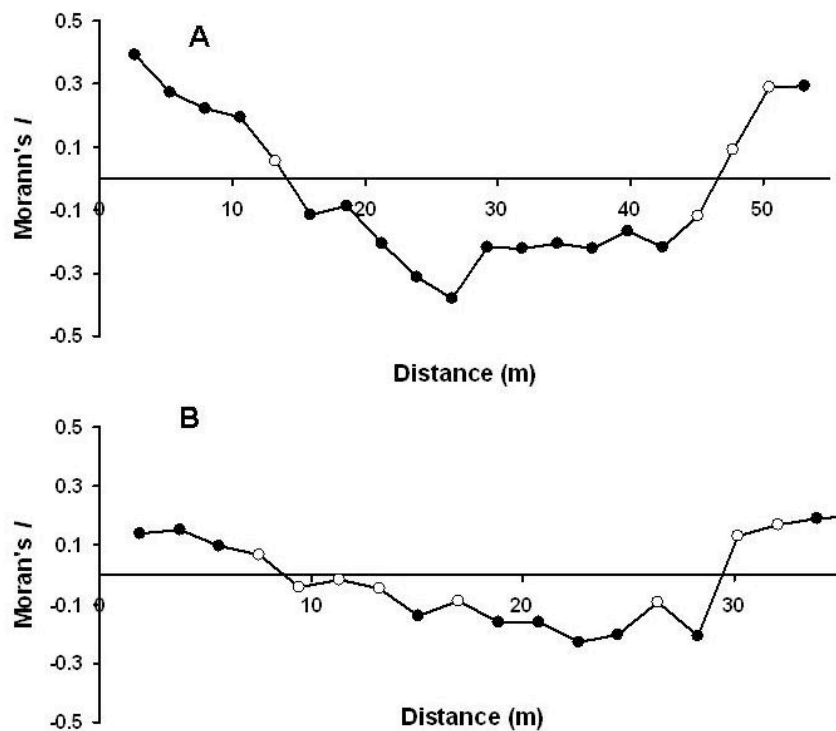


Figure 6.11. All-directional spatial autocorrelogram for quadrat-count transformed data using 20 equidistant classes. Statistically significant values are represented by black symbols; non-significant values are represented by empty symbols. **A.** Non-impacted site. **B.** Impacted site.

2.4.4. Wavelet analyses for quadrat-count data

Non-impacted site

A clear repeating spatial pattern is observed on the wavelet scalogram for the non - impacted site (Fig. 6.12 A). This repeating pattern corresponds to the distances of approximately 7.7 m, 15.75 m, 26.25 m, 35 m and 42 m (quadrat numbers $\times 35$). The wavelet variance has high values across all scales (Fig. 6.12 B). The strongest peak at scale 2 (0.7 m) indicates the dominant scale (i.e. greatest contribution to the overall spatial pattern). The presence of peaks at scales 4 (1.40 m) and 6 (2.10 m) show that these two scales also contribute, albeit to a lesser extent (since the wavelet variance at these scales is lower), to the global spatial structure. In summary, the wavelet analysis indicates that the spatial distribution of *A. marina* at

the non-impacted site is characterized by several high-intensity scales of patchiness, with a dominant fine scale.

Impacted site

No clear spatial pattern can be detected from the scalogram for the impacted site (Fig. 6.12. C). Wavelet variance is much lower at the impacted site compared to the non-impacted site, and decreases across the scales. Distinct peaks are observed only at scales 1 (0.35 m) and 2 (0.7 m), which means that, contrary to the non-impacted site, the spatial structure of *A. marina* at the impacted site does not present a multi-scale pattern.

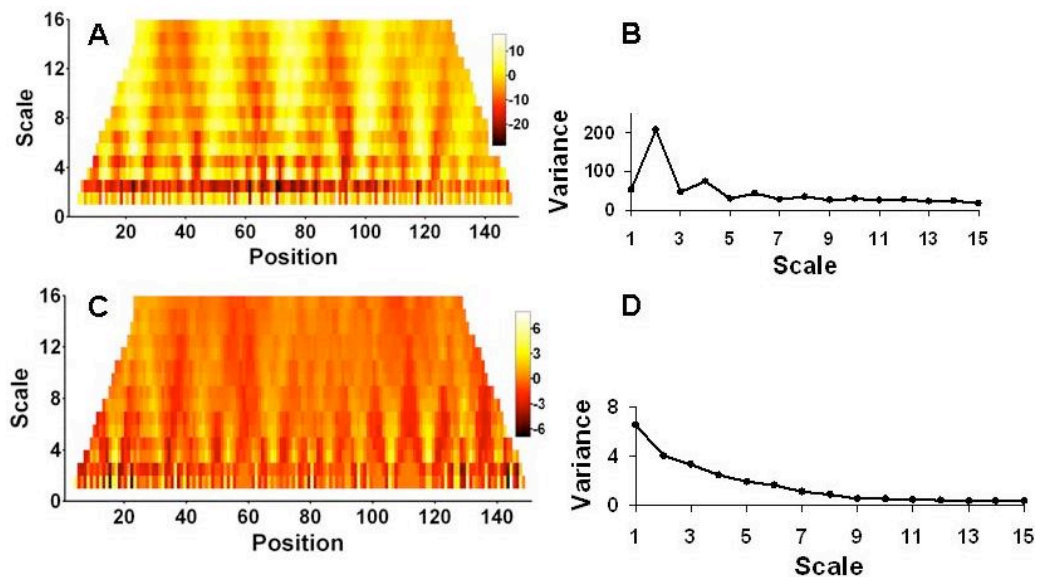


Figure 6.12. Wavelet analysis for quadrat count data of *A. marina*. **A.** French hat wavelet transformation for *A. marina* densities. Non-impacted site. Horizontal axis corresponds to the quadrat number. Each quadrat numbered on the horizontal axis had a side length of 35 cm; transect distances in cm may be obtained by multiplying the quadrat number by 35. **B.** Wavelet variance of *A. marina* densities, non-impacted site. **C.** French hat wavelet transformation for *A. marina* densities, impacted site. **D.** Wavelet variance of *A. marina* densities, impacted site

2.5. Discussion

The combined approach using point pattern analysis, autocorrelation, and wavelet analysis enabled the elucidation of the spatial distribution of *A. marina* at several spatial scales, from centimeters to tens of meters. At distances < 7.5 cm, an inhibition process appears to operate at the non-impacted site. This fine-scale inhibition process may be due to the bioturbation and feeding activities of *A. marina* (Flach 1992, Flach & de Bruin 1993, Flach & Beukema 1994). Deposit feeders take food from a limited circumferential area, from which conspecifics are excluded, probably due to recruitment interference (Flach 1993) (Rijken 1979). Deposit feeders, such as *A. marina*, therefore present a more dispersed fine-scale distribution than suspension feeders (Flach & Beukema 1994). Indeed, the sympatric suspension-feeding bivalve *Cerastoderma edule* displayed a definite fine-scale aggregated distribution (Boldina & Beninger 2013).

Fine-scale inhibition was not observed at the impacted site, and indeed the spatial distribution appeared random for distances < 15 cm. The absence of inhibition at this site may be due to the reduced density of *A. marina*, generating a less structured distribution in the absence of competition for food.

At distances from 15 cm to several tens of meters, the distribution of *A. marina* was aggregated at both sites. This change in the type of spatial distribution may be due to the different processes governing spatial structure at this scale. When competition for food is no longer a determining factor, the formation of spatial patterns may be determined by larval settlement and post-settlement processes. Settlement itself is not random (Woodin et al. 1995), and is influenced by several factors. The reproductive success of *A. marina* depends at least partly on the density of adult individuals, which facilitates pheromone-mediated synchronized spawning (Hardege et al. 1996, Hardege & Bentley 1997, Watson et al. 2003).

Although the spatial distribution at distances > 15 cm was clearly aggregated at both sites, the strength of autocorrelation was much weaker at the impacted site. Furthermore, the non-impacted site presents multi-scale spatial distribution, which was not evident at the impacted site. Homogenization of spatial structure on the impacted site may be due to the capacity of post-larval juveniles of

A. marina to discriminate between disturbed and undisturbed sediment. Woodin et al (1995) showed that juveniles of *A. marina* avoid burrowing in disturbed sediment and may be entrained by currents. A similar decrease in the strength of spatial aggregation, accompanied by spatial homogenization, at the impacted site was observed both for the targeted species *C. edule* (Boldina & Beninger 2013) and *V. philippinarum* (unpublished data), as well as for the meiofauna (Boldina et al. 2014). **A decrease in the strength of spatial aggregation and an increase in homogenization thus appear to be characteristic consequences of long-term clam fishing for each of the compartments studied, and may be early indicators of ecological destabilization.** A much more apparent indicator of the impact of prolonged mechanical disturbance is the comparative densities of *A. marina*, which were an order of magnitude lower at the site subjected to clam fishing and associated human trampling.

The results of the present study of the effects of intertidal clam fishing on non-target species are congruent with those of previous investigations on ship-based benthic fishing activities, which indicated negative effects of mechanical disturbance (Veale et al. 2000, Jennings et al. 2001a, Jennings et al. 2002, Hermsen et al. 2003, Hixon & Tissot 2007, Shephard et al. 2010, Lambert et al. 2011, Smith et al. 2013), and with the few studies on mechanical disturbance on intertidal mudflats (Griffiths et al. 2006, Rossi et al. 2007). In light of emerging ecological theory concerning the effects of persistent human disturbance on vulnerability to ecosystem collapse (MacDougall et al. 2013), and the uncertainty of long-term target species population dynamics under situations of fishery-induced selection (e.g. for large-size individuals, as in the intertidal clam fishery) or over-exploitation (Salinas et al. 2012, Neubauer et al. 2013), the present study highlights the need for enhanced attention to the heretofore largely neglected activity of intertidal mudflat clam fishing.

2.6. Acknowledgements

We thank the Conseil Régional des Pays de la Loire for financial support, as well as the Ministère de l'enseignement supérieur et de la recherche for a PhD scholarship to IB.

TROISIÈME VOLET - ÉTUDE ÉCONOMIQUE

SEPTIÈME CHAPITRE : ÉVALUATION ÉCONOMIQUE DE LA PÊCHE À PIED RÉCRÉATIVE SUR LE SITE DU GOIS

1. ABSTRACT

For the sustainable management of recreational fishing, it is important to take into consideration not only the ecological and legal dimensions of this activity, but also its economic impact. Non-market goods and services do not have a direct cost associated with them. This cost can be evaluated by direct and indirect methods (Hanley et al. 1997). The indirect methods are based on observations of the actual behavior of individuals. One of these methods, the travel cost method (TCM), is often used to estimate the economic value of the ecosystem.

The TCM determines the price which an individual is willing to pay to visit the site, which is the individual consumer surplus (Clawson & Knetsch 1996, Parsons 2003). The individual consumer surplus is calculated from the demand function which relates the number of visits to the site and a transport cost. The equation of the demand function is estimated by regression analysis. The individual consumer surplus is the area under the demand function (Terra 2004).

In the present study, the individual travel cost method was used to evaluate the value of the recreational fishing activity of the Gois site. The field survey was conducted at this site from August 2010 to August 2012 with 422 fishers. As the profiles of fishers vary considerably depending on the time of the year (holidays, weekends etc.), surveys were conducted throughout the year, as recommended by Terra (2004). Four types of days were selected for field surveys: the weekend of school holidays, days of the week during school holidays, weekends and weekdays outside school holiday periods.

In the case of our study, sample adjustment was not possible because this requires knowledge of the characteristics of the population visiting the site. The individual travel cost was calculated from the distance between home and the visited site, fuel consumption and the number of passengers in the car. The equation of the demand function was obtained with the zero-truncated Poisson regression with multiple independent variables (travel cost, sex, age, profession). The Poisson regression was used as it is the most suitable kind of regression for count data with equal mean and variance (Grogger & Carson 1991, Hilbe 2011, Cameron & Trivedi 2013). Accounting for truncation of the dependent variable (number of visits, for which the zero value cannot occur) makes a substantial difference to the coefficient

estimates of the demand function equation and, consequently, to the estimation of the consumer surplus (Creel & Loomis 1990).

Multiple Correspondence Analysis was conducted to assess the sociological profiles of fishers. Four sociological groups were established and analyzed.

The economic value of recreational fishing at the Gois site in terms of consumer surplus, derived from the zero- truncated Poisson model, was 33.50 € per person per visit. The total consumer surplus for one year was estimated at approximately 1.5 M€. Thus, the economic aspect of recreational fishing at the Gois site is rather significant, and this evaluation can facilitate effective decision-making in resource management.

2. INTRODUCTION

La pression de pêche récréative augmente constamment tant au niveau national qu'à l'échelle communautaire (Hitier et al. 2010, Herfaut et al. 2012). Dans ce contexte, les mesures de régulation de la pêche récréative deviennent de plus en plus nécessaires. La Commission européenne encourage ses États membres à développer le contrôle de la pêche récréative des principales espèces pêchées (International Council for the Exploration of the Sea 2010). La gestion de la pêche à pied récréative ne doit pas être négligée car en France la pêche à pied représentait 71 % de toute la pêche récréative en 2006 - 2008 (International Council for the Exploration of the Sea 2010). Pour une véritable gestion de la pêche à pied récréative, il est indispensable de prendre en compte non seulement les différentes dimensions biologiques et juridiques, mais également l'impact économique de cette activité.

Les services et biens à usage non-marchand peuvent être évalués par des méthodes directes ou indirectes (Hanley et al. 1997). Les méthodes directes, ou méthodes de préférences déclarées sont basées sur le sondage direct. Elles estiment la valeur accordée par chaque individu aux biens non-marchands. Ces méthodes incluent celle d'évaluation contingente qui détermine le consentement des individus à payer pour pouvoir utiliser un bien non-marchand (Hanemann 1994). Le concept de base de la méthode d'évaluation contingente consiste à créer un scénario hypothétique mais réaliste impliquant le bien évalué et de demander aux répondants

de l'enquête combien ils accepteraient de payer (le prix de consentement) pour bénéficier de ce bien (Alberini & Kahn 2009).

Les méthodes indirectes sont fondées sur l'observation du comportement réel des individus. Par exemple, la méthode des coûts de transport (MCT), qui est la plus ancienne méthode d'évaluation marchande des ressources environnementales (Hotelling 1949), détermine le prix qu'un individu dépense pour accéder au site évalué (Clawson & Knetsch 1996, Parsons 2003). Il existe deux types de MCT : zonale et individuelle. Dans la MCT zonale, l'aire géographique de provenance des visiteurs est divisée en zones. La variable dépendante utilisée est le taux de visites pour chaque zone (le nombre de visites des individus provenant de chaque zone divisé par la population de cette zone). Dans le cas de MCT individuelle, la variable dépendante est le nombre de visites effectuées par chaque individu sur une période donnée (Brown & Nawas 1973, Willis & Garrod 1991, Parsons 2003).

C'est cette dernière méthode qui est utilisée dans le présent chapitre car elle présentait un certain nombre d'avantages au regard des conditions matérielles de l'étude écologique menée au cours de cette thèse. Les pêcheurs à pied récréatifs pouvaient être rencontrés directement sur le site à l'occasion des campagnes d'échantillonnage, un questionnaire assez court permettait d'interroger un plus grand nombre de personnes et l'objectif d'une simple évaluation économique du site à partir des usages pouvait s'accommoder de la méthode des coûts de transport sans recourir à des méthodes plus lourdes fondées sur des scénarii contingents. Les principes de la MCT sont ainsi posés dans la première section de ce chapitre, afin de justifier dans la section suivante la méthode retenue au regard des objectifs de la présente étude. La troisième section présente les données de l'enquête recueillies sur le site, tandis que la quatrième section montre la fonction de demande obtenue à partir d'une méthode originale d'estimation fondée sur la Loi de Poisson.

3. PRESENTATION DE LA MCT

La méthode des coûts de transport estime le surplus économique que les usagers du site retirent en s'y rendant (Parsons 2003, Terra 2004). Le surplus du consommateur ou valeur d'accès individuelle au site est la différence entre la somme que le consommateur est prêt à payer (ou la capacité à payer maximale) et les frais engagés réellement (Fig.7.1). Selon la méthode des préférences déclarées, cette

grandeur économique, extrapolée à l'ensemble des visiteurs du site, est censée refléter la valeur du site naturel (Pearce et al. 2006). Le surplus de consommateur est ainsi calculé à partir d'une fonction de demande qui relie le nombre de visites sur le site et le coût de transport engagé pour accéder au site. L'équation de fonction de demande est estimée par l'analyse de la régression (Terra 2004).

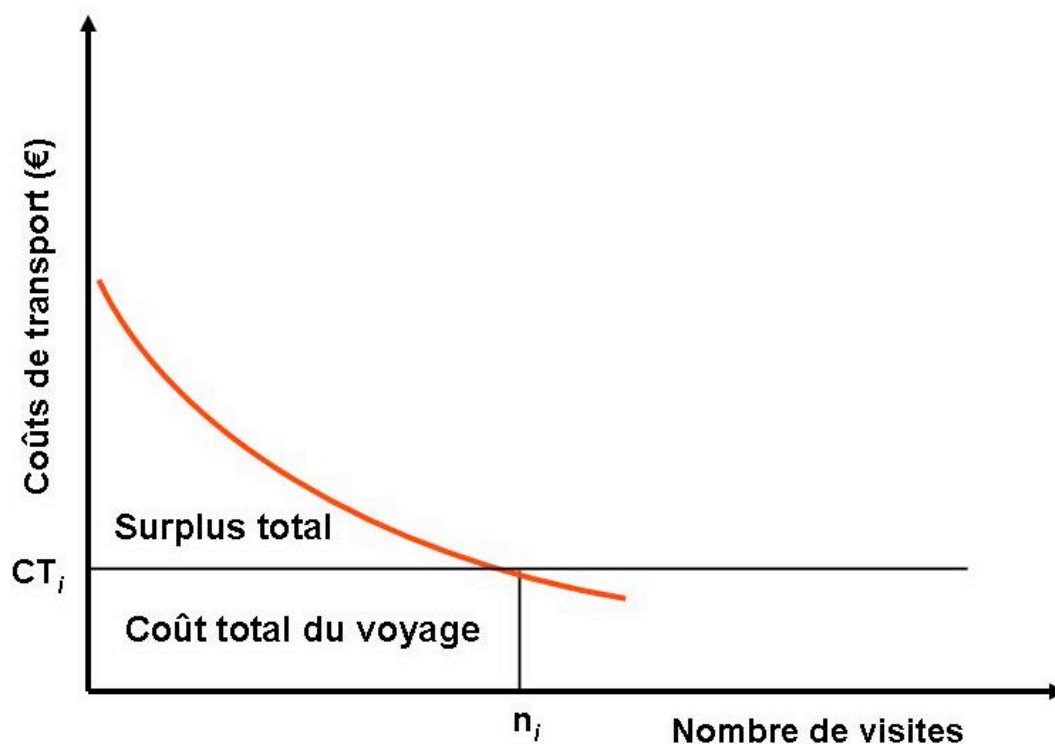


Figure 7.1. La présentation graphique de la fonction de demande. CT_i - le prix dépensé par une personne pour chaque visite sur le site. n_i - le nombre de voyages effectué sur une période donnée.

La méthode des coûts de transport souffre d'un certain nombre de limites, comme toutes les méthodes indirectes d'évaluation d'actifs naturels non-marchands (Pearce et al. 2006, Alberini & Kahn 2009). En premier lieu, le voyage est un bien économique non-homogène. Les coûts réels du voyage sont la plupart du temps inobservables (Randall 1994) et la contrainte de budget n'est pas véritablement prise en considération dans les méthodes de préférences déclarées (Murphy et al. 2005). En particulier, le coût d'opportunité (ou prix fictif du temps) mesuré par la valeur du temps passé à voyager reste lui aussi inobservable et ne fait pas l'objet d'un consensus chez les économistes: certains utilisent le quart ou le demi-salaire comme valeur de référence pour ce coût d'opportunité mais d'autres auteurs critiquent le

recours un tel coût en estimant que le plaisir du voyage ne peut en aucun cas se réduire à une désutilité (Bontems & Rotillon 2007).

A l'image de toutes les méthodes d'évaluation directes fondées sur les usages déclarés, la méthode des coûts de transport ne prend pas non plus en compte la valeur d'existence du site pour des individus qui ne s'y rendront jamais mais lui accordent pour autant une certaine valeur économique. D'autres problèmes se posent dans l'utilisation de cette méthode, comme les visites multiples lors d'un même déplacement ou la présence de sites substitués, dotés de qualités environnementales différentes qui restent difficiles à évaluer et à intégrer dans les modèles. Deux individus peuvent ainsi parcourir la même distance pour se rendre sur un site, l'un ayant le choix de sites alternatifs plus proches, l'autre n'ayant d'autre choix que ce site. Le premier accorde une valeur plus grande au bien naturel que le second mais leurs préférences sont évaluées de façon identique. On peut même concevoir des individus qui apprécient tellement le site qu'ils décident de s'implanter à proximité de celui-ci (en achetant ou en louant une résidence par exemple) afin de minimiser leurs dépenses (Pearce et al. 2006), réduisant ainsi artificiellement la valeur du surplus. Enfin, une autre variable clé intervient dans la méthode des coûts de transport appliquée à la demande récréative: la congestion (Deyak & Smith 1978, Jakus & Shaw 1997). L'analyste s'expose ainsi à un biais d'omission s'il ne prend pas en compte la congestion, mais l'insertion de cette dernière dans une estimation économétrique de la fonction de demande peut engendrer un biais d'endogénéité (corrélation de la congestion avec le risque d'erreur) (Bockstael et al. 1990, Leplat 2009).

Pour toutes ces raisons, la méthode des coûts de transport reste très imparfaite et de nombreux auteurs considèrent qu'elle ne peut être utilisée seule et doit être croisée avec d'autres approches (Cameron 1992, Randall 1994, Appéré 2002, Whitehead et al. 2008). Ce n'est pas le choix qui a été fait dans la présente étude en raison des contraintes matérielles inhérentes à l'échantillonnage et au temps disponible pour rencontrer les pêcheurs à pied. Les objectifs et les méthodes sont exposés dans la section suivante, relativement aux évaluations antérieures des pêcheries récréatives.

4. OBJECTIF ET METHODE

Conscients des biais de la méthode précédemment évoquée, nous avons néanmoins pour objectif d'attribuer une valeur économique à l'exploitation du site de Gois par les pêcheurs à pied récréatifs. D'autres auteurs ont appliqué par le passé la méthode des coûts de transport à l'évaluation de sites de pêche récréative ou à la variation de bien-être en cas de dégradation de tels sites (Bockstael et al. 1990, Hausman et al. 1995, Layman et al. 1996, Appéré & Bonnieux 2003, Appéré 2004, Deronzier & Terra 2006, Johnston et al. 2006). D'autres auteurs ont eu recours à des approches alternatives d'évaluation comme la méthode d'évaluation contingente ou la méthode des prix hédoniques (Carter & Liese 2010, Huth & Morgan 2011). Ainsi, Hausman et al. (1995) (1995) ont enquêté auprès de 4200 personnes pour évaluer les dommages causés par le naufrage du pétrolier Exxon-Valdez sur 118 sites de pêches et de nombreux autres sites de chasse, de randonnée ou de plaisance, obtenant un consentement à payer total très faible (quelques millions de Dollars US seulement) au regard de l'amende infligée par le tribunal (2,5 milliards USD). Un tel écart relativise l'importance de la valeur d'usage récréatif obtenue à partir de ces méthodes indirectes.

L'étude qui se rapproche le plus des conditions économiques de la pêche à pied au Gois est probablement l'étude conduite par Gildas Appéré (2002, 2004) sur les sites de pêche à pied le long de la côte Atlantique. Cet auteur, inspiré par des études antérieures croisant plusieurs approches (Cameron 1992), combine deux scénarios contingents (augmentation faible ou forte du risque sanitaire liée à la consommation de coquillages, consécutivement à une dégradation de la qualité environnementale) avec la méthode des coûts de transport (consentement à payer pour se déplacer sur un site présentant un risque moindre). L'enquête, conduite auprès de 501 personnes, montre une distance moyenne parcourue de 22,6 km (64% des répondants parcourant moins de 20 km). Une fois corrigé le nombre de « faux zéros¹ », le consentement à payer individuel est évalué à 47€ par an en moyenne pour un risque sanitaire modéré et à 60 € en cas de risque plus élevé (Appéré & Bonnieux 2003).

1 Faux-zéro = situation dans laquelle le répondant déclare un consentement à payer nul alors que cette valeur ne reflète pas ses intentions réelles. Dans certaines études d'évaluation contingente, la proportion de faux-zéros peut atteindre 40% des répondants.

Dans la présente étude, une approche individuelle de la MCT a été utilisée à partir d'une enquête réalisée sur le site de Gois auprès des pêcheurs récréatifs. Si la méthode n'est pas complétée par une autre méthode d'évaluation indirecte, elle présente une originalité relativement aux études antérieures par l'estimation économétrique de la fonction de demande à partir d'une Loi de Poisson, afin de tenir compte des données de comptage utilisées (voir la méthodologie décrite dans la section suivante). Selon Shaw (1988) toutes les études qui ne tiennent pas compte de la particularité des données de comptage sont potentiellement biaisées. Melichar (2011) considère que les modèles de régression tronquée sont plus appropriés que ceux utilisant la régression linéaire simple, qui a surtout été utilisée dans les premières études. La régression de Poisson ou négative binomiale tronquée est largement utilisée dans les méthodes d'évaluation de valeurs de sites récréatifs, et notamment dans la méthode de coût de transport (Creel & Loomis 1990, Englin & Shonkwiler 1995, Shrestha et al. 2002, Terra 2005, Deronzier & Terra 2006, Martinez-Espineira & Amoako-Tuffour 2008, Melichar 2011).

Le questionnaire est présenté en annexe 2. Le profil social des pêcheurs à pied a également été renseigné dans les questionnaires. L'enquête a été conduite entre août 2010 et août 2012 auprès de 422 pêcheurs.

Dans notre cas d'enquête sur le terrain, le redressement de l'échantillon n'est pas possible car il exige la connaissance des caractéristiques de la population totale se rendant sur le site. Dans la présente étude les données provenant des enquêtes n'ont pas été redressées.

Le coût de transport individuel est calculé à partir de la distance parcourue entre le domicile et le site visité, le prix et la consommation de carburant, ainsi que le nombre de passagers dans la voiture selon la formule suivante:

Coûts de transport = $2 \times \text{Distance} \times \text{Coût de revient kilométrique} / \text{Nombre de personnes}$

Le coût de revient kilométrique a été défini à partir des données fournies chaque année par le Ministère des finances et publiés sur le site <http://www.frais-kilometrique.com>. La distance parcourue entre le domicile et le site de Gois a été calculée à partir du site <https://maps.google.fr/>. Si les touristes ont déclaré que la raison principale de leur venue dans la région était la pêche à pied au Gois, la

distance parcourue était calculée entre leur résidence principale et le Gois, dans le cas contraire, c'est la distance entre leur résidence secondaire et le site de Gois qui a été utilisée.

La fonction de demande peut être estimée par différentes méthodes. L'approche de base, souvent utilisée dans les modèles économétriques, consiste à estimer cette fonction par une régression linéaire ordinaire. Cependant cette approche présente un certain nombre de défauts. Premièrement, la variable dépendante (le nombre de visites) est une variable entière et non négative (entiers naturels $\mathbb{N}$). Les modèles de Poisson ou Binomiale Négative sont mieux adaptés pour la modélisation des données issues de comptage (Grogger & Carson 1991, Cameron & Trivedi 2013). Deuxièmement, dans la MCT la variable dépendante est souvent tronquée, c'est à dire qu'elle réduit l'étude aux personnes qui font un nombre de visites supérieur ou égal à 1, tandis que les visiteurs potentiels sont ignorés. Les modèles de régression de Poisson et binomiale négative permettent de prendre en compte la troncature en 0, ce qui n'est pas possible avec la régression linéaire ordinaire (Greene 2011).

Selon la loi de Poisson, la probabilité d'observer une valeur k est

$$P(n_i = k/x_i) = e^{-\lambda_i} \frac{\lambda_i^k}{k!}$$

où λ est la moyenne et la variance de la distribution et k est le nombre de visites

La densité de probabilité corrigée pour une troncature en 0 selon la loi Poisson est:

$$P(n_i = k/x_i) = e^{-\lambda_i} \frac{\lambda_i^{k-1}}{(k-1)!}$$

La régression de Poisson est applicable pour les données qui ont une moyenne et une variance égales. Si on observe une dispersion des données, ce qui est souvent le cas pour les données de comptage, le modèle Binomiale Négative est plus approprié (Hilbe 2011).

Les modèles de régression ont été calculés avec le package VGAM de R (Yee 2013). Le choix de meilleur modèle de régression a été fait selon le critère de AIC (Akaike 1981).

5. PRÉSENTATION DE L'ENQUÊTE

L'enquête a été menée par une ou plusieurs personnes pendant toute la durée de la marée basse. Si les pêcheurs étaient en groupe d'amis ou en famille, une seule personne par groupe a été interrogée. Les pêcheurs questionnés ont été choisis de manière aléatoire. Comme les profils des pêcheurs varient considérablement selon les périodes (vacances, weekends etc.), les enquêtes ont été menées tout au long de l'année, selon les recommandations de Terra (2004). Quatre types de jours ont été choisis pour les enquêtes: les weekends de vacances scolaires, les jours de la semaine pendant la période de vacances scolaires, les weekends et les jours de la semaine en dehors des périodes des vacances scolaires. L'analyse des Correspondances Multiples a permis de détailler le profil des pêcheurs.

6. RÉSULTATS

6.1. Surplus moyen de consommateur

Le modèle binomial négatif n'a pas été testé car la moyenne et la variance sont égales pour les données étudiées. Le meilleur modèle de régression avec le AIC le plus bas est le modèle de régression de Poisson tronquée. Les coefficients de régression ainsi que les valeurs de AIC de chaque modèle testé sont présentés dans le tableau 7.1. Les courbes de régression sont présentées sur la figure 7.2.

Tableau 7.1. Les paramètres de régression

Paramètres	Régression linéaire	Régression de Poisson	Régression de Poisson tronquée
Constante	3.655	1.448	1.732
(écart type)	(0.075)	(0.049)	(0.066)
Valeur de z	48.49	29.07	26.25
Coefficient	- 0.0268	-0.0147	-0.0315
(écart type)	(0.0014)	(0.0013)	(0.0025)
Valeur de z	-18.84	-11.14	-12.39
R ² ou pseudo R ² de McFaden*	0.46	0.537*	0.56
AIC	1165.7	1282	1083.207

*Pseudo-R² ne peut pas être interprété de la même manière que R² : pseudo R² est une variation de vraisemblance par rapport à un modèle sans variables explicatives (Hilbe 2011).

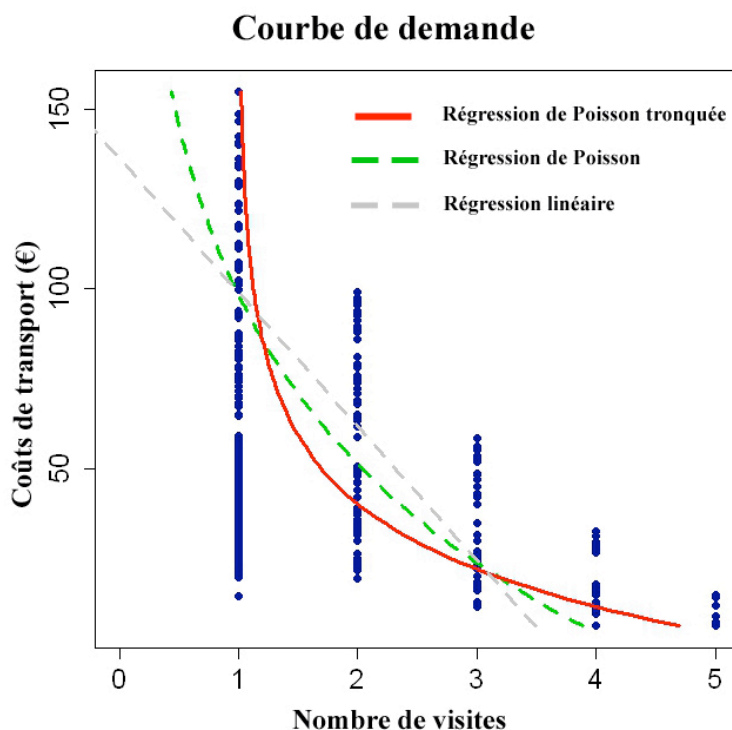


Figure 7.2. Courbe de demande avec les modèles de régression. L'axe des abscisses commence à 0 pour mieux montrer la différence entre la régression tronquée et non tronquée.

Après avoir choisi le modèle de régression le plus adapté à nos données, nous avons testé l'influence d'autres variables potentiels sur le nombre des visites. Les variables sexe, âge et profession ont été testées. Les résultats sont présentés dans le tableau 7.2.

Tableau 7.2. Résultats de la régression de Poisson tronquée avec les variables supplémentaires : sexe, âge, profession.

	Estimation	Erreur standard	z value
(Intercept)	0.6475	0.05	21.31
Coût de transport	-0.0280	0.00	-11.15
sex.f2	-0.0460	0.08	-0.61
profession.f2	-0.1311	0.11	-1.23
profession.f3	-0.3382	0.16	-2.07
profession.f4	-0.2461	0.22	-1.14
profession.f5	-0.4366	0.54	-0.80
profession.f6	0.8356	0.67	1.25
profession.f7	-0.0692	0.46	-0.15
profession.f8	-0.1158	0.25	-0.46
age.f2	1.1797	0.49	2.41
age.f3	1.0866	0.49	2.23

On peut constater qu'une seule variable statistiquement significative à part le coût de transport est une variable âge. La variable âge est positivement corrélée avec le nombre de visites. Nous avons refait la régression en supprimant les deux autres variables non significatives. Les résultats sont présentés dans le tableau 7.3.

Tableau 7.3. Résultats de la régression de Poisson tronquée avec les variables multiples.

	Estimate	Std. Error	z value
(Intercept)	0.955567419	0.034434053	22.77506519
CT	-0.029764264	0.002477087	-12.01583544
age.f2	0.705402219	0.344383839	2.048302328
age.f3	0.762693258	0.336895518	2.263886626

Le valeur de AIC pour ce modèle est de 1075, donc ce modèle est plus performant que le modèle qui ne prend pas en compte le variable âge (AIC = 1083) et il sera retenu pour le calcul du surplus de consommateur.

Le surplus moyen de consommateur par personne et par visite est calculé à partir de la fonction de demande obtenue par la régression de Poisson selon la formule suivante : surplus moyen = - 1/ coefficient de régression (Garrod & Willis 1999).

La valeur de surplus moyen par personne et par visite est de 33,59 € pour le modèle de Poisson tronqué. Cette valeur pour le modèle de Poisson est de 68,027 €. On voit que le modèle de régression mal choisi peut biaiser les résultats et augmenter considérablement la valeur de surplus moyen.

A notre connaissance, il n'existe que deux études ayant évalué la valeur économique de la pêche à pied en France (Bonnieux & Rainelli 2002, Appéré & Bonnieux 2003). Le surplus moyen par personne et par visite obtenu dans cette étude est de 55 €. Chegrani (2005) considère que cette étude présente le défaut de ne pas tenir compte de la troncature en zéro. Effectivement, la non prise en compte des valeurs de l'équation dans cette zone peut considérablement biaiser les constantes de régression et par conséquent la valeur du surplus calculé (Creel & Loomis 1990). Les modèles linéaires et log-linéaires présentés dans Bonnieux et Rainelli (2002) sont évalués avec R^2 (la part de la variance qui est expliquée par le modèle) qui varie entre 4 et 15 %, ce qui représente une valeur de confiance de représentativité très basse. On ne peut donc pas exclure la possibilité que la différence constatée entre les valeurs de surplus économique obtenues dans notre étude et celles des deux études précédemment citées soit due au choix du modèle de régression. Ce qui confirme également cette hypothèse est que le surplus

économique calculé avec nos données est nettement plus élevé si on ne tient pas compte de la troncature en zéro.

Nous avons calculé le surplus moyen en nous basant sur les données disponibles de comptage des pêcheurs sur le site du Gois. Ce comptage a été fait par IFREMER pendant les grandes marées d'été 2009 (Hitier et al. 2010). Le nombre estimé de pêcheurs était de 956. Un autre comptage a été fait lors de la grande marée de 2012 : 838 pêcheurs ont été dénombrés. Nous avons effectué plusieurs fois des comptages de pêcheurs en dehors des périodes de vacances scolaires. Le nombre moyen est de 50 lors des marées de coefficients supérieurs à 75 et d'environ 30 lors des marées de coefficients inférieurs à 75. Pendant la période de l'année la plus froide les pêcheurs sont quasiment absents, leur nombre varie entre 0 et 6. On considère que dans l'année il y a 12 weekends pendant les vacances scolaires, 66 jours de la semaine pendant les vacances, 20 weekends en dehors de périodes de vacances et 130 jours de la semaine en dehors des vacances. Les jours de période la plus froide de l'année et les jours avec un coefficient très bas (< 65) sont exclus du calcul. En tenant compte de toutes ces données on peut faire une approximation du nombre de visites annuelles sur le site du Gois, que nous avons évalué à 46.100. Le surplus annuel est donc de 1.548.499 €.

6.2. Profil sociologique des pêcheurs récréatifs

Les résultats de l'étude sociologique démontrent que 59 % sont des hommes et que 74 % des pêcheurs ont plus de 50 ans. La population de pêcheurs à pied comporte une grande proportion de retraités (55 %), suivie d'artisans et de commerçants (20 %) (Tableau 7.4). Les pêcheurs privilégient les périodes avec un fort coefficient de marée (67 % des pêcheurs pêchent quand le coefficient est plus grand ou égal à 75).

Tableau 7.4. Le profil sociologique des pêcheurs récréatifs du site du Gois.

Variable	Modalités	Effectifs	%
Sexe	Homme	249	59.00
	Femme	173	41.00
Profession	Retraité	233	55.21
	Artisan, commerçant	86	20.38
	Cadre	60	14.22
	Employé	23	5.45
	Ouvrier	5	1.18
	Étudiant	4	0.95
	Agriculteur	4	0.95
Âge	18 - 35	22	5.21
	35 - 50	86	20.38
	50 et plus	314	74.41
Coefficient de marrée	plus que 75	286	67.77
	moins que 75	136	32.23
Période	Vacances scolaires, week-end	246	58.29
	Vacances scolaires, jour de la semaine	115	27.25
	En dehors de vacances, week-end	35	8.29
	En dehors de vacances, jour de la semaine	26	6.16
Nombre de visites	1	145	34.36
	2	59	13.98
	3	72	17.06
	4	137	32.46
	5	9	2.13
Département d'origine	10	2	0.47
	15	3	0.71
	2	7	1.659
	27	2	0.47
	37	8	1.896
	44	88	20.853
	49	10	2.37
	51	2	0.47

53	26	6.16
56	1	0.24
58	1	0.24
60	2	0.47
61	3	0.71
63	3	0.71
72	3	0.71
75	39	9.242
78	1	0.24
79	20	4.74
85	192	45.498
86	4	0.95
89	4	0.95

Le plan factoriel des axes 1 et 2 a été élaboré à partir des variables actives suivantes : profession, sexe, âge, jour de visite, nombre de visites, coefficient de marée, départements (regroupés en 5 catégories : Vendée, Loire-Atlantique, autres Pays de la Loire, Paris, départements du reste de la France). La seule variable continue (coût de transport) a été placée en tant que variable illustrative et ne participe donc pas à la construction des axes factoriels. On remarque la liaison entre le nombre de visites et l'axe 1, ce dernier étant également fortement structuré par des caractéristiques de jours de visite, de département d'origine et de profession – retraité à gauche de l'axe et cadre ou étudiant à droite de l'axe (Fig.7.3). Un test de khi-deux sur les liaisons bivariées remarquables vient confirmer ce constat (voir tableau 7.5).

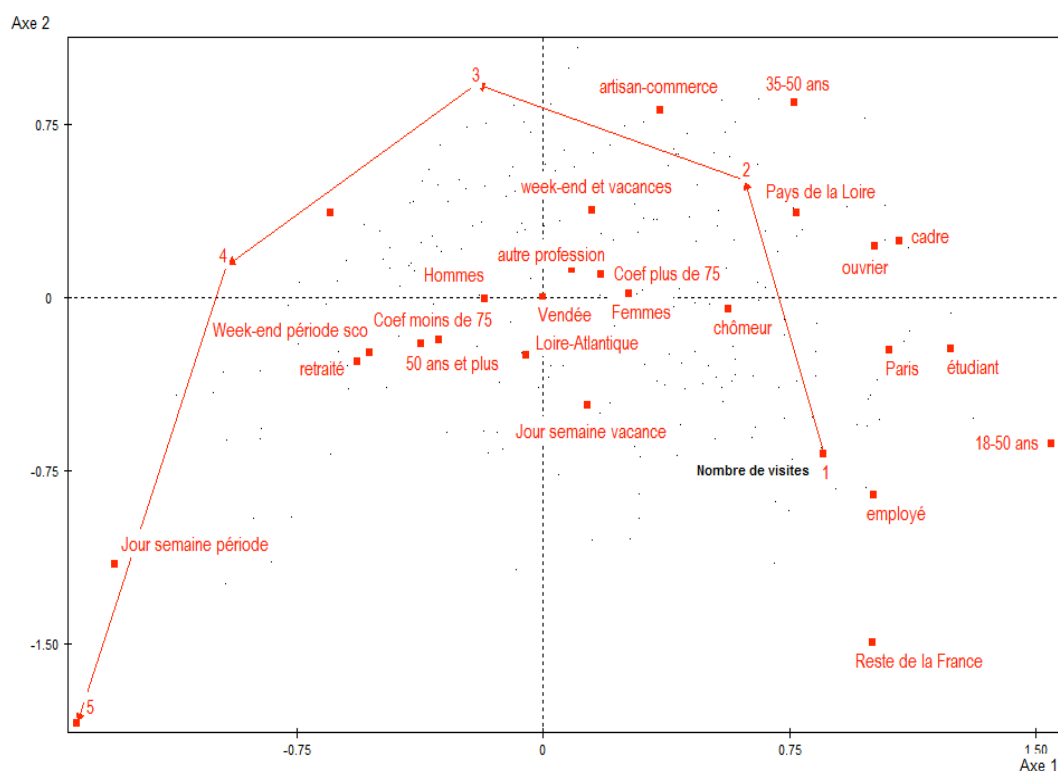


Figure 7.3. Plan factoriel des axes 1 et 2 de l'ACM. (Les modalités reliées par un segment correspondent au nombre de visites du site).

Tableau 7.5. Résultats de test de khi-deux.

Variable 1	Variable 2	Test Khi-2
Âge	Nombre de visites	27,076***
Profession	Nombre de visites	77,773***
Profession	Jour de visite	35,749**
Âge	Jour de visite	13,214**
Coefficient de marée	Nombre de visites	14,365***

***Significatif au seuil de 1% ; ** (5%) ; * (10%)

La liaison entre la Profession et le Nombre de visites est statistiquement significative ($\text{Khi-2} > 77.77$), $p=0.0001$), les retraités étant sur-représentés dans les catégories « 4 et 5 visites » du site de pêche à pied. Un lien significatif est également trouvé entre le coefficient de marée et le nombre de visites, mais jouant plutôt en sens négatif : les visiteurs fréquents ont tendance à moins privilégier les forts coefficients. Les pêcheurs à pied ne visitant le site qu'une à deux fois par an viennent 3 fois sur 4 lors des grandes marées (coefficients de plus de 75) tandis que

le tiers seulement des visiteurs fréquents (5 visites ou plus) est attiré par ces conditions exceptionnelles.

En revanche, aucun lien statistique n'a été trouvé entre l'âge et le coefficient de marée, l'âge et le département d'origine ou encore l'âge et le sexe des répondants.

Une classification ascendante hiérarchique est ensuite proposée selon le critère d'agrégation de Ward (minimisation de l'inertie intra-classes et maximisation de l'inertie inter-classes). L'histogramme des indices de valeur et le dendrogramme suggèrent un découpage en quatre ou en six classes, la classe 2 (150 individus) regroupant dans la typologie en quatre classes les sous-ensembles 2, 3 et 4 de la typologie en six classes:

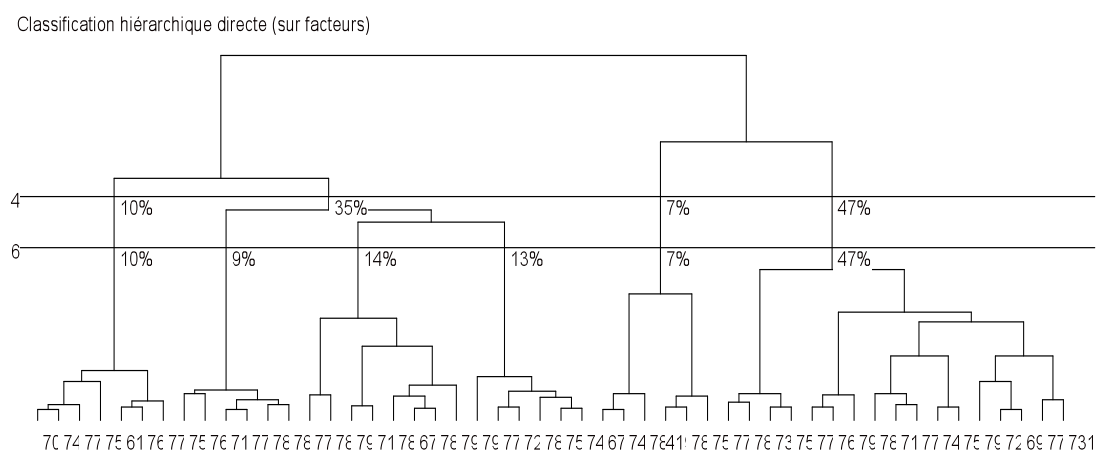


Figure 7.4. Dendrogramme de la Classification Ascendante Hiérarchique sur facteurs.

Le commentaire ci-dessous ne se base que sur la classification en 4 classes. Une dénomination de chaque classe est proposée afin de rendre compte des sociotypes rencontrés:

1. Les « **distants opportunistes** ». Le premier groupe rassemble 41 pêcheurs à pied provenant intégralement des départements du reste de la France (hors Vendée, Loire-Atlantique, Pays de la Loire, région parisienne). A 93%, ces individus se limitent à une visite annuelle sur le site et privilégient à 83% le fort coefficient de marée. Avec un fort écart-type (± 40 €), le coût de transport moyen est logiquement plus élevé pour ces individus (74€ par an).

2. Les « **vacanciers occasionnels** ». Le deuxième groupe comprend 150 individus qui peuvent se déplacer aisément sur le site (départements limitrophes et région parisienne pour 62% d'entre eux) à raison d'une ou deux visites annuelles (87% des individus de la classe). Les cadres jeunes et la population féminine sont sur-représentés dans cette catégorie relativement à l'ensemble de l'échantillon. Pour 71% d'entre eux, ces visiteurs profitent d'un week-end de vacances et dépensent en moyenne 61€ ($\pm 33\text{€}$) pour se rendre sur le site.

3. Les « **inconditionnels de la pêche à pied** ». La troisième classe regroupe 30 individus particulièrement attachés à cette activité et au site du Gois : 30% d'entre eux s'y rendent 5 fois ou plus dans l'année. Ils sont retraités à 90%, privilégient à 83% un jour de semaine en période scolaire et pour plus de la moitié d'entre eux s'accommodent d'un faible coefficient de marée pour profiter pleinement et sans perturbation de leur loisir. Leur coût de transport s'élève à 25€ ($\pm 21\text{€}$) annuellement.

4. Les « **proches motivés** ». La quatrième et dernière classe réunit les 201 individus restant dans l'échantillon. Leur fréquence de visite est assez élevée puisque 61% s'y rendent quatre fois et 26% trois fois dans l'année. Il est difficile de connaître leur département d'origine car la réponse est manquante pour 71% d'entre eux, mais on sait en revanche que le département de Loire-Atlantique y est sur-représenté (29%, soit les 2/3 des pêcheurs originaires de ce département). On peut donc supposer que ces individus sont assez proches du site. Les retraités dominent encore cette classe (71% des individus) et les hommes y sont nettement majoritaires. Les individus de cette classe dépensent relativement peu pour leur déplacement: 23€ en moyenne ($\pm 15\text{€}$).

7. CONCLUSION

Le principal objectif de cette étude est de définir la valeur économique de l'activité de la pêche à pied récréative sur le site du Gois.

L'évaluation de la valeur économique des biens environnementaux est très importante pour la gestion des ressources (Pagiola et al. 2004). Cependant, la valeur de ces biens non marchands est souvent sous estimée par les décideurs politiques (Salles 2011). Démontrer une valeur économique d'un site naturel peut faciliter la bonne prise de décision en matière de la protection des ressources. Si la valeur économique du site naturel est égale ou supérieure au niveau de dépenses

engagées pour sa protection, cela peut justifier les actions des responsables de gestion qui sont basées souvent sur le raisonnement de l'efficacité économique. L'intégration de la valeur économique des sites naturels permet la meilleure gestion des ressources (Turner et al. 2003).

L'évaluation du site de pêche à pied du Gois a retenu une valeur par personne et par visite de 33,50 €, soit une valeur inférieure à celle trouvée dans la littérature (55 €), ce qui porte le surplus global annuel à 1,5 M € environ pour ce site. Au-delà d'un questionnaire différent pour mesurer les coûts de transport dans les deux études, le biais de la troncature en zéro a été pris en compte dans notre étude et permet cette réévaluation à la baisse du surplus total. L'enjeu économique n'est pas nul pour autant et l'étude démontre l'importance de cette activité récréative pour le littoral. Enfin, cette activité s'adresse assez nettement aux populations plus âgées, comme le souligne la significativité du facteur d'âge et la typologie issue de la classification ascendante hiérarchique. Il serait intéressant pour prolonger l'analyse de considérer l'hypothèse d'un effet de génération vs un effet de cycle de vie, afin de prévoir le devenir de cette activité sur le littoral, mais nous n'avons pas les moyens de vérifier cette hypothèse à partir de ces seules données d'enquête en coupe transversale.

HUITIÈME CHAPITRE : CONCLUSION

1. CONCLUSION

L'approche pluridisciplinaire utilisée dans cette thèse a permis de contextualiser la pêche à pied dans les dimensions de son droit particulier, de ses conséquences écologiques potentielles, ainsi que dans son importance économique. Au niveau du droit, la prééminence de la micro-réglementation est une caractéristique singulière de la PAP, qui lui confère une très grande flexibilité, permettant une gestion réactive et modulable selon le contexte biologique et économique (Lelong 2012). L'étude économique a mis en évidence l'importance jusque-là non quantifiée de la PAP dans l'économie locale.

A l'exception de la remarquable différence de densité d'*Arenicola marina*, dix fois moindre sur le site exploité, la plupart des indicateurs 'classiques' de perturbations écologiques tels que la biomasse macrofaunistique paraissent subtils et ne permettent pas de déceler une différence marquée entre le site témoin et le site impacté par la PAP. Cependant, les indicateurs nouveaux, mis en œuvre dans le présent travail, tels que la diversité fonctionnelle et les indicateurs spatiaux et temporels laissent apparaître des différences marquées entre le site exploité par la PAP et le site témoin.

Nous avons constaté une diversité fonctionnelle de la macrofaune benthique moindre sur le site impacté par la PAP, par rapport au site témoin. Or, la diversité fonctionnelle est considérée comme l'un des principaux facteurs de stabilité de l'écosystème (Buisson et al. 2013). Les modifications de l'habitat entraînant le changement de la diversité fonctionnelle peuvent avoir un impact significatif sur l'état de l'écosystème (Tilman et al. 1997).

Nous avons également détecté une homogénéisation de la distribution spatiale sur le site du Gois pour tous les composants faunistiques où cet indicateur a été étudié : les bivalves ciblés par la PAP (*C. edule*, *V. philippinarum*), la macrofaune non ciblée (*Arenicola marina*), et la méiofaune. Bien que nous ayons comparé un seul site impacté et un seul site de référence, cette diminution significative de

l'agrégation spatiale des organismes fonctionnellement différents et appartenant aux groupes taxonomiques différents et éloignés, peut difficilement être imputée au hasard.

Les indicateurs spatiaux sont les signes précurseurs qui, couplés aux indicateurs temporels, accroissent notablement la prédictibilité de l'approche de l'écosystème d'un seuil critique (Litzow et al. 2008, Guttal & Jayaprakash 2009, Dakos et al. 2010). Les indicateurs temporels seuls ne peuvent être considérés comme des indicateurs robustes de l'approche du seuil critique de l'écosystème, le changement très prononcé dans les séries temporelles n'arrivant en général que lorsque le système est presque déjà en état critique (Biggs et al. 2009). De plus, l'application de ce type d'indicateurs demande de longues séries temporelles avec une haute résolution, ce qui est parfois difficile à obtenir en pratique (Lindegren M et al. 2012). Bien que la plupart des modèles tentant de prédire le changement de régime d'un écosystème ne prennent pas en compte les interactions spatiales (Rietkerk et al. 2004), ils sont plus facilement détectables, car l'acquisition de l'information de points situés dans l'espace est bien plus aisée que celle pour un même nombre de points sur l'échelle temporelle (Dakos et al. 2010, Donangelo et al. 2010).

Les écosystèmes ayant une forte structuration spatiale se comportent différemment à l'approche d'un seuil critique, car l'organisation spatiale des organismes change en réponse au stress (Rietkerk et al. 2004, Dakos et al. 2011). Dans un état stable de l'écosystème, la distribution de patchs suit la loi de puissance. L'homogénéisation de la distribution spatiale est considérée comme un témoin de l'approche d'un état critique, car le nombre de patchs de grande taille est moindre par rapport à ce qu'il serait si sa distribution suivait la loi de puissance (Kéfi et al. 2011). Les mêmes résultats ont été obtenus dans l'étude de la distribution de patchs de diatomées dans une vasière (Weerman et al. 2011). Ce changement spécifique de distribution des patchs donne une indication sur la santé générale de l'écosystème (Bowker et al. 2013). On peut donc émettre l'hypothèse que l'homogénéisation de la distribution spatiale, constatée dans le présent travail, témoigne de l'approche d'un état critique du site exploité du Gois, qui subit la pression anthropique de la PAP depuis des décennies. A l'approche de ce seuil l'écosystème devient instable, de sorte que des variations mineures, qui seraient

sans conséquences autrement, peuvent le faire basculer dans un changement de régime (Mäler 2000).

Le seuil critique dépassé, le changement de régime entraîne des modifications profondes dans la dynamique interne de l'écosystème, l'empêchant de revenir à son état initial même après l'arrêt de la pression anthropique (Scheffer et al. 2001). Les changements de régime de l'écosystème peuvent causer d'importantes pertes de ressources économiques; de plus, la restauration de l'écosystème à l'état initial peut être très coûteux, si tant est que cela soit possible (Mäler 2000). Il serait évidemment préférable d'éviter ces changements de régime (Biggs et al. 2009) plutôt que d'avoir à les gérer trop tard (Hastings & Wysham 2010).

Les résultats de cette étude démontrent l'importance de la prise en compte de la dimension spatiale, à toutes les échelles, dans l'étude des milieux marins, comme c'est déjà bien établi dans les milieux terrestres. Il faut cependant prendre en considération le fait qu'aucun indicateur ne peut donner d'information sur la durée et l'intensité de la pression anthropique que l'écosystème peut subir avant de basculer vers l'état critique. Il faut plutôt considérer que l'écosystème du Gois se trouve dans un état fragile précritique, et cette fragilité semble être la conséquence de la pêche à pied chronique et intensive.

Une gestion durable de l'activité de la pêche à pied sur le site du Gois doit prendre en compte l'état actuel du site, et trouver un compromis entre la nécessité de la protection du site et son importance dans l'économie locale. Les trois dimensions de la présente étude sur la PAP fournissent les bases pour l'élaboration d'une politique de gestion de cette activité; ces bases doivent être approfondies par des études plus complètes qui intégreront des données d'effort de pêche, de rendement, de recrutement et de dynamique de la population des bivalves ciblées.

Plusieurs aspects de cette recherche écologique seront poursuivis et complétés, notamment l'impact de la PAP sur les cycles reproducteurs des bivalves ciblés, la relation prédateur-proie, et les séries temporelles de la méiofaune. Nous espérons que cette étude pluridisciplinaire et multidimensionnelle sera répliquée sur d'autres sites, afin de permettre l'émergence de caractéristiques générales éventuelles, associées à l'activité de la PAP sur les vasières. Le présent travail a permis de circonscrire les approches possibles pour ces futures études.

2. THESIS EXPLOITATION TO DATE

1. CADRE JURIDIQUE DES ACTIVITÉS DE LA PÊCHE A PIED DES COQUILLAGES SUR LE LITTORAL ATLANTIQUE FRANÇAIS.

Inna BOLDINA

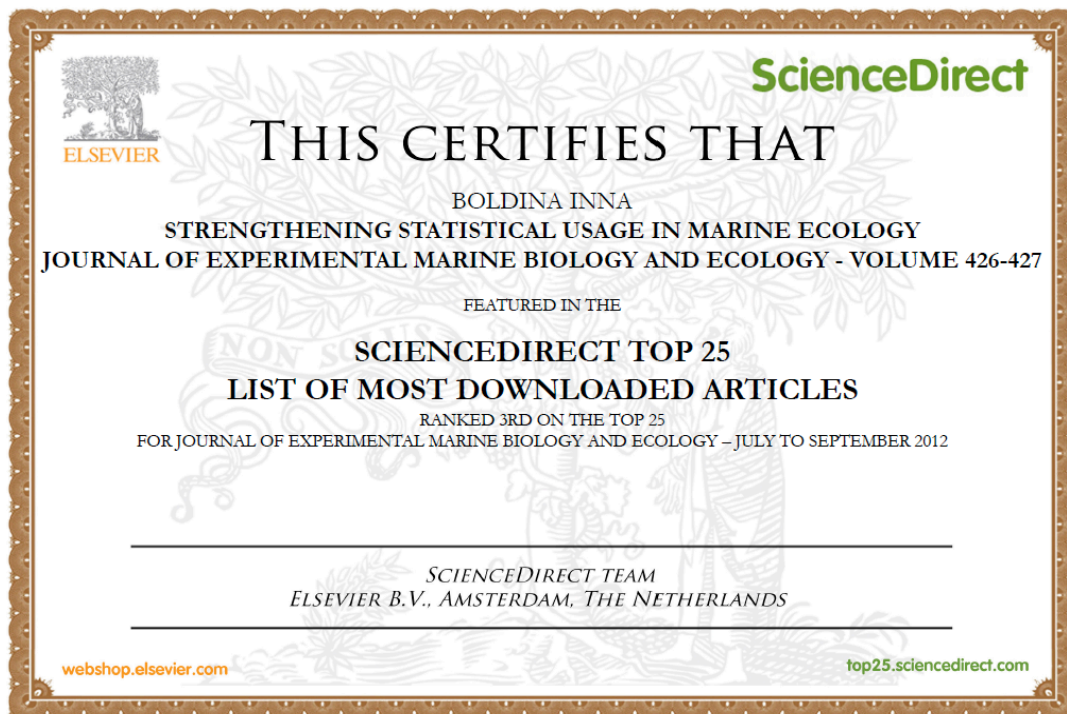
L'annuaire de Droit maritime et océanique. 2011 Tome XXIX, pp. 143-179.

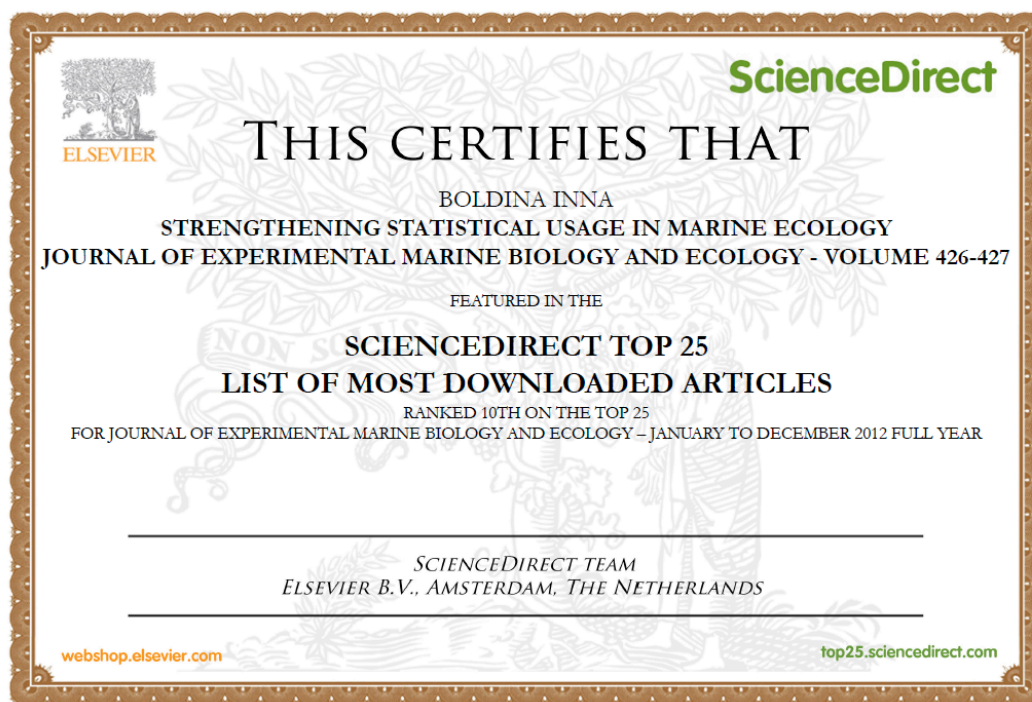
2. STRENGTHENING STATISTICAL USAGE IN MARINE ECOLOGY

Peter G. BENINGER, Inna BOLDINA, Stelios KATSANEVAKIS

Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2012. Vol. 426–427.

pp. 97-108.





3. FINE-SCALE SPATIAL STRUCTURE OF THE EXPLOITED INFAUNAL BIVALVE *CERASTODERMA EDULE* ON THE FRENCH ATLANTIC COAST

Inna BOLDINA, Peter G. BENINGER

Journal of Sea Research. 2013. Vol. 76. pp. 193-200.

4. EFFECT OF LONG-TERM MECHANICAL PERTURBATION ON INTERTIDAL SOFT-BOTTOM MEIOFAUNAL COMMUNITY SPATIAL STRUCTURE

Inna BOLDINA, Peter G. BENINGER, Maiwen LE COZ

Journal of Sea Research, 2014, vol. 85, pp. 85-91

5. 50th Estuarine Coastal and Shelf Science Conference. Venice, Italy. 3-7 June 2012

Oral presentation. **FINE-SCALE SPATIAL STRUCTURE OF THE EXPLOITED INFAUNAL BIVALVE *CERASTODERMA EDULE* ON THE FRENCH ATLANTIC COAST.**

Inna BOLDINA, Peter G. BENINGER

6. World Congress of Malacology. Ponta Delgada. Azores. 21 – 28 July 2013.

Oral presentation. **ALLOMETRIC MODELLING IN THE MUDFLAT SPECIES *VENERUPIS PHILIPPINARUM* AND *CERASTODERMA EDULE* USING THE COPULA APPROACH.**

Inna BOLDINA, Peter G. BENINGER

Annexes

.

ANNEXE 1. TYPES OF COPULAE TESTED, THEIR DEPENDENCE STRUCTURE AND METHODOLOGICAL DETAILS

The principal difference between families of copulae lies in tail behavior. The choice of appropriate copula is obviously determined by the dependence structure in the observed data. As we can see from Fig.1, copulae with the same Spearman correlation coefficient ρ present different dependence structures.

Elliptical copulae are the copulae of elliptical distributions (Gaussian and t-distributions) and do not have simple closed-form expressions. The most popular elliptical copulae are the Gaussian copula and t-copula, which are the copula of the d-dimensional normal or t-distribution respectively. The Gaussian copula with linear correlation matrix R can be described by:

$$C(u_1, u_2; \Sigma) = \Phi_{\Sigma}(\varphi^{-1}(u_1), \varphi^{-1}(u_2))$$

where $\varphi(u)$ is the cumulative distribution function (*cdf*) with mean 0 and variance 1, Φ_{Σ} is the *cdf* of a standard multivariate Gaussian with mean 0 and covariance matrix Σ .

As shown in Appendix Fig.1.A, the elliptical Gaussian copula is symmetrical about the center, and is characterized by equal tail dependence (i.e. similar dependence structure for small and large data values). The Gaussian copula can be considered as a generalization of the OLS model, because in the particular case when we use the Gaussian copula with all marginal variables normally distributed, the results of maximum likelihood estimation of the Gaussian copula will be the same as those of OLS (Parsa & Klugman 2011).

The elliptical Gaussian and t-copulae (Appendix Figs 1A, B) have a similar dependence structure at the center of the distribution, but the extreme cases are more pronounced for the t-copula. The t-copula has also an additional parameter: degrees of freedom (*df*) that controls the tails dependence. The t-copula converges

to a Gaussian copula at large df (> 30), in the same way as the Student t-distribution converges to a normal distribution at large df.

Archimedean copulae, such as the Gumbel and the Clayton copulae also capture the full range of dependence between two studied variables, while they also have closed form expressions and completely different dependence structures than Elliptical copulae. The construction of the Archimedean copulae (here, the Clayton, Gumbel and Frank copulae) is completely different, because they are not derived from a known distribution, but rather constructed from a generator function which is specific for each copula. For example, the generator function for Clayton copula is given by the formula: $\varphi(t) = t^{-\theta} - 1/\theta$ and the distribution of Clayton copula is: $C_\theta(u_1, u_2) = (u_1^{-\theta} + u_2^{-\theta} - 1)^{-1/\theta}$, for $\theta > 0$, where θ is the copula parameter.

The dependence between the Clayton copula parameter and Kendall's tau rank measure is given by:

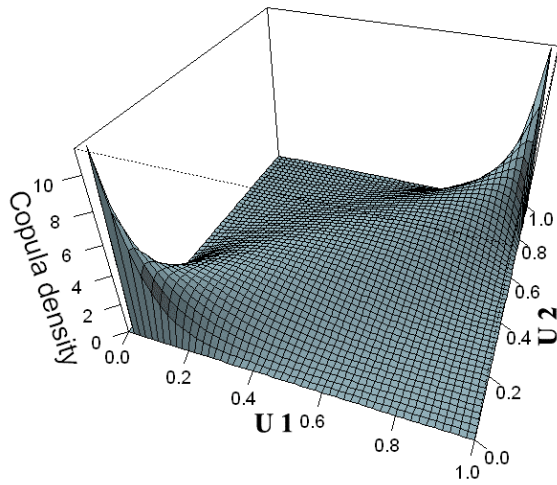
$$\tau = \theta / (\theta + 2).$$

The parameter of lower tail dependence for this copula can be calculated by following equation:

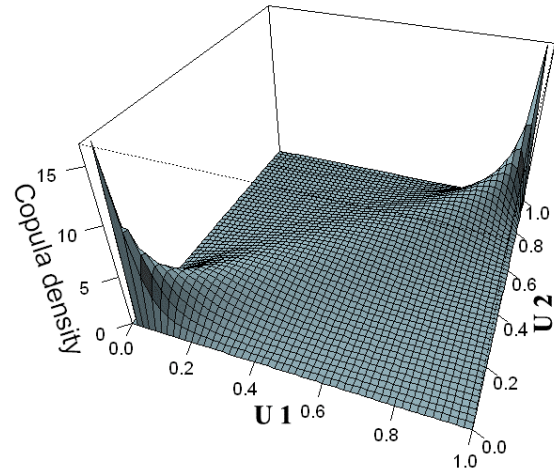
$$\lambda = 2^{-1/\theta}.$$

The Clayton and Gumbel copulae are asymmetric: the Clayton is characterized by strong lower tail dependence (Appendix Fig. 1C), while the Gumbel (Appendix Fig. 1D) shows strong upper tail dependence. Hence, when the Clayton copula is the best-fitted copula for the L-W correlation, this means that the small - sized individuals are more strongly correlated than the large - sized individuals.

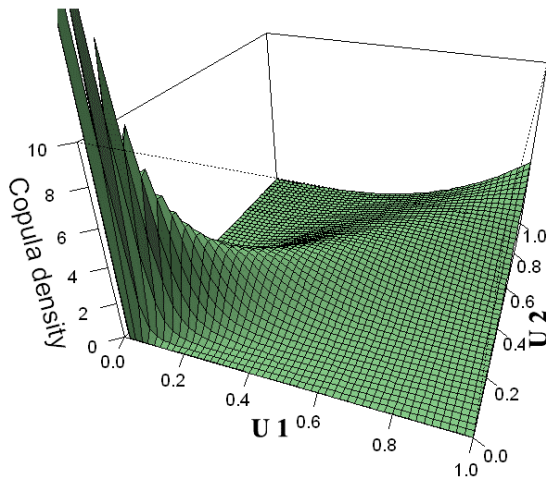
The strength of correlation between marginals depends on the value of the copula parameter: when $\theta = 1$, dependence = 0. The Frank copula (Appendix Fig. 1E) can model data distributions which present weak dependence at both tails.



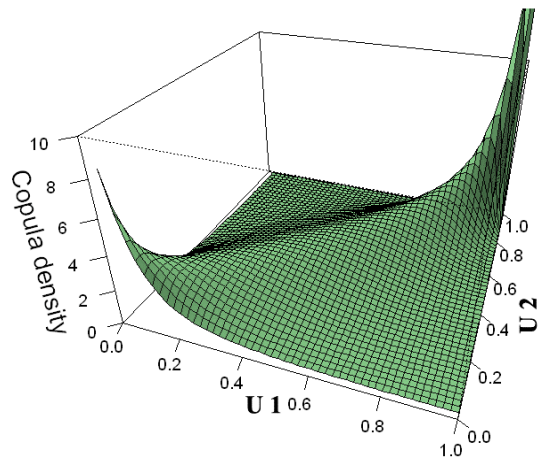
A. Gaussian copula with $\theta = 0.81$, $\lambda = 0$
 $= 0.505$



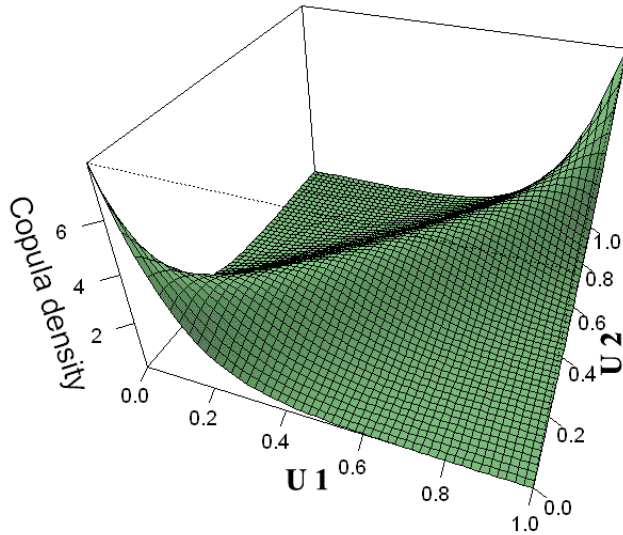
B. t-copula df=4 with $\theta = 0.81$, λ



C. Clayton copula with $\theta = 3.15$, $\lambda = 0.802$
 2.582 , $\lambda = 0.69$



D. Gumbel copula with $\theta =$



E. Frank copula with $\theta = 7.9$, $\lambda = 0$

Figure 1. The densities of different copulae with the same Spearman correlation coefficient $\rho = 0.8$ U1, U2: uniform distributions of dependent variables

Ties in pseudo-observations

All statistical tests for copulae are designed for continuous marginals, so the presence of repeated values (ties) in the data can result in biased conclusions. It is therefore important to test for the presence of ties (as in Appendix Fig. 1), and when present, randomly break them (Kojadinovic & Yan 2010). With our allometric data, for example, if the presence of ties is not taken into account in the goodness-of-fit test, the Clayton copula is rejected at the 5% level, whereas when the ties are broken at random, the Clayton copula is not rejected.

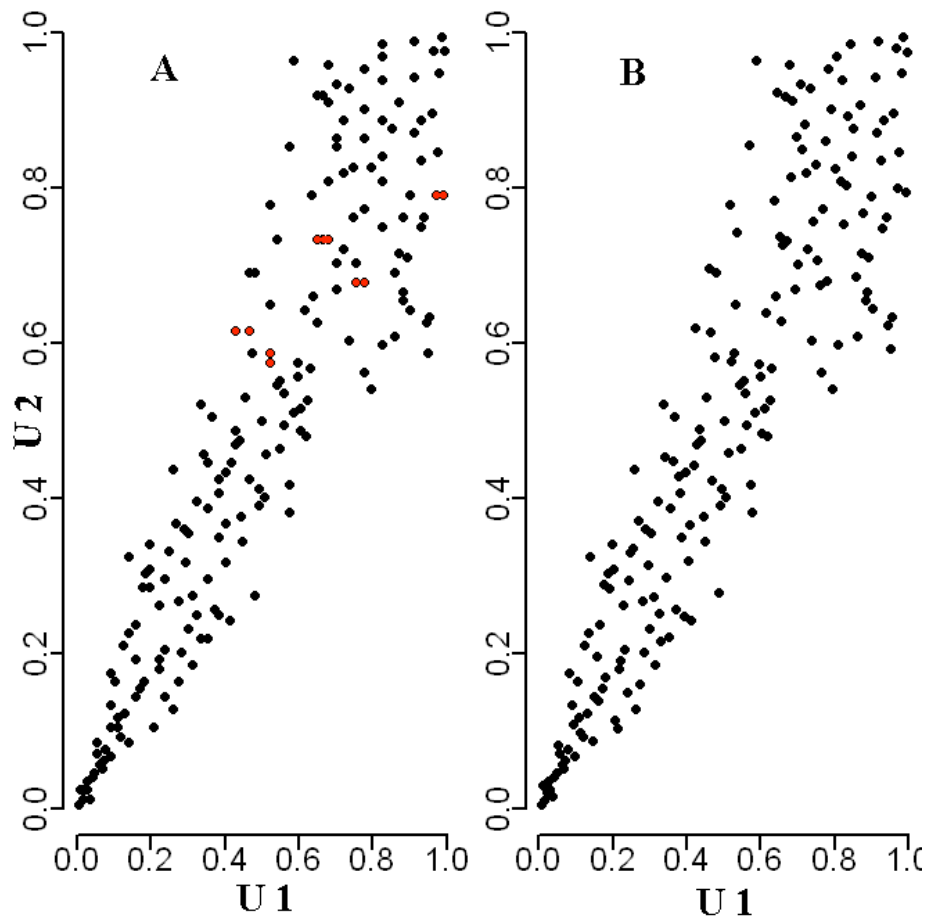


Figure 2. Pseudo-observations for length-weight data for *C. edule* at the non-impacted site. Pseudo-observations with average ranks for ties. Several ties are indicated in red. Pseudo-observations with ties broken randomly.

ANNEXE 2. ENQUÊTE RÉALISÉE SUR LE SITE DU GOIS AUPRÈS DES PÊCHEURS À PIED RÉCRÉATIFS

1. Numéro de questionnaire

2. Date

3. Jour de la semaine

4. Coefficient de marée

5. Heure

6. Sexe

H	
F	

7. Age de l'interviewé

18 - 35	
35 - 50	
+ de 50	

8. A déduire

Agriculteur	
Artisan, commerçant	
Cadre, profession libérale	
Employé	
Ouvrier	
Retraité	
Etudiant	
Chômeur	

Autre	
-------	--

9. Vous êtes ici en tant que

Résident principal	
Résident secondaire	
Touriste	

10. Où résidez-vous de façon permanente ?

Ville

Code postale

Pour les non résidents

11. Si vous êtes touriste, vous logez

Camping-car	
Hôtel	
Famille/amis	
Autre	

12. Au cours de ce séjour, combien de jours allez-vous passer dans la région ?

13. Au cours de ce séjour, combien de jours allez-vous venir sur ce site pour pratiquer la pêche à pied ?

14. La pêche de loisir est-elle la raison principale de votre venue dans la région ?

Oui	
Non	

Si oui

Si non, aller à la colonne 2

Pour tous

18. Par quel moyen de transport êtes vous venu aujourd'hui sur le site ?

En voiture particulière	
En voiture de location	
En vélo	
En moto/scooter	
En train	
En bus	
A pied	
Autre	

19. Combien de personnes ont fait le trajet avec vous aujourd'hui en voiture ?

20. Quel est le nombre de chevaux fiscaux de cette voiture ?

Inférieur ou égal à 4 CV	
Entre 5 et 6 CV	
Entre 7 et 9 CV	
10 CV et plus	

21. Si ce n'est pas en voiture

15. Par quel moyen de transport êtes vous venu de votre résidence principale à votre logement actuel ?

En voiture particulière	
En voiture de location	
En vélo	
En moto/scooter	
En train	
En bus	
Autre	

Pour ceux qui sont venus en voiture

16. Combien de personnes ont fait le trajet en voiture avec vous de votre résidence principale à votre logement actuel ?

17. Quel est le nombre de chevaux fiscaux de cette voiture ?

Inférieur ou égal à 4 CV	
Entre 5 et 6 CV	
Entre 7 et 9 CV	
10 CV et plus	

Quel a été votre temps de trajet aujourd'hui en heures et en minutes de votre point de départ jusqu'à ce site ?

22. Au cours de 12 derniers mois, combien de fois êtes vous venus sur ce site ?

23. Depuis combien de temps pratiquez-vous la pêche à pied récréative (en années)?

24. Pratiquez-vous la pêche à pied sur d'autres sites ? Si oui, lesquels ?

25. Quelle est votre profession ?

26. Dans le cas de fermeture du site pour raisons sanitaires combien de kilomètres êtes vous prêts à parcourir pour changer de site ?

LITERATURE CITED

- Akaike H (1973). Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In: B.N. Petrov FC (ed) Second International Symposium on Information Theory. Akademiai Kiado, Budapest (1973). 267–281.
- Akaike H (1981). Likelihood of a model and information criteria. *Journal of Econometrics* 16:3-14.
- Alberini A, Kahn J (2009). Handbook on contingent valuation. Edward Elgar Publishing., 448 pp.
- Allen AP, Gillooly JF, Brown JH (2005). Linking the global carbon cycle to individual metabolism. *Functional Ecology* 19:202-213.
- Aller RC (1988). Benthic fauna and biogeochemical processes in marine sediment: the role of burrow structures. In: Blackburn TH, Sorensen J (eds). Nitrogen cycling in coastal marine environments. J. Wiley and Sons, New York, 301–338.
- Altman DG (1998). Statistical reviewing for medical journals. *Statistics in Medicine* 17:2661-2674.
- Ambrose RF, Schmitt RJ, Osenberg CW (1996). Predicted and observed environmental impacts. Can we foretell ecological change? In: Schmitt RJ, Osenberg CW (eds). Detecting ecological impacts: Concepts and applications in coastal habitats. Academic Press, 345-369.
- Anderson DR (2008). Model based inference in the life sciences: A primer on evidence. Springer-Verlag New York Inc., 212 pp.
- Anderson DR, Link WA, Johnson DH, Burnham KP (2001). Suggestions for presenting the results of data analyses. *Journal of Wildlife Management* 65:373-378.
- Anderson FE, Meyer LM (1986). The interaction of tidal currents on a disturbed intertidal bottom with a resulting change in particulate matter quantity, texture and food quality. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 22:19-29.
- André C, Rosenberg R (1991). Adult-larval interactions in the suspension-feeding bivalves *Cerastoderma edule* and *Mya arenaria*. *Marine Ecology Progress Series* 71:227–234.
- Andrew NL, Mapstone BD (1987). Sampling and the description of spatial pattern in marine ecology. *Oceanography and Marine Biology: Annual Review* 25:39–90.
- Appéré G (2002). Analyse économique des comportements face à un risque sanitaire : le cas de la pêche récréative de coquillages. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale.
- Appéré G (2004). L'évaluation des actifs à usage récréatif : la méthode contingente des coûts de transport. *Revue d'Économie Régionale et Urbaine* 2004:81-106.
- Appéré G, Bonnieux F (2003). Analyse du comportement face à un risque sanitaire : cas de la consommation non-marchande de coquillages. *Revue d'économie politique* 113:373-401.

- Arkema KK, Abramson SC, Dewsbury BM (2006). Marine ecosystem-based management: From characterization to implementation. *Frontiers in Ecology and the Environment* 10:525-532.
- Armonies W (1994a). Drifting meio - and macrobenthic invertebrates on tidal flats in Königshafen: A review. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 48:299-320.
- Armonies W (1994b). Turnover of postlarval bivalves in sediments of tidal flats in Königshafen (German Wadden sea). *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 48:291-297.
- Aspden RJ, Vardy S, Perkins RG, Davidson IR, Bates R, Paterson DM (2004). The effects of clam fishing on the properties of surface sediments in the lagoon of Venice, Italy. *Hydrology and Earth Systems Sciences* 8:160-169.
- Babirat C, Mouritsen KN, Poulin R (2004). Equal partnership: two trematode species, not one, manipulate the burrowing behaviour of the New Zealand cockle, *Austrovenus stutchburyi*. *Journal of Helminthology* 78:195-199.
- Bacchetti P (2002). Peer review of statistics in medical research: the other problem. *British Medical Journal* 324:1271-1273.
- Bachelet G, Guillou J, Labourg P-J (1992). Adult-larval and juvenile interactions in the suspension-feeding bivalve, *Cerastoderma edule* (L.): field observations and experiments. In: Colombo G (ed) *Marine Eutrophication and Population Dynamics: 25th European Marine Biology Symposium*. International Symposium Series, Ferrara (Italy), 175-182.
- Baddeley A, Turner R (2005). Spatstat: An R package for analyzing spatial point patterns. *Journal of Statistical Software* 12:1-42.
- Baize D (2000). *Guide des analyses en pédologie: choix, expression, présentation, interprétation*. Institut National de la Recherche Agronomique, 266 pp.
- Ballantyne F (2013). Evaluating model fit to determine if logarithmic transformations are necessary in allometry: a comment on the exchange between Packard (2009) and Kerkhoff and Enquist (2009). *Journal of Theoretical Biology* 317:418-421.
- Barrio Froján CRS, Cooper KM, Bremner J, Defew EC, Wan Hussin WMR, Paterson DM (2011). Assessing the recovery of functional diversity after sustained sediment screening at an aggregate dredging site in the North Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 92:358-366.
- Bejarano S, Mumby P, Sotheran I (2011). Predicting structural complexity of reefs and fish abundance using acoustic remote sensing (RoxAnn). *Marine Biology* 158:489-504.
- Bella S, Fidler F, Williams J, Cumming G (2005). Researchers misunderstand confidence intervals and standard error bars. *Psychological Methods* 10:389-396.
- Benaglia T, Chauveau D, Hunter DR, Young DS (2009). mixtools: An R package for analyzing finite mixture models. *Journal of Statistical Software* 32:1-29.

- Bender EA, Case TJ, Gilpin ME (1984). Perturbation Experiments in Community Ecology: Theory and Practice. *Ecology* 65:1-13.
- Beninger P, Elner R, Moran M, Decottignies P (2011). Downward trophic shift during breeding migration in the shorebird *Calidris mauri* (western sandpiper). *Marine Ecology Progress Series* 428:259-269.
- Beninger PG (1984). Seasonal variations of the major lipid classes in relation to the reproductive activity of two species of clams raised in a common habitat: *Tapes decussatus* L. (Jeffreys, 1863) and *T. philippinarum* (Adams & Reeve, 1850). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 79:79-90.
- Beninger PG, Boldina I, Katsanevakis S (2012). Strengthening statistical usage in marine ecology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 426–427:97-108.
- Beninger PG, Lucas A (1984). Seasonal variations in condition, reproductive activity, and gross biochemical composition of two species of adult clam reared in a common habitat: *Tapes decussatus* L. (Jeffreys) and *Tapes philippinarum* (Adams & Reeve). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 79:19-37.
- Beninger PG, Potter TM, St-Jean SD (1995a). Paddle cilia fixation artefacts in pallial organs of adult *Mytilus edulis* and *Placopecten magellanicus* (Mollusca, Bivalvia). *Canadian Journal of Zoology* 73:610–614.
- Beninger PG, St-Jean SD, Poussart Y (1995b). Labial palps of the blue mussel *Mytilus edulis* (Bivalvia: Mytilidae). *Marine Biology* 123:293-303.
- Benmessaoud F (2007). Qualité physico-chimique, métallique et bactériologique des eaux de l'estuaire du Bou Regreg et impact sur la biologie et la démographie de *Venerupis decussata* (LINNE, 1758) et *Cardium edule* (LINNE, 1767). Doctorat d'Etat. Faculté des Sciences Agdal, Rabat. .
- Bennett EM, Peterson GD, Gordon LJ (2009). Understanding relationships among multiple ecosystem services. *Ecology Letters* 12:1394-1404.
- Berg D (2007). Copula goodness of fit tests: A comparative study, copulae and multivariate return distributions in finance-Theory, applications, opportunities and problems. Conference: Warwick Business School, United Kingdom
- Berger JO, Berry DA (1988). Statistical analysis and the illusion of objectivity. *American Scientist* 76:159–165.
- Bergström U, Englund G, Bonsdorff E (2002). Small-scale spatial structure of Baltic Sea zoobenthos—inferring processes from patterns. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 281:123-136.

- Berkson J (2003). Tests of significance considered as evidence. *International Journal of Epidemiology* 32:687–691.
- Bertrand S, Burgos JM, Gerlotto F, Atiquipa J (2005). Lévy trajectories of Peruvian purse-seiners as an indicator of the spatial distribution of anchovy (*Engraulis ringens*). *ICES Journal of Marine Science* 62:477–482.
- Besag J (1977). Comments on Ripley's paper. *Journal of the Royal Statistical Society, Series A* 39:193–195.
- Besag JP, Diggle J (1977). Simple Monte Carlo tests for spatial pattern. *Applied Statistics* 26:327–333.
- Beukema JJ (1976). Biomass and species richness of the macro-benthic animals living in the tidal flats of the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 10:236-261.
- Beukema JJ (1993). Successive changes in distribution patterns as an adaptive strategy in the bivalve *Macoma balthica* (L.) in the Wadden sea. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 47:287-304.
- Beukema JJ, de Vlas J (1989). Tidal-current transport of thread-drifting postlarval juveniles of the bivalve *Macoma balthica* from the Wadden Sea to the North Sea. *Marine Ecology Progress Series* 52:193–200.
- Beurier JP (1979). Ressources halieutiques et droit international. Faculté de droit et des sciences économiques, Université de Bretagne occidentale., 168 pp.
- Beurier JP (2010). Droits maritimes. Dalloz, Paris, 1027 pp.
- Beyth-Marom R, Fidler F, Cumming G (2008). Statistical cognition: Towards evidence-based practice in statistics and statistics education. *Statistics Education Research Journal* 7:20–39.
- Bhattacharya CG (1967). A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. *Biometrics* 23:115–135.
- Biggs R, Carpenter SR, Brock WA (2009). Turning back from the brink: Detecting an impending regime shift in time to avert it. *Proceedings of the National Academy of Sciences*
- Bjørnstad ON (2006). Package 'ncf': spatial nonparametric covariance functions
- Blanchard GF (1990). Overlapping microscale dispersion patterns of meiofauna and microphytobenthos. *Marine Ecology Progress Series* 68:101-111.
- Blanco PD, Rostagno CM, del Valle HF, Beeskow AM, Wiegand T (2008). Grazing impacts in vegetated dune fields: predictions from spatial pattern analysis. *Rangeland Ecology & Management* 61:194-203.
- Bland RC (1990). Research methods in psychiatry. *Canadian Journal of Psychiatry* 35:614–615.

- Blome D, Schleier U, van Bernem KH (1999). Analysis of the small-scale spatial patterns of free-living marine nematodes from tidal flats in the East Frisian Wadden Sea. *Marine Biology* 133:717-726.
- Boardman RC, Vann JE (2011). A review of the application of copulas to improve modelling of non-bigaussian bivariate relationships (with an example using geological data) Proceedings of the 19th International Congress on modelling and simulation. The Modelling and Simulation Society of Australia and NZ, Perth, Australia, 627-633.
- Bockstael NE, Strand IE, McConnell KE, Arsanjani F (1990). Sample selection bias in the estimation of recreation demand functions: an application to sportfishing. *Land Economics* 66:40-49.
- Boese BL (2002). Effects of recreational clam harvesting on eelgrass (*Zostera marina*) and associated infaunal invertebrates: in situ manipulative experiments. *Aquatic Botany* 73:63-74
- Bolam SG, Coggan RC, Eggleton J, Diesing M, Stephens D (2014). Sensitivity of macrobenthic secondary production to trawling in the English sector of the Greater North Sea: A biological trait approach. *Journal of Sea Research* 85:162–177.
- Bolam SG, Fernandes TF, Huxham M (2002). Diversity, biomass, and ecosystem processes in the marine benthos. *Ecological Monographs* 72:599-615.
- Bolam SG, Schratzberger M, Whomersley P (2006). Macro - and meiofaunal recolonisation of dredged material used for habitat enhancement: Temporal patterns in community development. *Marine Pollution Bulletin* 52:1746-1755.
- Boldina I, Beninger PG (2013). Fine-scale spatial structure of the exploited infaunal bivalve *Cerastoderma edule* on the French Atlantic coast. *Journal of Sea Research* 76:193-200.
- Boldina I, Beninger PG, Le Coz M (2014). Effect of long-term mechanical perturbation on intertidal soft-bottom meiofaunal community spatial structure. *Journal of Sea Research* 85:85-91.
- Bonnieux F, Rainelli P (2002). Évaluation des dommages des marées noires : une illustration à partir du cas de l'Erika et des pertes d'agrément des résidents. *Economie et statistique* 357:173-187.
- Bontems P, Rotillon G (2007). *Economie de l'environnement*. La Découverte, Coll. Repères, 3ème édition, 120 pp.
- Borcard D, Legendre P, Avois-Jacquet C, Tuomisto H (2004). Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* 85:1826-1832.
- Botsford LW, Castilla JC, Peterson CH (1997). The management of fisheries and marine ecosystems. *Science* 277:509-515.
- Bott S, Pye K (2001). Gradistat: a grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments. *Earth Surface Processes and Landforms* 26:1237–1248.

- Botta-Dukat Z (2005). Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* 16:533–540.
- Bowers EA (1969). *Cercaria bucephalopsis haimeana* (Lacaze-Duthiers, 1854) (Digenea: Bucephalidae) in the cockle, *Cardium edule* L. in South Wales. *Journal of Natural History* 3:409-422.
- Bowers EA, Bartoli P, Russell Pinto F, James BL (1996). The metacercariae of sibling species of *Meiogymnophallus*, including *M rebecqui* comb. nov. (Digenea : Gymnophallidae), and their effects on closely related *Cerastoderma* host species (Mollusca : Bivalvia). *Parasitology Research* 82:505-510.
- Bowker M, Maestre F, Mau R (2013). Diversity and patch-size distributions of biological soil crusts regulate dryland ecosystem multifunctionality. *Ecosystems* 16:923-933.
- Box GEP (1976). Science and Statistics. *Journal of The American Statistical Association* 81:791-799.
- Bradshaw GA, Spies TA (1992). Characterizing canopy gap structure in forests using wavelet analysis. *Journal of Ecology* 80:205-215.
- Bremner J, Rogers SI, Frid CLJ (2003). Assessing functional diversity in marine benthic ecosystems: a comparison of approaches. *Marine Ecology Progress Series* 254:11-25.
- Bremner J, Rogers SI, Frid CLJ (2006). Matching biological traits to environmental conditions in marine benthic ecosystems. *Journal of Marine Systems* 60:302–316.
- Broughton SA, Bryan KM (2008). Discrete Fourier analysis and wavelets: Applications to signal and image processing. Wiley-Interscience, 360 pp.
- Browman HI, Stergiou KI (2004). Perspectives on ecosystem-based approaches to the management of marine resources. *Marine Ecology Progress Series* 274:269-303.
- Browman HI, Stergiou KI (2005). Theme Section: Politics and socio-economics of ecosystem-based management of marine resources. *Marine Ecology-Progress Series* 300:241-296.
- Brown B, Herbert Wilson Jr W (1997). The role of commercial digging of mudflats as an agent for change of infaunal intertidal populations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 218:49-61.
- Brown C, Liebovitch L, Glendon R (2007). Lévy flights in Dobe Ju/'hoansi foraging patterns. *Human Ecology* 35:129-138.
- Brown SS, Gaston GR, Rakocinski CF, Heard RW (2000). Effects of sediment contaminants and environmental gradients on macrobenthic community trophic structure in Gulf of Mexico estuaries. *Estuaries and Coasts* 23:411–424.
- Brown WG, Nawas F (1973). Impact of aggregation on the estimation of outdoor recreation demand functions. *American Journal of Agricultural Economics* 55:246-249.

- Buisson L, Grenouillet G, Villéger S, Canal J, Laffaille P (2013). Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Global Change Biology* 19:387-400.
- Burnham K, Anderson D (2002). Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach. Springer New York, 514 pp.
- Bush A, Lafferty K, Lotz J, Shostak A (1997). Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology* 83:575 - 583.
- Butler RW, Kaiser GW, Smith GEJ (1987). Migration chronology, length of stay, sex ratio, and weight of western sandpipers, (*Calidris mauri*) on the south coast of British Columbia *Journal of Field Ornithology* 58:103-111.
- Cadotte MW, Carscadden K, Mirotchnick N (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48:1079-1087.
- Caiado J, Crato N, Peña D (2006). A periodogram-based metric for time series classification. *Computational Statistics & Data Analysis* 50:2668-2684.
- Cameron AC, Trivedi PK (2013). Regression analysis of count data. Cambridge University Press, 566 pp.
- Cameron TA (1992). Combining contingent valuation and travel cost data for the valuation of non-market goods. *Land Economics* 68:302-317.
- Carpenter S (1998). The need for large-scale experiments to assess and predict the response of ecosystems to perturbation. In: Groffman P (ed) *Successes, limitations, and frontiers in ecosystem science*. Springer-Verlag, New York, 287-312.
- Carpenter SR (1990). Large-Scale Perturbations: Opportunities for Innovation. *Ecology* 71:2038-2043.
- Carrière JF (2004). Copulas. In: *Encyclopedia of Actuarial Science*. Wiley-Blackwell. , 1944 pp.
- Carter DW, Liese C (2010). Hedonic valuation of sportfishing harvest *Marine Resource Economics* 25:391-407.
- Carvalho S, Constantino R, Cerqueira M, Pereira F, Subida MD, Drake P, Gaspar MB (2013). Short-term impact of bait digging on intertidal macrobenthic assemblages of two south Iberian Atlantic systems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 132:65–76.
- Carver RP (1978). The case against statistical significance testing. *Harvard Educational Review* 48:378–399.
- Casado-Martínez MC, Fernández N, Forja JM, DelValls TA (2007). Liquid versus solid phase bioassays for dredged material toxicity assessment. *Environment International* 33:456-462.
- Cazelles B, Chavez M, Berteaux D, Ménard F, Vik J, Jenouvrier S, Stenseth N (2008). Wavelet analysis of ecological time series. *Oecologia* 156:287-304.

- Champely S, Chessel D (2002). Measuring biological diversity using Euclidean metrics. *Environmental and Ecological Statistics* 9:167-177.
- Chandler JH, Fryer JG, Amanda J (2005). Metric capabilities of low-cost digital cameras for close range surface measurement. *Photogrammetric record* 20:12-26.
- Chapman G, Newell G (1949). The distribution of lugworms (*Arenicola marina* L.) over the flats at Whistable. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 28:627-634.
- Chapman MG (2000). Poor design of behavioural experiments gets poor results: examples from intertidal habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250:77-95.
- Chapman MG, Underwood AJ (2008). Scales of variation of gastropod densities over multiple spatial scales: comparison of common and rare species. *Marine Ecology Progress Series* 354:147-160.
- Chappell LH (1993). Physiology and nutrition. In: Cox FEG (ed) *Modern Parasitology—a Textbook of Parasitology*. Blackwell Science, Oxford, 107-192.
- Charpentier A, Fermanian J-D (2007). The estimation of copulas: theory and practice. In: J. R (ed) *Copulas: From theory to application in finance*. Risk Books, London, 350 pp.
- Chatfield C (2003). *The analysis of time series: An introduction*. Chapman and Hall/CRC, 352 pp.
- Chegrani P (2005). Évaluer les bénéfices environnementaux sur les masses d'eau. *Série études* 05 – E08
- Chou YH (1995). Spatial patterns and spatial autocorrelation. *Lecture Notes in Computer Science* 988:365–376.
- Christensen R (2005). Testing fisher, neyman, pearson, and bayes. *American Statistician* 59:121-126.
- Ciollaro G, Romano N (1995). Spatial variability of the hydraulic properties of a volcanic soil. *Geoderma* 65:263-282.
- Claereboudt M (1999). Fertilization success in spatially distributed populations of benthic free-spawners: A simulation model. *Ecological Modelling* 121:221-233.
- Clawson M, Knetsch J (1996). *Economics of Outdoor recreation*. Johns Hopkins University Press, Baltimore., pp.
- Cléach M-P (2008). *Marée amère : pour une gestion durable de la pêche*. Rapport n° 132. Office parlementaire d'évaluation des choix scientifiques et technologiques., 175 pp.
- Cleary DR (2003). An examination of scale of assessment, logging and ENSO-induced fires on butterfly diversity in Borneo. *Oecologia* 135:313-321.
- Cochrane KL (2005). *Fishery manager's guidebook. Management measures and their application.*, Rome, 424 pp.

- Coffen-Smout SS, Rees EIS (1999). Burrowing behaviour and dispersion of cockles *Cerastoderma edule* L. following simulated fishing disturbance. *Fisheries Research* 40:65-72.
- Cohen J (1977). *Statistical power analysis for the behavioral sciences*. Academic Press, New York 474 pp.
- Cohen J (1994). The earth is round ($p < .05$). *American Psychologist* 49:997-1003.
- Cohen WB, A ST, Bradshaw GA (1990). Semivariograms of digital imagery for analysis of conifer canopy structure. *Remote Sensing of Environment* 34:167-178.
- Coleman FC, Williams SL (2002). Overexploiting marine ecosystem engineers: potential consequences for biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution* 17:40-44.
- Coma R, Lasker HR (1997). Small-scale heterogeneity of fertilization success in a broadcast spawning octocoral. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 214:107-120.
- Comeau M, Conan GY (1992). Morphometry and gonad maturity of male snow crab, *Chionoecetes opilio*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49:2460-2468.
- Commuto JA, Thrush SF, Pridmore RD, Hewitt JE, Cummings VJ (1995). Dispersal dynamics in a wind-driven benthic system. *Limnology and Oceanography* 40:1513-1518.
- Commuto JA, Tita G (2002). Differential dispersal rates in an intertidal meiofauna assemblage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 268:237-256.
- Conan GY, Comeau M (1986). Functional maturity and terminal molt of male snow crab, *Chionoecetes opilio*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43:1710-1719.
- Conover DO (2007). Nets versus Nature. *Nature* 450:179-180.
- Cook RJ, Farewell VT (1996). Multiplicity considerations in the design and analysis of clinical trials. *Journal of the Royal Statistical Society. Series A: Statistics in Society* 159:93-110.
- Cosqueric-Boldina I (2011). Cadre juridique des activités de pêche à pied des coquillages sur le littoral atlantique français. *Annuaire de Droit Maritime et Océanique* XXIX:145-181.
- Cottenie K, De Meester L (2003). Comment to Oksanen (2001): reconciling Oksanen (2001) and Hurlbert (1984). *Oikos* 100:394-396.
- Coull BC, Chandler GT (1992). Pollution and meiofauna: field, laboratory, and mesocosm studies. *Oceanography and marine biology* 30:191-271.
- Cousins SH (1991). Species diversity measurement: choosing the right index. *Trends in Ecology & Evolution* 6:190-192.
- Crain CM, Halpern BS, Beck MW, Kappel CV (2009). Understanding and managing human threats to the coastal marine environment. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1162:39-62.
- Creel MD, Loomis JB (1990). Theoretical and empirical advantages of truncated count data estimators for analysis of deer hunting in California. *American Journal of Agricultural Economics* 72:434-441.

- Cumming G (2009). Inference by eye: Reading the overlap of independent confidence intervals. *Statistics in Medicine* 28:205-220.
- Cumming G, Finch S (2005). Inference by eye confidence intervals and how to read pictures of data. *American Psychologist* 60:170-180.
- Cumming G, Williams J, Fidler F (2004). Replication and researchers' understanding of confidence intervals and standard error bars. *Understanding Statistics* 3:299-311.
- Curran PJ (1988). The semivariogram in remote sensing: An introduction. *Remote Sensing of Environment* 24:493-507.
- Curtis L (1995). Growth, trematode parasitism, and longevity of a long-lived marine gastropod (*Ilyanassa obsoleta*). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 75:913-925.
- Dakos V, Kéfi S, Rietkerk M, Nes EHv, Scheffer M (2011). Slowing Down in Spatially Patterned Ecosystems at the Brink of Collapse. *The American naturalist* 177:E153-E166.
- Dakos V, Nes E, Donangelo R, Fort H, Scheffer M (2010). Spatial correlation as leading indicator of catastrophic shifts. *Theoretical Ecology* 3:163-174.
- Dale MRT (2000). *Spatial pattern analysis in plant ecology*. Cambridge University Press, 326 pp.
- Dale MRT, Dixon P, Fortin M-J, Legendre P, Myers DE, Rosenberg MS (2002). Conceptual and mathematical relationships among methods for spatial analysis. *Ecography* 25:558-577.
- Dale MRT, Mah M (1998). The use of wavelets for spatial pattern analysis in ecology. *Journal of Vegetation Science* 9:805-814.
- Dang C, de Montaudouin X (2009). Brown Muscle Disease and Manila Clam *Ruditapes philippinarum* dynamics in Arcachon Bay, France. *Journal of Shellfish Research* 28:355-362.
- Dang C, Gonzalez P, Mesmer-Dudons N, Bonami J, Caill-Milly N, de Montaudouin X (2009). Virus-like particles associated with brown muscle disease in Manila clam, *Ruditapes philippinarum*, in Arcachon Bay (France). *Journal of Fish Diseases* 32:577-584.
- Danovaro R, Scopa M, Gambi C, Fraschetti S (2007). Trophic importance of subtidal metazoan meiofauna: evidence from in situ exclusion experiments on soft and rocky substrates. *Marine Biology* 152:339-350.
- Dare PJ, Bell MC, Walker P, Bannister RCA (2004). *Historical and current status of cockle and mussel stocks in the wash*. Centre for Environment, Fisheries and Aquaculture Science, 85 pp.
- Daubechies I (1988). Orthonormal bases of compactly supported wavelets. *Communications on Pure and Applied Mathematics* 41:909-996.

- David P, Berthou P, Noel P, Jarne P (1997). Patchy recruitment patterns in marine invertebrates: a spatial test of the density-dependent hypothesis in the bivalve *Spisula ovalis*. *Oecologia* 111:331-340.
- Dayton P, Tegner M (1984). The importance of scale in community ecology: a kelp forest example with terrestrial analogs. In: P. Price, Slobodchikoff C, Gaud W (eds). *A New ecology: Novel approaches to interactive systems*. John Wiley & Sons, 457-481.
- de la Peña VH, Ibragimov R, Sharakhmetov S (2006). Characterizations of joint distributions, copulas, information, dependence and decoupling, with applications to time series Lecture Notes-Monograph Series. Optimality: The Second Erich L. Lehmann Symposium Institute of Mathematical Statistics, 183-209.
- de Montaudouin X, Bachelet G (1996). Experimental evidence of complex interactions between biotic and abiotic factors in the dynamics of an intertidal population of the bivalve *Cerastoderma edule*. *Oceanologica Acta* 19:449–463.
- de Montaudouin X, Binias C, Lassalle G (2012). Assessing parasite community structure in cockles *Cerastoderma edule* at various spatio-temporal scales. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 110:54-60.
- de Montaudouin X, Kisielewski I, Bachelet G, Desclaux C (2000). A census of macroparasites in an intertidal bivalve community, Arcachon Bay, France. *Oceanologica Acta* 23:453-468.
- de Montaudouin X, Lanceleur L (2011). Distribution of parasites in their second intermediate host, the cockle *Cerastoderma edule*: community heterogeneity and spatial scale. *Marine Ecology Progress Series* 428:187-199.
- de Montaudouin X, Thieltges DW, Gam M, Krakau M, Pina S, Bazairi H, Dabouineau L, Russell-Pinto F, Jensen KT (2009). Digenean trematode species in the cockle *Cerastoderma edule*: identification key and distribution along the north-eastern Atlantic shoreline. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 89:543-556.
- De Robertis A, Williams K (2008). Weight–length relationships in fisheries studies: The standard allometric model should be applied with caution. *Transactions of the American Fisheries Society* 137:707–719.
- de Roos AM, McCauley E, Wilson WG (1998). Pattern formation and the spatial scale of interaction between predators and their prey. *Theoretical Population Biology* 53:108-130.
- Degraer S, Meire P, Vincx M (2007). Spatial distribution, population dynamics and productivity of *Spisula subtruncata*: implications for *Spisula* fisheries in seaduck wintering areas. *Marine Biology* 152:863-875.

- Delgado M, Pérez-Camacho A (2007). Comparative study of gonadal development of *Ruditapes philippinarum* (Adam and Reeve) and *Ruditapes decussatus* (L.) (Mollusca: Bivalves) : Influence of temperature. *Scientia Marina* 71:471-484.
- Dellapenna TM, Allison MA, Gill GA, Lehman RD, Warnken KW (2006). The impact of shrimp trawling and associated sediment resuspension in mud dominated, shallow estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 69:519-530.
- Dernie KM, Kaiser MJ, Warwick RM (2003). Recovery rates of benthic communities following physical disturbance. *Journal of Animal Ecology* 72:1043-1056.
- Deronzier P, Terra S (2006). Étude sur la valorisation des aménités du Loir. Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable. SÉRIE ETUDES 06-E-01
- Desaunay Y, Perddou JB, Beillois P (1981). Etude des nurseries de poissons du littoral de la Loire-Atlantique. *Science et Pêche* 319:1-23.
- Desclaux C, Russell-Pinto F, de Montaudouin X, Bachelet G (2006). First record and description of metacercariae of *Curtuteria arguinae* n. sp.(Digenea: Echinostomatidae), parasite of cockles *Cerastoderma edule* (Mollusca: Bivalvia) in Arcachon Bay, France. *Journal of Parasitology* 92:578-587.
- Desclaux Cl, Montaudouin Xd, Bachelet G (2004). Cockle *Cerastoderma edule* population mortality: role of the digenean parasite *Himasthla quissetensis*. *Marine Ecology Progress Series* 279:141-150.
- Deyak TA, Smith VK (1978). Congestion et participation in outdoor recreation: a household function production approach. *Journal of Environmental Economics and Management* 5:63–80.
- Díaz S, Cabido M (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16:646-655.
- Dienes Z (2011). Bayesian versus Orthodox statistics: Which side are you on? *Perspectives on Psychological Science* 6:274-290.
- Diggle PJ (2003). Statistical analysis of spatial point patterns. Hodder Education Publishers, 159 pp.
- Diggle PJ, Ribeiro PJ, Christensen OF (2003). An introduction to model-based geostatistics. Lecture Notes in Statistics. In: *Spatial Statistics and Computational Methods*, Vol 173. Springer, 43-86.
- Donangelo R, Fort H, Dakos V, Scheffer M, Van Nes EH (2010). Early warnings for catastrophic shifts in ecosystems: comparison between spatial and temporal indicators. *International Journal of Bifurcation and Chaos* 20:315-321.
- Dray S, Dufour AB (2007). The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* 22:1-20.

- Dubben H-H, Beck-Bornholdt H-P (2005). Systematic review of publication bias in studies on publication bias. *British Medical Journal* 331:433-434.
- Dufour SC, Steiner G, Beninger PG (2006). Phylogenetic analysis of the peri-hydrothermal vent bivalve *Bathypecten vulcani* based on 18s rRNA. *Malacologia* 48:35–42.
- Dungan JL, Perry JN, Dale MRT, Legendre P, Citron-Pousty S, Fortin MJ, Jakomulska A, Miriti M, Rosenberg MS (2002). A balanced view of scale in spatial statistical analysis. *Ecography* 25:626-640.
- Dupont C (2003). La malacofaune de sites mésolithiques et néolithiques de la façade atlantique : Contribution à l'économie et à l'identité culturelle des groupes concernés. Thèse de Doctorat, l'Université de Paris I. Panthéon-Sorbonne.
- Dupont C (2006). Façade atlantique de la France et la Manche. <http://www.archeozoo.org>.
- Dupont C, Gruet Y (2005). Malacofaune et crustacés marins des amas coquilliers mésolithiques de Beg-an-Dorchenn (Plomeur, Finistère) et de Beg-er-Vil (Quiberon, Morbihan) Table ronde de Nantes. G. Marchand and A. Tresset Nantes
- Durrieu de Madron X, Ferré B, Le Corre G, Grenz C, Conan P, Pujo-Pay M, Buscail R, Bodiot O (2005). Trawling-induced resuspension and dispersal of muddy sediments and dissolved elements in the Gulf of Lion (NW Mediterranean). *Continental Shelf Research* 25:2387-2409.
- Dutertre M, Beninger PG, Barillé L, Papin M, Haure J (2010). Rising water temperatures, reproduction and recruitment of an invasive oyster, *Crassostrea gigas*, on the French Atlantic coast. *Marine Environmental Research* 69:1-9.
- Dutilleul P (1993a). Modifying the t-test for assessing the correlation between 2 spatial processes. *Biometrics*:305–314.
- Dutilleul P (1993b). Spatial heterogeneity and the design of ecological field experiments. *Ecology* 74:1646-1658.
- Duvic-Paoli L-A (2011). La convention des nations unies sur le droit de la mer. L'Harmattan, collection Justice internationale., 192 pp.
- Dzikowski R, Diamant A, Paperna I (2003). Trematode metacercariae of fishes as sentinels for a changing limnological environment. *Diseases of Aquatic Organisms* 55:145-150.
- Eckman JE, Thistle D (1988). Small-scale spatial pattern in meiobenthos in the San Diego Trough. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 35:1565-1578.
- Edwards AWF (1992). Likelihood. Johns Hopkins University Press, expanded edition 296 pp.
- Efron B, Tibshirani V (1994). An introduction to the bootstrap. Chapman and Hall/CRC, 456 pp.
- Egger M, Smith GD, Schneider M, Minder C (1997). Bias in meta-analysis detected by a simple, graphical test. *British Medical Journal* 315:629-634.

- Ehrhardt NM, Restrepo VR (1989). The Florida stone crab fishery: A reusable resource? In: Caddy JF (ed) Marine invertebrate fisheries: their assessment and management. Wiley, Nueva York, 225-240.
- Elliott KH, Bull RD, Gaston AJ, Davoren GK (2009). Underwater and above-water search patterns of an Arctic seabird: reduced searching at small spatiotemporal scales. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63:1773–1785.
- Englin J, Shonkwiler JS (1995). Estimating social welfare using count data models: an application to long-run recreation demand under conditions of endogenous stratification and truncation. *The review of economics and statistics* 77:104-112.
- Fabiano M, Danovaro R (1999). Meiofauna distribution and mesoscale variability in two sites of the Ross Sea (Antarctica) with contrasting food supply. *Polar Biology* 22:115-123.
- Fairweather P (1991). Statistical power and design requirements for environmental monitoring. *Marine and Freshwater Research* 42:555-567.
- Falcão M, Caetano M, Serpa D, Gaspar M, Vale C (2006). Effects of infauna harvesting on tidal flats of a coastal lagoon (Ria Formosa, Portugal): Implications on phosphorus dynamics. *Marine Environmental Research* 61:136-148.
- Falcao M, Gaspar MB, Caetano M, Santos MN, Vale C (2003). Short-term environmental impact of clam dredging in coastal waters (south of Portugal): chemical disturbance and subsequent recovery of seabed. *Marine Environmental Research* 56:649–664.
- Fanning KA, Carder KL, Betzer PR (1982). Sediment resuspension by coastal waters: a potential mechanism for nutrient re-cycling on the ocean's margins. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 29:953-965.
- FAO (1995). Code of conduct for responsible fisheries, Rome, 41 pp.
- Farrell-Gray CC, Gotelli NJ (2005). Allometric exponents support a 3/4-power scaling law. *Ecology* 86:2083-2087.
- Fauchald K (1977). The Polychaete worms, definitions and keys to the Orders, Families and Genera. University of Washington Press., 188 pp.
- Fauchald K, Jumars PA (1979). The diet of worms: An analysis of polychaete feeding guilds. *Oceanography and marine biology* 17:193-284.
- Fauvel P (1923). Polychètes errantes Faune de France, 488 pp.
- Fegley SR (1987). Experimental variation of near-bottom current speeds and its effects on depth distribution of sand-living meiofauna. *Marine Biology* 95:183-191.
- Feise R (2002). Do multiple outcome measures require p-value adjustment? *BMC Medical Research Methodology* 2:8.

- Fermanian J-D, Scaillet O (2004). Some statistical pitfalls in copula modeling for financial applications. FAME Working Paper No. 108 57-72 pp.
- Ferns PN, Rostron DM, Siman HY (2000). Effects of mechanical cockle harvesting on intertidal communities. *Journal of Applied Ecology* 37:464–474.
- Ferreira SM, Jensen KT, Pardal MA (2005). Infection characteristics of a trematode in an estuarine isopod: influence of substratum. *Hydrobiologia* 539:149-155.
- Ferriere R, Cazelles B (1999). Universal power laws govern intermittent rarity in communities of interacting species. *Ecology* 80:1505-1521.
- Fidler F, Burgman MA, Cumming G, Buttrose R, Thomason N (2006). Impact of criticism of null-hypothesis significance testing on statistical reporting practices in conservation biology. *Conservation Biology* 20:1539-1544.
- Fiordelmondo C, Manini E, Gambi PA (2003). Short-term impact of clam harvesting on sediment chemistry, benthic microbes and meiofauna in the Goro lagoon (Italy). *Chemistry and Ecology* 19:173-187.
- Fisher RA (1959). *Statistical methods and scientific inference*. Oliver and Boyd, Edinburgh (second ed.), 175 pp.
- Flach EC (1992). Disturbance of benthic infauna by sediment-reworking activities of the lugworm *Arenicola marina*. *Netherlands Journal of Sea Research* 30:81-89.
- Flach EC (1993). The distribution of the amphipod *Corophium arenarium* in the Dutch Wadden Sea: relationships with sediment composition and the presence of cockles and lugworms. *Netherlands Journal of Sea Research* 31:281-290.
- Flach EC, Beukema JJ (1994). Density-governing mechanisms in populations of the lugworm *Arenicola marina* on tidal flats. *Marine Ecology Progress Series* 115:139-149.
- Flach EC, de Bruin W (1993). Effects of *Arenicola marina* and *Cerastoderma edule* on distribution, abundance and population structure of *Corophium volutator* in Gullmarsfjorden western Sweden. *Sarsia* 78:105-118.
- Flandrin P, Gonçalves P, Abry P (2010). Scale Invariance and Wavelets. In: Abry P, Gonçalves P, Véhel JL (eds). *Scaling, Fractals and Wavelets*. ISTE, 71-102.
- Flynn DFB, Gogol-Prokurat M, Nogeire T, Molinari N, Richers BT, Lin BB, Simpson N, Mayfield MM, DeClerck F (2009). Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters* 12:22-33.
- Fortin M-J, Dale MRT (2005). *Spatial analysis: A guide for ecologists*. Cambridge University Press. Cambridge 365 pp.
- Fortin M-J, Dale MRT, ver Hoef J (2002). Spatial analysis in ecology. In: El-Shaarawi AH, Piegorisch WW (eds). *Encyclopedia of Environmetrics*. Wiley, Chichester, 2051–2058.

- Fortin M-J, Drapeau P, Legendre P (1989). Spatial autocorrelation and sampling design in plant ecology. *Vegetatio* 83:209-222.
- Fortin M-J, James PMA, MacKenzie A, Melles SJ, Rayfield B (2012). Spatial statistics, spatial regression, and graph theory in ecology. *Spatial Statistics* 1:100-109.
- Fortin M-J, Payette S (2002). How to test the significance of the relation between spatially autocorrelated data at the landscape scale: a case study using fire and forest maps. *Ecoscience* 9:213–218.
- Foucart M (2005). Suivi des coquillages de pêche à pied professionnelle. COREPEM.
- Foucart M (2008). Gestion de la ressource pêchée à pied en Vendée. COREPEM.
- Francisco C, Almeida A, Castro A, Pina S, Russell-Pinto F, Rodrigues P, Santos M (2010). Morphological and molecular analysis of metacercariae of *Diphtherostomum brusinae* (Stossich, 1888) Stossich, 1903 from a new bivalve host *Mytilus galloprovincialis*. *Journal of Helminthology* 12:1-6.
- Franz DR (1993). Allometry of shell and body weight in relation to shore level in the intertidal bivalve *Geukensia demissa* (Bivalvia: Mytilidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 174:193-207.
- Fraterrigo JM, Rusak JA (2008). Disturbance-driven changes in the variability of ecological patterns and processes. *Ecology Letters* 11:756-770.
- French SS, González-Suárez M, Young JK, Durham S, Gerber LR (2011). Human disturbance Influences reproductive success and growth rate in California Sea Lions (*Zalophus californianus*). *PLoS ONE* 6:e17686.
- Gabe M (1968). Techniques histologiques. Masson et Cie, Paris, 113 pp.
- Galindo-Cortes G, De Anda-Montañez JA, Arreguín-Sánchez F, Salas S, Balart EF (2010). How do environmental factors affect the stock–recruitment relationship? The case of the Pacific sardine (*Sardinops sagax*) of the northeastern Pacific Ocean. *Fisheries Research* 102:173-183.
- Gallucci F, Moens T, Fonseca G (2009). Small-scale spatial patterns of meiobenthos in the Arctic deep sea. *Marine Biodiversity* 39:9-25.
- Gam M, Bazaïri H, Jensen KT, de Montaudouin X (2008). Metazoan parasites in an intermediate host population near its southern border: the common cockle (*Cerastoderma edule*) and its trematodes in a Moroccan coastal lagoon (Merja Zerga). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 88:357-364.
- Gam M, De Montadouin X, Bazairi H (2009). Do trematode parasites affect cockle (*Cerastoderma edule*) secondary production and elimination? *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 89:1395-1402.

- Gam M, de Montaudouin X, Bazairi H (2010). Population dynamics and secondary production of the cockle *Cerastoderma edule*: A comparison between Merja Zerga (Moroccan Atlantic Coast) and Arcachon Bay (French Atlantic Coast). *Journal of Sea Research* 63:191-201.
- Gamito S, Furtado R (2009). Feeding diversity in macroinvertebrate communities: A contribution to estimate the ecological status in shallow waters. *Ecological Indicators* 9:1009-1019.
- Garcia S, Zerbi A, Aliaume C, Do Chi T, Lasserre G (2003). The ecosystem approach to fisheries. Issues, terminology, principles, institutional foundations, implementation and outlook. FAO Fisheries Technical Paper 443:71.
- Garrett KA (1997). Use of statistical tests of equivalence (bioequivalence tests) in plant pathology. *Phytopathology* 87:372-374.
- Garrod G, Willis KG (1999). Economic valuation of the environment. Edward Elgar Publishing Ltd., Cheltenham, UK, 384 pp.
- Gelfand AE, Diggle PJ (2010). Handbook of spatial statistics. Taylor & Francis Group., 607 pp.
- Gelman A (2009). Why we (usually) don't have to worry about multiple comparisons. CPRC Working Paper No. 09-12:1-31.
- Gelman A, Stern H (2006). The difference between 'significant' and 'not significant' is not itself statistically significant. *American Statistician* 60:328–331.
- Genest C, Rémillard B, Beaudoin D (2009). Goodness-of-fit tests for copulas: A review and a power study. *Insurance: Mathematics and Economics* 44:199-213.
- George SL (1985). Statistics in medical journals: A survey of current policies and proposals for editors. *Medical and Pediatric Oncology* 13:109-112.
- Gerino M, Stora G, Francois-Carcaillet F, Gilbert F, Poggiale JC, Mermillod-Blondin F, Desroisier G, Vervier P (2003). Macro-invertebrate functional groups in freshwater and marine sediments: a common mechanistic classification. *Vie et Milieu* 53:221–231.
- Gerlach S (1977). Attraction to decaying organisms as a possible cause for patchy distribution of nematodes in a Bermuda beach. *Ophelia* 16:151–165.
- Germano JD (1999). Ecology, statistics, and the art of misdiagnosis: the need for a paradigm shift. *Environmental Reviews* 7:167-190.
- Gerrodette T (2011). Inference without significance: Measuring support for hypotheses rather than rejecting them. *Marine Ecology* 32:404-418.
- Gibson RN, Robb L (1992). The relationship between body size, sediment grain size and the burying ability of juvenile plaice, *Pleuronectes platessa*. *Journal of Fish Biology* 40:771-778.
- Giere O (2009). Meiobenthology: The microscopic motile fauna of aquatic sediments. Springer-Verlag Berlin and Heidelberg GmbH & Co. K, 546 pp.
- Gigerenzer G (2004). Mindless statistics. *The Journal of Socio-Economics* 33:587-606.

- Gigerenzer G, Krauss S, Vitouch O (2004). The null ritual: what you always wanted to know about significance testing but were afraid to ask. In: Kaplan D (ed) The Sage handbook of quantitative methodology for the social sciences. Sage Ltd., Thousand Oaks, CA (2004), 391–408.
- Gilkinson KD, Fader GBJ, Gordon Jr DC, Charron R, McKeown D, Roddick D, Kenchington ELR, MacIsaac K, Bourbonnais C, Vass P, Liu Q (2003). Immediate and longer-term impacts of hydraulic clam dredging on an offshore sandy seabed: effects on physical habitat and processes of recovery. *Continental Shelf Research* 23:1315-1336.
- Gingold R, Ibarra-Obando SE, Rocha-Olivares A (2011). Spatial aggregation patterns of free-living marine nematodes in contrasting sandy beach micro-habitats. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 91:615-622.
- Givens G, Smith DD, Tweedie RL (1997). Publication bias in meta-analysis: A bayesian data-augmentation approach to account for issues exemplified in the passive smoking debate. *Statistical Science* 12:221–250.
- Glover DM, Jenkins WJ, Doney SC (2011). Modeling methods for marine science. Cambridge University Press., 588 pp.
- Goñi-Urriza M, de Montaudouin X, Guyoneaud R, Bachelet G, de Wit R (1999). Effect of macrofaunal bioturbation on bacterial distribution in marine sandy sediments, with special reference to sulphur-oxidising bacteria. *Journal of Sea Research* 41:269-279.
- Goodman S (2008). A dirty dozen: Twelve P-value misconceptions. *Seminars in Hematology* 45:135-140.
- Goodman S, Altman D, George S (1998). Statistical reviewing policies of medical journals. *Journal of General Internal Medicine* 13:753-756.
- Goodman SN (1999). Toward evidence-based medical statistics. 1: The P value fallacy. *Annals of Internal Medicine* 130:995-1004.
- Goodman SN (2001). Of P-values and Bayes: a modest proposal. *Epidemiology* 12:295–297.
- Gould A, Kimmerer W (2010). Development, growth, and reproduction of the cyclopoid copepod *Limnoithona tetraspina* in the upper San Francisco Estuary. *Marine Ecology Progress Series* 412:163-177.
- Graham M (1955). Effect of trawling on animals of the sea bed. *Deep-Sea Research Part I Oceanographic Research Papers* 3 1-6.
- Gray JS, Dayton P, Thrush S, Kaiser MJ (2006). On effects of trawling, benthos and sampling design. *Marine Pollution Bulletin* 52:840-843.
- Green RH (1979). Sampling design and statistical methods for environmental biologists. Wiley, Chichester. , 272 pp.

- Green RH (1989). Power analysis and practical strategies for environmental monitoring. *Environmental Research* 50:195-205.
- Greene WH (2011). *Econometric analysis*. Prentice Hall, 1232 pp.
- Greenland S (1990). Randomization, statistics, and causal inference. *Epidemiology* 1:421–429.
- Greenland S, Robins JM (1991). Empirical-Bayes adjustments for multiple comparisons are sometimes useful. *Epidemiology* 2:244–251.
- Grenfell BT, Bjornstad ON, Kappey J (2001). Travelling waves and spatial hierarchies in measles epidemics. *Nature* 414:716-723.
- Griffiths J, Dethier M, Newsom A, Byers J, Meyer J, Oyarzun F, Lenihan H (2006). Invertebrate community responses to recreational clam digging. *Marine Biology* 149:1489-1497.
- Griffiths SP, Fry GC, Manson FJ, Lou DC (2010). Age and growth of longtail tuna (*Thunnus tonggol*) in tropical and temperate waters of the central Indo-Pacific. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 67:125-134.
- Grogger JT, Carson RT (1991). Models for truncated counts. *Journal of Applied Econometrics* 6:225-238.
- Gross K, Cardinale BJ (2005). The functional consequences of random vs. ordered species extinctions. *Ecology Letters* 8:409-418.
- Grotius H (1625). *On the law of war and peace*. Kessinger Publishing, 2004, 343 pp.
- Grumbine RE (1994). What Is ecosystem management? *Conservation Biology* 8:27-38.
- Guttal V, Jayaprakash C (2009). Spatial variance and spatial skewness: leading indicators of regime shifts in spatial ecological systems. *Theoretical Ecology* 2:3-12.
- Haining R (2003). *Spatial data analysis: Theory and practice*. Cambridge University Press, 452 pp.
- Hall NG, Smith KD, de Lestang S, Potter IC (2006). Does the largest chela of the males of three crab species undergo an allometric change that can be used to determine morphometric maturity? *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 63:140-150.
- Hall SA, Wilcox AJ (2007). The fate of epidemiologic manuscripts: a study of papers submitted to *Epidemiology*. *Epidemiology* 18:262–265.
- Hamilton D, Diamond A, Wells P (2006). Shorebirds, snails, and the amphipod (*Corophium volutator*) in the upper Bay of Fundy: top–down vs. bottom–up factors, and the influence of compensatory interactions on mudflat ecology. *Hydrobiologia* 567:285-306.
- Hanemann WM (1994). Valuing the environment through contingent valuation. *The Journal of Economic Perspectives* 8:19-43.
- Hanley JA (2004). Confidence limits vs power calculations. *Epidemiology* 5:264–266.
- Hanley N, Shogren J, White B (1997). *Environmental economics: In theory and practice*. Oxford University Press, USA, 764 pp.

- Hardege J, Bentley M, Beckmann M, Müller C (1996). Sex pheromones in marine polychaetes: volatile organic substances (VOS) isolated from *Arenicola marina*. Marine Ecology Progress Series 139:157-166.
- Hardege JD, Bentley MG (1997). Spawning synchrony in *Arenicola marina*: evidence for sex pheromonal control. Proceedings the royal society 264:1041–1047.
- Harry AV, Macbeth WG, Gutteridge AN, Simpfendorfer CA (2011). The life histories of endangered hammerhead sharks (Carcharhiniformes, Sphyrnidae) from the east coast of Australia. Journal of Fish Biology 78:2026-2051.
- Harte J (2011). Maximum entropy and ecology. A theory of abundance, distribution, and energetics. Oxford University Press, New York, 280 pp.
- Hasselblad V (1966). Estimation of parameters for a mixture of normal distributions. Technometrics 8:431–444.
- Hastings A, Wysham DB (2010). Regime shifts in ecological systems can occur with no warning. Ecology Letters 13:464-472.
- Haure J, Baud JP (1995). Approche de la capacité trophique dans un bassin ostréicole (baie de Bourgneuf). Rapport Direction Ressources Vivantes IFREMER RIDVR-95-96/RA-BOUIN.
- Hauser L, Adcock GJ, Smith PJ, Bernal RJH, Carvalho GR (2002). Loss of microsatellite diversity and low effective population size in an overexploited population of New Zealand snapper (*Pagrus auratus*) Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 99:11742-11747.
- Hausman JA, Leonard GK, McFadden D (1995). A utility-consistent, combined discrete choice and count data model: assessing recreational use losses due to natural resources damage. Journal of Public Economics 56:1-30.
- Hayes AF, Cai L (2007). Using heteroskedasticity-consistent standard error estimators in OLS regression: An introduction and software implementation. Behavior Research Methods 39:709-722.
- Hayward PJ, Ryland JS (1990). The marine fauna of the British Isles and North- West Europe. Clarendon Press, 386 pp.
- Heffner RA, Butler MJ, Reilly CK (1996). Pseudoreplication revisited. Ecology 77:2558-2562.
- Heip C (1975). On the significance of aggregation in some benthic marine invertebrates. In: Barnes H (ed) Proc. 9th Eur. Mar. Biol. Symp. Aberdeen Univ. Press, Aberdeen, 527–538.
- Herfaut J, Levrel H, Drogou M, Thébaud O, Véron G (2012). Ecological and economic impacts of marine recreational fishing in France. Amure Publications, Working Papers Series D-33-2012:26.

- Hermesen JM, Collie JS, Valentine PC (2003). Mobile fishing gear reduces benthic megafaunal production on Georges Bank. *Marine Ecology Progress Series* 260:97-108.
- Hewitt J, Thrush S, Cummings V, Pridmore R (1996). Matching patterns with processes: predicting the effect of size and mobility on the spatial distributions of the bivalves *Macomona liliana* and *Austrovenus stutchburyi*. *Marine Ecology Progress Series* 135:57-67.
- Hewitt JE, Pridmore RD, Thrush SF, Cummings VJ (1997). Assessing the short-term stability of spatial patterns of macrobenthos in a dynamic estuarine system. *Limnology and Oceanography* 42:282–288.
- Hewitt JE, Thrush SF (2009). Do Species' abundances become more spatially variable with stress? *The Open Ecology Journal* 2:37-46.
- Hilbe JM (2011). Negative binomial regression. Cambridge University Press, 570 pp.
- Hilborn RW (2007). Biodiversity loss in the ocean: How bad is it? *Science* 316:1281-1282.
- Hitier B, Ratiskol G, L'Heveder J (2010). Evaluation de la fréquentation des zones de pêche à pied sur le littoral Loire-Bretagne, <http://archimer.ifremer.fr/doc/00041/15232/of> pp.
- Hixon MA, Tissot BN (2007). Comparison of trawled vs untrawled mud seafloor assemblages of fishes and macroinvertebrates at Coquille Bank, Oregon. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 344:23-34.
- Hoang IP (2006). Springer handbook of engineering statistics. Springer-Verlag London Limited, 1120 pp.
- Honkoop PJC, Pearson GB, Lavaleye MSS, Piersma T (2006). Spatial variation of the intertidal sediments and macrozoo-benthic assemblages along Eighty-mile Beach, North-western Australia. *Journal of Sea Research* 55:278-291.
- Hoover KD, Siegler MV (2008). The rhetoric of 'signifying nothing': a rejoinder to Ziliak and McCloskey. *Journal of Economic Methodology* 15:57–68.
- Hotelling H (1949). Letter, In: An economic study of the monetary evaluation of recreation in the national parks, Washington, DC: National Park Service
- Houle TB, Penzien DB (2009). Statistical reviewing for *Headache*. *Headache: The Journal of Head and Face Pain* 49:159–161.
- Hsieh C-h, Reiss CS, Hunter JR, Beddington JR, May RM, Sugihara G (2006). Fishing elevates variability in the abundance of exploited species. *Nature* 443:859-862.
- Hubbard R, Bayarri MJ (2003). Confusion over measures of evidence (p's) versus errors (α 's) in classical statistical testing. *The American Statistician* 57:171–182.
- Hubbard R, Bayarri MJ, Christensen R (2005). Testing Fisher, Neyman, Pearson, and Bayes', in *The American Statistician* 59: 121–126: comment by Hubbard and Bayarri and response. *American Statistician* 59:353-354.

- Huck SW (2011). Reading statistics and research. Pearson, 592 pp.
- Hulings NC, Gray JS (1976). Physical factors controlling abundance of meiofauna on tidal and atidal beaches. *Marine Biology* 34:77-83.
- Hurlbert SH (1984). Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54:187-211.
- Hurlbert SH (1990). Spatial distribution of the montane unicorn. *Oikos* 58:257-271
- Hurlbert SH (2004). On misinterpretations of pseudoreplication and related matters: a reply to Oksanen. *Oikos* 104:591-597.
- Hurlbert SH, Lombardi CM (2009). Final collapse of the Neyman-Pearson decision theoretic framework and rise of the neoFisherian. *Annales Zoologici Fennici* 46:311-349.
- Hurvich CM, Tsai C-L (1989). Regression and time series model selection in small samples. *Biometrika* 76:297-307.
- Hutchings JA, Reynolds JD (2004). Marine fish population collapses: Consequences for recovery and extinction risk. *Bioscience* 54:297-309.
- Huth WL, Morgan OA (2011). Measuring the willingness to pay for cave diving. *Marine Resource Economics* 26:151-166.
- Hüttel M (1990). Influence of the lugworm *Arenicola marina* on porewater nutrient profiles of sand flat sediments *Marine Ecology Progress Series* 62:241-248.
- Huxham M, Richards M (2003). Can postlarval bivalves select sediment type during settlement? A field test with *Macoma balthica* (L.) and *Cerastoderma edule* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 288:279-293.
- Illian J, Penttinen A, Stoyan H, Stoyan D (2008). Statistical analysis and modelling of spatial point patterns (Statistics in practice). Wiley-Interscience, 560 pp.
- Ingole BS, Goltekar R, Gonsalves S, Ansari ZA (2005). Recovery of deep-sea meiofauna after artificial disturbance in the Central Indian Basin. *Marine Georesources & Geotechnology* 23:253-266.
- International Council for the Exploration of the Sea (2010). Report of the planning group on recreational fisheries (PGRFS). . Bergen, Norway. 7-11 June 2010., 192 pp.
- Isler K, Barbour AD, Martin RD (2002). Line-fitting by rotation: A nonparametric method for bivariate allometric analysis. *Biometrical journal* 44:289-304.
- Iwasa Y, Sato K, Nakashima S (1991). Dynamic modeling of wave regeneration (Shimagare) in subalpine *Abies* forests. *Journal of Theoretical Biology* 152:143–158.
- Jackson MJ, James R (1979). The influence of bait digging on cockle, *Cerastoderma edule*, populations in north Norfolk. *Journal of Applied Ecology* 16:671–679.

- Jakus P, Shaw WD (1997). Congestion at recreation areas: Empirical evidence on perceptions, mitigating behaviour et management preferences. *Journal of Environmental Management*, 50:389–401.
- Jennings S, Dinmore TA, Duplisea DE, Warr KJ, Lancaster JE (2001a). Trawling disturbance can modify benthic production processes. *Journal of Animal Ecology* 73:459-475.
- Jennings S, Kaiser M, Reynolds JD (2001b). *Marine fisheries ecology*. Blackwell Publishing, Oxford, UK, 432 pp.
- Jennings S, Kaiser MJ (1998). The effects of fishing on marine ecosystems. In: J.H.S. Blaxter AJS, Tyler PA (eds). *Advances in Marine Biology*, Vol Volume 34. Academic Press, 201-352.
- Jennings S, Nicholson M, Dinmore T, Lancaster J (2002). Effects of chronic trawling disturbance on the production of infaunal communities. *Marine Ecology Progress Series* 243:251-260.
- Jensen KT, Castro NF, aacute, ndez, Bachelet G (1999). Infectivity of *Himasthla* spp. (Trematoda) in cockle (*Cerastoderma edule*) spat. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 79:265-271.
- Jensen KT, Latama G, Mouritsen KN (1996). The effect of larval trematodes on the survival rates of two species of mud snails (hydrobiidae) experimentally exposed to desiccation, freezing and anoxia. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 50:327-335.
- Jiao Y, Cortés E, Andrews K, Guo F (2011). Poor-data and data-poor species stock assessment using a Bayesian hierarchical approach. *Ecological Applications* 21:2691-2708.
- Joe H (1994). Multivariate extreme-value distributions with applications to environmental data. *La revue canadienne de statistique* 22:47-64.
- Joe J (1997). *Multivariate models and dependence concepts*. Chapman & Hall, London, U.K., 399 pp.
- Johnson DH (1999). The insignificance of statistical significance testing. *Journal of Wildlife Management* 63:763-772.
- Johnson GEL, Attrill MJ, Sheehan EV, Somerfield PJ (2007). Recovery of meiofauna communities following mudflat disturbance by trampling associated with crab-tiling. *Marine Environmental Research* 64:409-416.
- Johnston RJ, Ranson MH, Besedin EY, Helm EC (2006). What determines willingness to pay per fish? A meta-analysis of recreational fishing values. *Marine Resource Economics* 21:1-32.
- Jones J (1992). Environmental impact of trawling on the seabad - a review. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 26:59-67.
- Jones T, Ma Y (2001). Teacher's aide: geologic characteristics of hole-effect variograms calculated from lithology-Indicator variables. *Mathematical Geology* 33:615-629.

- Journel A, Froidevaux R (1982). Anisotropic hole-effect modeling. *Mathematical Geology* 14:217–239.
- Journel AG, Huijbregts CJ (1978). *Mining geostatistics*. Academic Press, New York, 600 pp.
- Kaiser MJ, Broad G, Hall SJ (2001a). Disturbance of intertidal soft-sediment benthic communities by cockle hand raking. *Journal of Sea Research* 45:119-130.
- Kaiser MJ, Collie JS, Hall SJ, Jennings S, Poiner IR (2001b). Impacts of fishing gear on marine benthic habitats Reykjavik Conference on Responsible Fisheries in the Marine Ecosystem, Reykjavik, Iceland
- Kaiser MJ, Ramsay K, Richardson CA, Spence FE, Brand AR (2000). Chronic fishing disturbance has changed shelf sea benthic community structure. *Journal of Animal Ecology* 69:494-503.
- Katsanevakis S (2006). Modelling fish growth: Model selection, multi-model inference and model selection uncertainty. *Fisheries Research* 81:229-235.
- Katsanevakis S, Maravelias CD (2008). Modelling fish growth: multi-model inference as a better alternative to a priori using von Bertalanffy equation. *Fish and Fisheries* 9:178-187.
- Katsanevakis S, Salomidi M, Panou A (2010). Modelling distribution patterns and habitat preference of the invasive green alga *Caulerpa racemosa* in the Saronikos Gulf (Eastern Mediterranean). *Aquatic Biology* 10:57-67.
- Katsanevakis S, Thessalou-Legaki M (2007). First record of *Alicia mirabilis* (Anthozoa: Actiniaria) from the Aegean Sea and density assessment with distance sampling in a site of high abundance. *Marine Biology Research* 3:468-472.
- Katsanevakis S, Thessalou-Legaki M, Karlou-Riga C, Lefkaditou E, Dimitriou E, Verriopoulos G (2007a). Information-theory approach to allometric growth of marine organisms. *Marine Biology* 151:949-959.
- Katsanevakis S, Xanthopoulos J, Protopapas N, Verriopoulos G (2007b). Oxygen consumption of the semi-terrestrial crab *Pachygrapsus marmoratus* in relation to body mass and temperature: an information theory approach. *Marine Biology* 151:343–352.
- Katsanevakis S, Zenetos A, Mačić V, Beqiraj S, Poursanidis D, Kashta L (2011). Invading the Adriatic: spatial patterns of marine alien species across the Ionian–Adriatic boundary. *Aquatic Biology* 13:107-118.
- Katz KA, Crawford GH, Lu DW, Kantor J, Margolis DJ (2004). Statistical reviewing policies in dermatology journals: Results of a questionnaire survey of editors. *Journal of the American Academy of Dermatology* 51:234-240.
- Kawata M, Hayashi M, Hara T (2001). Interactions between neighboring algae and snail grazing in structuring microdistribution patterns of periphyton. *Oikos* 92:404–416.

- Kéfi S, Rietkerk M, Roy M, Franc A, de Ruiter PC, Pascual M (2011). Robust scaling in ecosystems and the meltdown of patch size distributions before extinction. *Ecology Letters* 14:29-35.
- Kerkhoff AJ, Enquist BJ (2009). Multiplicative by nature: why logarithmic transformation is necessary in allometry. *Journal of Theoretical Biology* 257:519–521.
- Kerr NK (1998). HARKing: hypothesizing after the results are known. *Personality and Social Psychology Review* 2:196–217.
- Kershaw JJ, Richards E, McCarter J, Oborn S (2010). Spatially correlated forest stand structures: a simulation approach using copulas. *Computers and Electronics in Agriculture* 74:120–128.
- Khachatryan D, Bisgaard S (2009). Some results on the variogram in time series analysis. *Quality and Reliability Engineering International* 25:947-960.
- Kim G, Silvapulle MJ, Silvapulle P (2007). Comparison of semiparametric and parametric methods for estimating copulas. *Computational Statistics & Data Analysis* 51:2836-2850.
- Kim J-M, Jung Y, Sungur EA, Han K, Park C, Sohn I (2008). A copula method for modeling directional dependence of genes. *BMC Bioinformatics* 9:225.
- Kleiber (1932). Body size and metabolism. *Hilgardia* 6:315-353.
- Koedijk K, Kole E, Verbeek M (2006). Selecting copulas for risk management CEPR Discussion Paper no. 5652. London, Centre for Economic Policy Research
- Kojadinovic I, Yan J (2010). Modeling multivariate distributions with continuous margins using the copula R package. *Journal of Statistical Software* 34:1-20.
- Kotze DJ, Johnson CA, O'Hara RB, Vepsäläinen K, Fowler MS (2004). Editorial: The Journal of Negative Results in Ecology and Evolutionary Biology. *Journal of Negative Results* 1:1-5.
- Kraan C, van der Meer J, Dekinga A, Piersma T (2009). Patchiness of macrobenthic invertebrates in homogenized intertidal habitats: hidden spatial structure at a landscape scale. *Marine Ecology Progress Series* 383:211-224.
- Kristensen E (2001). Impact of polychaetes (*Nereis spp.* and *Arenicola marina*) on carbon biogeochemistry in coastal marine sediments. *Geochemical Transactions* 2:92.
- Kromkamp JC, Forster RM (2006). Developments in microphytobenthos primary productivity studies. In: Kromkamp J (ed) *Functioning of microphytobenthos in estuaries: Proceedings of the Colloquium, Amsterdam, 21-23 August 2003*. Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Verhandelingen, Afd. Natuurkunde (Tweede Reeks), Vol 103, 9-30.
- Kröncke I, Reiss H (2010). Influence of macrofauna long-term natural variability on benthic indices used in ecological quality assessment. *Marine Pollution Bulletin* 60:58-68.
- Kruschke JK (2010a). Bayesian data analysis. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science* 1:658-676.

- Kruschke JK (2010b). What to believe: Bayesian methods for data analysis. *Trends in Cognitive Sciences* 14:293-300.
- Kühn I (2007). Incorporating spatial autocorrelation may invert observed patterns. *Diversity and Distributions* 13:66–69.
- Kuhnert J, Veit-Köhler G, Büntzow M, Volkenborn N (2010). Sediment-mediated effects of lugworms on intertidal meiofauna. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 387:36-43.
- LaBarbera M (1989). Analysing body size as a factor in ecology and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20:97-117.
- Lajtner J, Luciae A, Marušiae M, Erben R (2008). The effects of trematode *Bucephalus polymorphus* on the reproductive cycle of the zebra mussel *Dreissena polymorpha* in the Drava River. *Acta Parasitologica* 53:85-92.
- Lambert G, Jennings S, Kaiser M, Hinz H, Hiddink J (2011). Quantification and prediction of the impact of fishing on epifaunal communities. *Marine Ecology Progress Series* 430:71-86.
- Lambert L (1943). La coque (*Cardium edule* L). *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* 13:1-4.
- Lang JM, Rothman KJ, Cann CL (1998). That confounded P-value. *Epidemiology* 9:7-8.
- Lang JM, Rothman KJ, Cann CL (1999). The P-value and P-value function. *Epidemiology* 10:345–346.
- Laspougeas C (2007). Etude des gisements naturels de mollusques bivalves accessibles en pêche à pied en Basse-Normandie. Aspects biologiques, halieutiques et sanitaires. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/6426/>
- Lauckner G (1983). Diseases of Mollusca: Bivalvia. In: Kinne O (ed) *Diseases of marine animals*, Vol 2. Biologische Anstalt Helgoland, Hamburg, 477–961.
- Layman RC, Boyce JR, Criddle KR (1996). Chinook sakmon sport fishery. *Land Economics* 72:113-128.
- Legendre P (1993). Spatial autocorrelation: Trouble or new paradigm? *Ecology* 74:1659-1673.
- Legendre P, Dale MRT, Fortin M-J, Gurevitch J, Hohn M, Myers D (2002). The consequences of spatial structure for the design and analysis of ecological field surveys. *Ecography* 25:601-615.
- Legendre P, Fortin M (1989). Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80:107-138.
- Legendre P, Legendre L (1998). *Numerical ecology*. Developments in environmental modelling. Elsevier, Amsterdam, NL. Elsevier Science B.V., Amsterdam, 853 pp.
- Legendre P, Legendre L (2012). *Numerical Ecology*. Elsevier, 880 pp.
- Legendre P, Thrush SF, Cummings VJ, Dayton PK, Grant J, Hewitt JE, Hines AH, McArdle BH, Pridmore RD, Schneider DC, Turner SJ, Whitlatch RB, Wilkinson MR (1997). Spatial structure

- of bivalves in a sandflat : Scale and generating processes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 216:99-128.
- Lelong S (2012). La gouvernance des pêcheurs communautaires à l'interface entre ressources et société. – Perspectives juridiques, biologiques et socioéconomiques., Faculté de Droit et des Sciences politiques. Centre de Droit Maritime et océanique. Université de Nantes.
- Lemoigne M, Desprez M, Ducrotoy JP (1988). Exploitation des ressources en bivalves de la Baie de Somme. Aménagement de la pêche à pied et état de la ressource en coques. Rapports scientifiques et techniques de l'IFREMER, Brest, 177 pp.
- Lennon JJ (2000). Red-shifts and red herrings in geographical ecology. *Ecography* 23:101-113.
- Leplat M (2009). La congestion des sites récréatifs : modélisation économique des choix et application au littoral. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale.
- Leps J, De Bello F, Lavorel S, Berman S (2006). Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. *Preslia* 78:481-501.
- Levin SA (1992). The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73:1943–1967.
- Levitan DR, Sewell MA, Chia F-S (1992). How distribution and abundance influence fertilization success in the sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus*. *Ecology* 73:248–254.
- Li W, Zhang C, Dey DK (2011). Modeling experimental cross-transiograms of neighboring landscape categories with the gamma distribution. *International Journal of Geographical Information Science* 26:599-620.
- Lichstein JW, Simons TR, Shiner SA, Franzreb KE (2002). Spatial autocorrelation and autoregressive models in ecology. *Ecological Monographs* 72:445–463.
- Liebold AM, Sharov AA (1998). Testing for correlation in the presence of spatial autocorrelation in insect count data. *Community Ecology* 33:111–117.
- Lin YJ, Tzeng WN (2009). Modelling the growth of Japanese eel *Anguilla japonica* in the lower reach of the Kao-Ping River, southern Taiwan: an information theory approach. *Journal of Fish Biology* 75:100-112.
- Lindgren M, Dakos V, Gröger JP, Gårdmark A, G K (2012). Early detection of ecosystem regime shifts: A multiple method evaluation for management application. *PLoS ONE* 7
- Lion B, Van Baalen M (2008). Self-structuring in spatial evolutionary ecology. *Ecology Letters* 11:277-295.
- Litzow MA, Urban JD, Laurel BJ (2008). Increased spatial variance accompanies reorganization of two continental shelf ecosystems. *Ecological Applications* 18:1331-1337.
- Long JS, Ervin LH (2000). Using heteroscedasticity consistent standard errors in the linear regression model. *The American Statistician* 54:217-224.

- Longshaw M, Malham SK (2013). A review of the infectious agents, parasites, pathogens and commensals of European cockles (*Cerastoderma edule* and *C. glaucum*). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 93:227-247.
- Loosmore NB, Ford ED (2006). Statistical inference using the G or K point pattern spatial statistics. Ecology 87:1925-1931.
- Lutchman I, Grieve C, Des Clers S, De Santo E (2009). Towards a reform of the Common Fisheries Policy in 2012. A CFP Health Check. IEEP. London, 80 pp.
- Ma Y, Jones T (2001). Teacher's aide: Modeling hole-effect variograms of lithology-Indicator variables. Mathematical Geology 33:631-648.
- MacDougall AS, McCann KS, Gellner G, Turkington R (2013). Diversity loss with persistent human disturbance increases vulnerability to ecosystem collapse. Nature 494:86-89.
- Maison E (2009). Sports et loisirs en mer, Agence des Aires Marines Protégées, Référentiel, 1. of 220 pp.
- Mäler K-G (2000). Development, ecological resources and their management: A study of complex dynamic systems. European Economic Review 44:645-665.
- Mapstone BD (1995). Scalable decision criteria in environmental impact assessment: effect size, type I, and type II errors. In: R.J. Schmitt CWO (ed) Detecting ecological impacts: Concepts and applications in coastal habitats. Academic Press, New York, 67–80.
- Marchal P, Poos J-J, Quirijns F (2007). Linkage between fishers' foraging, market and fish stocks density: Examples from some North Sea fisheries. Fisheries Research 83:33-43.
- Marchini A, Munari C, Mistri M (2008). Functions and ecological status of eight Italian lagoons examined using biological traits analysis (BTA). Marine Pollution Bulletin 56:1076-1085.
- Marshall S, Elliott M (1997). A comparison of univariate and multivariate numerical and graphical techniques for determining inter and intraspecific feeding relationships in estuarine fish. Journal of Fish Biology 53:526-545.
- Martín J, Puig P, Palanques A, Masqué P, García-Orellana J (2008). Effect of commercial trawling on the deep sedimentation in a Mediterranean submarine canyon. Marine Geology 252:150-155.
- Martinez-Espineira R, Amoako-Tuffour J (2008). Recreation demand analysis under truncation, overdispersion, and endogenous stratification : An application to Gros Morne National Park. Econometrics 88:1320-1332.
- Martoja R, Martoja-Pierson M (1967). Initiation aux techniques de l'histologie animale. Masson et Cie, Paris, 345 pp.
- Martínez-Abraín A (2007). Are there any differences? A non-sensical question in ecology. Acta Oecologica 32:203–206.

- Mason NWH, MacGillivray K, Steel JB, Wilson JB (2003). An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science* 14:571-578.
- Mason NWH, Mouillot D, Lee WG, Wilson JB (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111:112-118.
- Mawhinney KM, Hicklin PW, Boates JS (1993). A re-evaluation of the numbers of migrant Semipalmated Sandpipers, *Calidris pusilla*, in the Bay of Fundy during fall migration. *The Canadian Field Naturalist* 107:19-23.
- McCann KS (2000). The diversity–stability debate. *Nature* 405:228-233.
- McIntyre AD, Elliot JM, Ellis DV (1984). Introduction: design of sampling programmes. In: *Methods for the study of marine benthos*. Wiley-Blackwell, Blackwell Scientific, Oxford, 1-26.
- McLaughlin E, Portig A, Johnson MP (2007). Can traditional harvesting methods for cockles be accommodated in a special area of conservation? *ICES Journal of Marine Science* 64:309–317.
- McLusky D, Elliott M (2004). *The estuarine ecosystem: ecology, threats and management*. OUP Oxford, 224 pp.
- Melichar J (2011). Truncation, overdispersion and endogenous stratification in the recreation demand models. *International Days of Statistics and Economics*, Prague, September 22-23
- Mercier L, Panfili J, Paillon C, N'Diaye A, Mouillot D, Darnaude AM (2011). Otolith reading and multi-model inference for improved estimation of age and growth in the gilthead seabream *Sparus aurata* (L.). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 92:534-545.
- Miettinen O (2009). Book review: Ziliak S T, McCloskey D N. *The cult of statistical significance. How the standard error costs us jobs, justice, and lives*. *European Journal of Epidemiology* 24:111-114.
- Mikkelsen PM, Bieler R, Kappner I, Rawlings TA (2006). Phylogeny of Veneroidea (Mollusca: Bivalvia) based on morphology and molecules. *Zoological Journal of the Linnean Society* 148:439-521.
- Millar R, Anderson M (2004). Remedies for pseudoreplication. *Fisheries Research* 70:397-407.
- Miller DC, Muir CL, Hauser OA (2002). Detrimental effects of sedimentation on marine benthos: what can be learned from natural processes and rates? *Ecological Engineering* 19:211-232.
- Miller HJ (2004). Tobler's first law and spatial analysis. *Annals of the Association of American Geographers* 94:284-289.
- Moore JW, Semmens BX (2008). Incorporating uncertainty and prior information into stable isotope mixing models. *Ecology Letters* 11:480.
- Moreno M, Ferrero TJ, Gallizia I, Vezzulli L, Albertelli G, Fabiano M (2008a). An assessment of the spatial heterogeneity of environmental disturbance within an enclosed harbour through the

- analysis of meiofauna and nematode assemblages. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 77:565-576.
- Moreno M, Vezzulli L, Marin V, Laconi P, Albertelli G, Fabiano M (2008b). The use of meiofauna diversity as an indicator of pollution in harbours. *ICES Journal of Marine Science* 65:1428-1435.
- Morrissey DJ, Howitt L, Underwood AJ, Stark JS (1992). Spatial variation in soft-sediment benthos. *Marine Ecology Progress Series* 81:197–204.
- Morrison DE, Henkel RE (1970). The significance test controversy — A reader. Aldine Publishing Co, Chicago (1970). 347 pp.
- Morvan C, Ansell AD (1988). Stereological methods applied to reproductive cycle of *Tapes rhomboides*. *Marine Biology* 97:355-364.
- Mouchet MA, Villéger S, Mason NWH, Mouillot D (2010). Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24:867-876.
- Mouillot D, Dumay O, Tomasini JA (2007). Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 71:443-456.
- Mouritsen K, Gorbushin A, Jensen K (1999). Influence of trematode infections on in situ growth rates of *Littorina littorea*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 79:425-430.
- Mouritsen KN (2002). The parasite-induced surfacing behaviour in the cockle *Austrovenus stutchburyi* : a test of an alternative hypothesis and identification of potential mechanisms. *Parasitology* 124:521-528.
- Mouritsen KN, McKechnie S, Meenken E, Toynbee JL, Poulin R (2003). Spatial heterogeneity in parasite loads in the New Zealand cockle: the importance of host condition and density. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 83:307-310.
- Murawski S, Methot R, G. T (2007). Biodiversity loss in the ocean: How bad is it? *Science* 316:1281-1284
- Murphy JJ, Allen PG, Stevens TH, Weatherhead D (2005). A Meta-Analysis of hypothetical bias in stated preference valuation. *Environmental and Resource Economics* 30:313–325.
- Murray GD (1988). The task of a statistical referee. *British Journal of Surgery* 75:664-667.
- Nakagawa S, Foster TM (2004). The case against retrospective statistical power analyses with an introduction to power analysis. *acta ethologica* 7:103-108.
- Nascimeto FJA, Naslund J, Elmgren R (2012). Meiofauna enhances organic matter mineralization in soft sediment ecosystems. *Limnology and Oceanography* 57:338-346.

- Nason GP, von Sachs R (1999). Wavelets in time series analysis. *Philosophical Transactions A* 357:2511-2526.
- Navedo JG, Masero JA (2008). Effects of traditional clam harvesting on the foraging ecology of migrating curlews (*Numenius arquata*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 355:59-65.
- Neira C, Sellanes J, Levin LA, Arntz WE (2001). Meiofaunal distributions on the Peru margin : relationship to oxygen and organic matter availability. *Deep-Sea Research Part I Oceanographic Research Papers* 48:2453-2472.
- Neubauer P, Jensen OP, Hutchings JA, Baum JK (2013). Resilience and recovery of overexploited marine populations. *Science* 340:347-349.
- Newman M (2005). Power laws, pareto distributions and zipf's law. *Contemporary Physics* 46:323-351.
- Nielsen Ole, Kristensen E, Holmer M (2003). Impact of *Arenicola marina* (Polychaeta) on sediment sulfur dynamics. *Aquatic Microbial Ecology* 33:95-105.
- Norkko A, Cummings VJ, Thrush SF, Hewitt JE, Hume T (2001). Local dispersal of juvenile bivalves: implications for sandflat ecology. *Marine Ecology Progress Series* 212:131-144.
- Nyström M, Folke C (2001). Spatial resilience of coral reefs. *Ecosystems* 4:406-417.
- Oksanen L (2001). Logic of experiments in ecology: is pseudoreplication a pseudoissue? *Oikos* 94:27-38.
- Oksanen L (2004). The devil lies in details: reply to Stuart Hurlbert. *Oikos* 104:598-605.
- Ólafsson E (1992). Small-scale spatial distribution of marine meiobenthos: the effects of decaying macrofauna. *Oecologia* 90:37-42.
- Ólafsson EB, Peterson CH, Ambrose JWG (1994). Does recruitment limitation structure populations and communities of macroinvertebrates in marine soft sediments: the relative significance of pre- and post-settlement processes. *Oceanography and marine biology* 32:65–109.
- Oliver M, Webster R, Gerrard J (1989). Geostatistics in Physical Geography. Part I: Theory. *TRANSACTIONS OF THE INSTITUTE OF BRITISH GEOGRAPHERS* 14:259-269.
- Packard GC (2012a). Is non-loglinear allometry a statistical artifact? *Biological Journal of the Linnean Society* 107:764–773.
- Packard GC (2012b). Julian Huxley, *Uca pugnax* and the allometric method. *The Journal of Experimental Biology* 125:569-573.
- Packard GC, Birchard GF (2008). Traditional allometric analysis fails to provide a valid predictive model for mammalian metabolic rates. *The Journal of Experimental Biology* 211:3581-3587.

- Paganelli D, Marchini A, Occhipinti-Ambrogi A (2012). Functional structure of marine benthic assemblages using Biological Traits Analysis (BTA): A study along the Emilia-Romagna coastline (Italy, North-West Adriatic Sea). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 96:245-256.
- Pagiola S, Von Ritter K, Bishop J (2004). Assessing the economic value of ecosystem conservation. The World Bank Environment Department, paper N° 101.
- Palmer M, Balle S, March D, Alós J, Linde M (2011). Size estimation of circular home range from fish mark-release-(single)-recapture data: case study of a small labrid targeted by recreational fishing. *Marine Ecology Progress Series* 430:87-97.
- Paradis E (2010). Moran's autocorrelation coefficient in comparative methods. <http://cran.r-project.org/web/packages/ape/vignettes/Moran1.pdf>
- Parsa RA, Klugman SA (2011). Copula Regression. *Variance* 5:45-54.
- Parsons GR (2003). The travel cost model. In: Champ PA, Boyle KJ, Brown TC (eds). *A primer on nonmarket valuation*, 269-329.
- Pastor J, Dewey B, Moen R, Mladenoff DJ, White M, Cohen Y (1998). Spatial patterns in the moose-forest-soil ecosystem on Isle Royale. *Ecological Applications* 8:411-424.
- Pati AC, Belmonte G, Ceccherelli VU, Boero F (1999). The inactive temporary component: an unexplored fraction of meiobenthos. *Marine Biology* 134:419-427.
- Patton AJ (2012). A review of copula models for economic time series. *Journal of Multivariate Analysis* 110:4-18.
- Pauly D (2011). Beyond duplicity and ignorance in global fisheries. *Pacific Ecologist* 20
- Pauly D, Caddy JF (1985). A modification of Bhattacharya's method for the analysis of mixtures of normal distributions. *Food and Agriculture Organization of the United Nations*:16.
- Pauly D, Hilborn R, Branch TA (2013). Fisheries: Does catch reflect abundance? *Nature* 494:303-306.
- Pauly D, Watson R (2005). Background and interpretation of the “Marine Trophic Index” as a measure of biodiversity. *Philosophical transactions of the royal society B* 360:415-423.
- Pavoine S (2012). Clarifying and developing analyses of biodiversity: towards a generalisation of current approaches. *Methods in Ecology and Evolution* 3:509-518.
- Pearce D, Atkinson G, Mourato S (2006). *Analyse coûts-bénéfices et environnement, développements récents*. OCDE, Paris., 355 pp.
- Peng RD (2008). A method for visualizing multivariate time series data. *Journal of Statistical Software* 25:1-17.
- Pennington JT (1985). The ecology of fertilization of echinoid eggs: the consequences of sperm dilution, adult aggregation, and synchronous spawning. *The Biological Bulletin* 169:417–430.

- Pepin P (1995). An analysis of the length-weight relation of larval fish - limitations of the general allometric model. *Fishery Bulletin* 93:419-426.
- Percival DP (1995). On estimation of the wavelet variance. *Biometrika* 82:619-631.
- Perneger T, Courvoisier D (2010). Interpretation of evidence in data by untrained medical students: a scenario-based study. *BMC Medical Research Methodology* 10:1-6.
- Perneger TV (1998). What's wrong with Bonferroni adjustments. *British Medical Journal* 316:1236–1238.
- Perry GLW, Miller BP, Enright NJ (2006). A comparison of methods for the statistical analysis of spatial point patterns in plant ecology. *Plant Ecology* 187:59-82.
- Perry JN, Liebhold AM, Rosenberg MS, Dungan J, Miriti M, Jakomulska A, Citron-Pousty S (2002). Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography* 25:578-600.
- Petchey OL, Gaston KJ (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5:402-411.
- Petchey OL, Hector A, Gaston KJ (2004). How do different measures of functional diversity perform? *Ecology* 85:847-857.
- Petchey OL, O’Gorman, E.J. & Flynn, D.F.B. (2009). A functional guide to functional diversity measures. In: Naeem DEB, A.Hector, M.Loreau & C.Perrings (ed) *Biodiversity, ecosystem functioning, and human wellbeing*, Oxford University Press, Oxford., 49-59.
- Peterman RM (1990). Statistical power analysis can improve fisheries research and management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47:2-15.
- Peterson CH, McDonald LL, Green RH, Erickson WP (2001). Sampling design begets conclusions: the statistical basis for detection of injury to and recovery of shoreline communities after the "Exxon Valdez" oil spill. *Marine Ecology Progress Series* 210:255-283.
- Piersma T, Jukema J (1990). Budgeting the flight of a long-distance migrant changes in nutrient reserve levels of Bar-tailed Godwits at successive spring staging sites. *Ardea* 78:315-337.
- Piersma T, Koolhaas A, Dekinga A, Beukema JJ, Dekker R, Essink K (2001). Long-term indirect effects of mechanical cockle-dredging on intertidal bivalve stocks in the Wadden Sea. *Journal of Applied Ecology* 38:976–990.
- Piersma T, van Aelst R, Kurk K, Berkhoudt H, Maas LRM (1998). A new pressure sensory mechanism for prey detection in birds: the use of principles of seabed dynamics? *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences Series B* 265:1377–1383.
- Pikitch EK, Santora C, Babcock EA, Bakun A, Bonfil R, Conover DO, Dayton P, Doukakis P, Fluharty D, Heneman B, Houde ED, Link J, Livingston PA, Mangel M, McAllister MK, Pope J, Sainsbury KJ (2004). Ecosystem-based fishery management. *Science* 305:346-347.

- Pilskaln CH, Churchill JH, Mayer LM (1998). Resuspension of sediment by sottom trawling in the Gulf of Maine and potential geochemical consequences. *Conservation Biology* 12:1223-1229.
- Pina S, Barandela T, Santos MJ, Russell-Pinto F, Rodrigues P (2009). Identification and description of *Bucephalus minimus* (Digenea: Bucephalidae) life cycle in Portugal: morphological, histopathological, and molecular data. *The Journal of Parasitology* 95:353-359.
- Pinckney J, Sandulli R (1990). Spatial autocorrelation analysis of meiofaunal and microalgal populations on an intertidal sandflat: Scale linkage between consumers and resources. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 30:341-353.
- Pinckney JL, Zingmark RG (1993). Modeling the annual production of intertidal benthic microalgae in estuarine ecosystems. *Journal of Phycology* 29:396-407.
- Ponsero A, Dabouineau L, Allain J (2009). Modelling of common European cockle *Cerastoderma edule* fishing grounds aimed at sustainable management of traditional harvesting. *Fisheries Science* 75:839-850.
- Poole C (2001). Low P-values or narrow confidence intervals: which are more durable? *Epidemiology* 12:291–294.
- Poulin R, Mouritsen KN (2004). Small-scale spatial variation in rates of metacercarial accumulation by a bivalve second intermediate host. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 84:1209-1212.
- Poulin R, Steeper M, Miller A (2000). Non-random patterns of host use by the different parasite species exploiting a cockle population. *Parasitology* 121:289–295.
- Powell TM (1995). Physical and biological scales of variability in lakes, estuaries, and the coastal ocean. In: Powell TM, Steele JH (eds). *Ecological Time Series*. Springer US, 119-138.
- Prieur D (1981). Les relation entre Mollusques Bivalves et bactéries hétérotrophes en milieu marin. Étude analytique et expérimentale Thèse de doctorat, Brest: 266PP.
- Probst S, Kube J (1999). Histopathological effects of larval trematode infections in mudsnails and their impact on host growth: what causes gigantism in *Hydrobia ulvae* (Gastropoda: Prosobranchia)? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 238:49-68.
- Protopapas NK, S. Thessalou-Legaki, M. Verriopoulos, G. (2007). Relative growth of the semi-terrestrial crab *Pachygrapsus marmoratus*: an information-theory approach. *Scientia Marina* 71:383-394
- Punt A, Hilborn RAY (1997). Fisheries stock assessment and decision analysis: the Bayesian approach. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 7:35-63.
- Pusceddu A, Fiordelmondo C, Polymenakou P, Polychronaki T, Tselepides A, Danovaro R (2005). Effects of bottom trawling on the quantity and biochemical composition of organic matter in

- coastal marine sediments (Thermaikos Gulf, northwestern Aegean Sea). *Continental Shelf Research* 25:2491-2505.
- Pyrzcz M, Deutsch C (2003). The whole story on the hole effect. *Geostatistical Association of Australasia Newsletter* 18:3–5.
- Rabaoui L, Tlig Zouari S, Katsanevakis S, Ben Hassine O (2007). Comparison of absolute and relative growth patterns among five *Pinna nobilis* populations along the Tunisian coastline: an information theory approach. *Marine Biology* 152:537-548.
- Radeloff VC, Miller TF, He HS, Mladenoff DJ (2000). Periodicity in spatial data and geostatistical models: autocorrelation between patches. *Ecography* 23:81-91.
- Ramos-Gómez J, Martins M, Raimundo J, Vale C, Laura Martín-Díaz M, Ángel DelValls T (2011). Validation of *Arenicola marina* in field toxicity bioassays using benthic cages: Biomarkers as tools for assessing sediment quality. *Marine Pollution Bulletin* 62:1538-1549.
- Randall A (1994). A difficulty with the Travel Cost Method. *Land Economics* 70:88-96.
- Rao CR (1982). Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology* 21:24-43.
- Rawlings JO, Pantula SG, Dickey DA (1998). *Applied regression analysis. A research tool*. Springer texts in statistics, 678 pp.
- Reiss J, Schmid-Araya JM (2010). Life history allometries and production of small fauna. *Ecology* 91:497-507.
- Retraubun ASW, Dawson M, Evans S (1996). Spatial and temporal factors affecting sediment turnover by the lugworm *Arenicola marina* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 201:23-35.
- Rice A, Lamshead P (1994). Patch dynamics in the deep-sea benthos: the role of a heterogeneous supply of organic matter. In: Giller PS HA, Raffaelli DG (ed) *Symposium of the British Ecological Society*, Blackwell, Oxford, 469–499.
- Rice T, McGraw E, Brien EK, Reverter A, Jackson DJ, Degnan BM (2006). Parasitic castration by the digenian trematode *Allopodocotyle* sp. alters gene expression in the brain of the host mollusc *Haliotis asinina*. *FEBS Letters* 580:3769-3774.
- Richards M, Edwards F, Huxham M (2002). The effects of the adult density of *Macoma balthica* on the recruitment of juvenile bivalves: a field experiment. *Journal of Sea Research* 47:41-54.
- Richardson CA, Ibarrola I, Ingham RJ (1993). Emergence pattern and spatial distribution of the common cockle *Cerastoderma edule*. *Marine Ecology Progress Series* 99:71–81.
- Ricotta C (2005). A note on functional diversity measures. *Basic and Applied Ecology* 6:479-486.
- Riemann B, Hoffmann E (1991). Ecological consequences of dredging and bottom trawling in the Limfjord, Denmark. *Marine Ecology Progress Series* 69:171-178.

- Rietkerk M, Dekker SC, de Ruiter PC, van de Koppel J (2004). Self-organized patchiness and catastrophic shifts in ecosystems. *Science* 305:1926-1929.
- Rietkerk M, van de Koppel J (2008). Regular pattern formation in real ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 23:169-175.
- Riisgård HU, Banta GT (1998). Irrigation and deposit feeding by the lugworm *Arenicola marina*, characteristics and secondary effects on the environment. A review of our current knowledge. *Vie et Milieu* 48:243–257.
- Rijken M (1979). Food and food uptake in *Arenicola Marina*. *Journal of Sea Research* 13:406–410.
- Ripley BD (1976). The second - order analysis of stationary point processes. *Journal of Applied Probability* 13:255-266.
- Rodríguez-Romero A, Khosrovyan A, Del Valls TA, Obispo R, Serrano F, Conradi M, Riba I (2013). Several benthic species can be used interchangeably in integrated sediment quality assessment. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 92:281-288.
- Rosenberg MS (2000). The bearing correlogram: a new method of analyzing directional spatial autocorrelation. *Geographical Analysis* 32:267–278.
- Rosenberg MS, Anderson CD (2011). PASSaGE: Pattern analysis, spatial statistics and geographic exegesis. Version 2. *Methods in Ecology and Evolution* 2:229-232.
- Rosenthal R (1979). The “File Drawer Problem” and the tolerance for null results. *Psychol Bull* 86:638–641.
- Rossi F, Forster RM, Montserrat F, Ponti M, Terlizzi A, Ysebaert T, Middelburg JJ (1997). Human trampling as short-term disturbance on intertidal mudflats: effects on macrofauna biodiversity and population dynamics of bivalves. *Marine Biology* 151:2077–2090.
- Rossi F, Forster RM, Montserrat F, Ponti M, Terlizzi A, Ysebaert T, Middelburg JJ (2007). Human trampling as short-term disturbance on intertidal mudflats: effects on macrofauna biodiversity and population dynamics of bivalves. *Marine Biology* 151:2077-2090.
- Rossi RE, Mulla DJ, Journel AG, Eldon HF (1992). Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecological Monographs* 62:277-314.
- Rothman KJ (1990a). No adjustments are needed for multiple comparisons. *Epidemiology* 1:43–46.
- Rothman KJ (1990b). Statistics in nonrandomized studies. *Epidemiology* 1:417–418.
- Royall R (1997). Statistical evidence - A likelihood paradigm. Chapman and Hall/CRC 191 pp.
- Sainte-Marie B, Raymond S, Brêthes J-C (1995). Growth and maturation of the benthic stages of male snow crab, *Chionoecetes opilio* (Brachyura: Majidae). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52:903-924.

- Salinas S, Perez KO, Duffy TA, Sabatino SJ, Hice LA, Munch SB, Conover DO (2012). The response of correlated traits following cessation of fishery-induced selection. *Evolutionary Applications* 5:657-663.
- Salles J-M (2011). Valuing biodiversity and ecosystem services: Why put economic values on Nature? *Comptes Rendus Biologies* 334:469–482.
- Salmon F (2009). Recipe for disaster: The formula that killed wall street. *Wired Magazine* 17.03
- Salvadori G, De Michele C (2007). On the use of copulas in hydrology: theory and practice. *Journal of Hydrologic Engineering* 12:369-380.
- Sandulli R, Pinckney J (1999). Patch sizes and spatial patterns of meiobenthic copepods and benthic microalgae in sandy sediments: a microscale approach. *Journal of Sea Research* 41:179-187.
- Santos MN, Gaspar MB, Vasconcelos P, Monteiro CC (2002). Weight–length relationships for 50 selected fish species of the Algarve coast (southern Portugal). *Fisheries Research* 59:289-295.
- Sardá R, Foreman K, Valiela I (1995). Macroinfauna of a Southern New England salt marsh: seasonal dynamics and production. *Marine Biology* 121:431-445.
- Sarewitz D (2012). Beware the creeping cracks of bias. *Nature* 485:149.
- Sawada M (1999). ROOKCASE: an Excel 97/2000 Visual Basic (VB) add-in for exploring global and local spatial autocorrelation. *Bulletin of the Ecological Society of America* 80:231–235.
- Scheffer M, Carpenter S, Foley JA, Folke C, Walker B (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413:591-596.
- Schiemann R, Erdin R, Willi M, Frei C, Berenguer M, Sempere-Torres D (2010). Bias-corrected nonparametric correlograms for geostatistical radar-raingauge combination 6th European conference on radar in meteorology and hydrology, 1-5.
- Schleuter D, Daufresne M, Massol F, Argillier C (2010). A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs* 80:469-484.
- Schmidt T (2006). Coping with Copulas. In: Rank J (ed) *Copulas: From theory to application in finance*. Risk books, London, 350.
- Schneider DC, Walters R, Thrush S, Dayton P (1997). Scale-up of ecological experiments: Density variation in the mobile bivalve *Macomona liliiana*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 216:129-152.
- Schneider JC (2000). *Manual of fisheries survey methods II. with periodic updates*. Michigan Department of Natural Resources, Fisheries Division, 2000
- Schratzberger M, Dinmore TA, Jennings S (2002). Impacts of trawling on the diversity, biomass and structure of meiofauna assemblages. *Marine Biology* 140: 83-93.

- Sellke T, Bayarri MJ, Berger JO (2001). Calibration of P-values for testing precise null hypotheses. *The American Statistician* 55:62-71.
- Serinaldi F, Grimaldi S, Abdolhosseini M, Corona P, Cimini D (2012). Testing copula regression against benchmark models for point and interval estimation of tree wood volume in beech stands. *European Journal of Forest Research* 131:1313-1326.
- Serrand N (2006). Bassin Méditerranéen : exploitation des mollusques dans les sites pré-Néolithiques et Néolithiques corses et chypriotes. <http://www.archeozoo.org>.
- Seuront L (2010). *Fractals and multifractals in ecology and aquatic science*. CRC Press Inc, 360 pp.
- Sharpe DMT, Hendry AP (2009). SYNTHESIS: Life history change in commercially exploited fish stocks: an analysis of trends across studies. *Evolutionary Applications* 2:260-275.
- Shaw D (1988). On-site samples' regression: Problems of non-negative integers, truncation, and endogenous stratification. *Journal of Econometrics* 37:211-223.
- Shenko AN, Bien WF, Spotila JR, Avery HW (2012). Effects of disturbance on small mammal community structure in the New Jersey Pinelands, USA. *Integrative Zoology* 7:16-29.
- Shephard S, Brophy D, Reid D (2010). Can bottom trawling indirectly diminish carrying capacity in a marine ecosystem? *Marine Biology* 157:2375-2381.
- Sherman KM, Coull BC (1980). The response of meiofauna to sediment disturbance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 46:59-71.
- Shrestha RK, Seidl AF, Moraes AS (2002). Value of recreational fishing in the Brazilian Pantanal: a travel cost analysis using count data models. *Ecological Economics* 42:289-299.
- Silva-Aycaguer L, Suarez-Gil P, Fernandez-Somoano A (2010). The null hypothesis significance test in health sciences research (1995-2006): statistical analysis and interpretation. *BMC Medical Research Methodology* 10:44.
- Skilleter GA, Zharikov Y, Cameron B, McPhee DP (2005). Effects of harvesting callinassid (ghost) shrimps on subtropical benthic communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 320:133-158.
- Sklar M (1959). Fonctions de répartition à n dimensions et leurs marges. *Institut de Statistiques de l'Université de Paris* 8:229-231.
- Sladjona B, Bettoso N, Zntilin A, Tamberlich F, Acquavita A (2011). Manila Clam (*Tapes philippinarum* Adams & Reeve, 1852) in the lagoon of Marano and Grado (Northern Adriatic Sea, Italy): Socio-economic and environmental pathway of a shell farm. In: Sladjona B (ed) *Aquaculture and the environment - A shared destiny*, 51-79.
- Smith AH, Bates MN (1992). Confidence limit analyses should replace power calculations in the interpretation of epidemiologic studies. *Epidemiology* 3:449-452.

- Smith B, Collie J, Lengyel N (2013). Effects of chronic bottom fishing on the benthic epifauna and diets of demersal fishes on northern Georges Bank. *Marine Ecology Progress Series* 472:199-217.
- Smith PJ (1995). Diversité génétique des ressources halieutiques marines: impacts possibles de la pêche. *FAO Document Technique sur les Pêches*. Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture 344.
- Snelgrove PVR, Butman CA (1994). Animal sediment relationships revisited - cause versus effect *Oceanography and marine biology* 32:111-177.
- Sokal RR, Oden NL (1978). Spatial autocorrelation in biology: 2. Some biological implications and four applications of evolutionary and ecological interest. *Biological Journal of the Linnean Society* 10:229-249.
- Solan M, Cardinale BJ, Downing AL, Engelhardt KAM, Ruesink JL, Srivastava DS (2004). Extinction and ecosystem function in the marine benthos. *Science* 306:1177-1180.
- Song F, Parekh S, Hooper L, Loke Y, Ryder J, Sutton AJ, Hing C, Kwok CS, Pang C, Harvey I (2010). Dissemination and publication of research findings: an updated review of related biases. *Health Technology Assessment* 14
- Sousa T, Domingos T, Kooijman SALM (2008). From empirical patterns to theory: a formal metabolic theory of life. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363:2453-2464.
- Sousa WP (1991). Can models of soft-sediment community structure be complete without parasites? *American Zoologist* 31:821-830.
- Southwood TRE, Henderson PA (2000). *Ecological Methods*. Wiley-Blackwell., 592 pp.
- Spanos A (2008). Review of Stephen T. Ziliak and Deirdre N. McCloskey's *The cult of statistical significance: How the standard error costs us jobs, justice and lives*. *Erasmus Journal for Philosophy and Economics* 1:154–164.
- Stang A, Poole C KO (2010). The ongoing tyranny of statistical significance testing in biomedical research. *European Journal of Epidemiology* 25:225–230.
- Stanley SM (1998). Adaptive morphology of the shell in bivalves and gastropods. *The Mollusca, Form and Function* 11:105–141.
- Steele JH, Thorpe SA, Turekian KK (2009). *Marine biology: a derivative of the encyclopedia of ocean sciences*. Academic Press, pp.
- Stefano JD, Fidler F, Cumming G (2005). Effect size estimates and confidence intervals: an alternative focus for the presentation and interpretation of ecological data. In: Burke AR (ed) *New Trends in Ecology Research*. Nova Science Publishers, New York (2005), 71–102.

- Stephens PA, Buskirk SW, del Rio CM (2007). Inference in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 22:192-197.
- Stephens PA, Buskirk SW, Hayward GD, Del Rio CM (2005). Information theory and hypothesis testing: a call for pluralism. *Journal of Applied Ecology* 42:4–12.
- Sterne JAC, Smith GD (2001). Sifting the evidence - Whats wrong with significance tests? *British Medical Journal* 322:226-231.
- Stewart-Oaten A (1995). Rules and judgments in statistics: three examples. *Ecology* 76:2001-2009.
- Stokesbury KDE, Himmelman JH (1993). Spatial distribution of the giant scallop *Placopecten magellanicus* in unharvested beds in the Baie des Chaleurs, Québec. *Marine Ecology Progress Series* 96:159–168.
- Stoner DC (2011). Ecology and conservation of cougars in the Eastern Great Basin: effects of urbanization, habitat fragmentation, and exploitation. All Graduate Theses and Dissertations. Paper 989. <http://digitalcommons.usu.edu/etd/989>.
- Stoyan D, Kendall WS, Mecke J (1995). Stochastic geometry and its applications. John Wiley & Sons Chichester, 436 pp.
- Strasak A, Zaman Q, Pfeiffer K, Göbel G, Ulmer H (2007). Statistical errors in medical research - a review of common pitfalls. *Swiss Medical Weekly* 137:44-49.
- Streiner DL (1990). Sample size and power in psychiatric research. *Canadian Journal of Psychiatry* 35:616-620.
- Stumpf MPH, Porter MA (2012). Critical truths about power laws. *Science* 335:665-666.
- Sturges HA (1926). The choice of a class interval. *Journal of The American Statistical Association* 21:65-66.
- Sullivan KM, Foster DA (1990). Use of the confidence interval function. *Epidemiology* 1:39–42.
- Sun B, Fleeger JW (1991). Spatial and temporal patterns of dispersion in meiobenthic copepods *Marine Ecology Progress Series* 71:1-19.
- Sutherland TF, Shepherd PCF, Elner RW (2000). Predation on meiofaunal and macrofaunal invertebrates by western sandpipers (*Calidris mauri*): evidence for dual foraging modes. *Marine Biology* 137:983-993.
- Sutherland WJ (1982a). Spatial variation in the predation of cockles by oystercatchers at Traeth Melynog, Anglesey. I. The cockle population. *Journal of Animal Ecology* 51:481–489.
- Sutherland WJ (1982b). Spatial variation in the predation of cockles by oystercatchers at Traeth Melynog, Anglesey. II. The pattern of mortality. *Journal of Animal Ecology* 51: 491–500.
- Taskinen J (1998). Influence of trematode parasitism on the growth of a bivalve host in the field. *International Journal for Parasitology* 28:599-602.

- Teasdale M, Vopel K, Thistle D (2004). The timing of benthic copepod emergence. *Limnology and Oceanography* 49:884-889.
- Terra S (2004). Stratégies d'échantillonnage et modèles de comptage dans la méthode des coûts de transport. Ministère de l'environnement. Direction des études économiques et de l'évaluation environnementale, Paris, 31 pp.
- Terra S (2005). Guide de bonnes pratiques pour la mise en oeuvre de la méthode des coûts de transport. Document de travail, MEDD, D4E 05-M05
- Thieltges D, Ferguson MD, Jones C, Krakau M, Montaudouin X, Noble L, Reise K, Poulin R (2009). Distance decay of similarity among parasite communities of three marine invertebrate hosts. *Oecologia* 160:163-173.
- Thieltges D, Reise K (2007). Spatial heterogeneity in parasite infections at different spatial scales in an intertidal bivalve. *Oecologia* 150:569-581.
- Thieltges DW, Engelsma MY, Wendling CC, Wegner KM (2013). Parasites in the Wadden Sea food web. *Journal of Sea Research* 82:122–133.
- Thieltges DW, Reise K (2006). Metazoan parasites in intertidal cockles *Cerastoderma edule* from the northern Wadden Sea. *Journal of Sea Research* 56:284-293.
- Thimel A (1994). La pêche à pied en Baie de Bourgneuf. Rapports scientifiques et techniques de l'IFREMER. La Rochelle, 62 pp.
- Thompson RJ, MacDonald BA (2006). Physiological integrations and energy partitioning. In: Sandra ES, Parsons GJ (eds). *Scallops: biology, ecology and aquaculture*, Vol 35. Elsevier, 493-520.
- Thrush S, Dayton P (2002). Disturbance to marine benthic habitats by trawling and dredging : implications for marine biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:449-473.
- Thrush S, Hewitt J, Pridmore R, Cummings V (1996). Adult/juvenile interactions of infaunal bivalves: contrasting outcomes in different habitats. *Marine Ecology Progress Series* 132:83-92.
- Thrush SF (1991). Spatial patterns in soft-bottom communities. *Trends in Ecology & Evolution* 6:75-79.
- Thrush SF, Hewitt JE, Cummings VJ, Dayton PK, Cryer M, Turner SJ, Funnell GA, Budd RG, Milburn CJ, Wilkinson MR (1998). Disturbance of the marine benthic habitat by commercial fishing: Impacts at the scale of the fishery. *Ecological Applications* 8:866-879.
- Thrush SF, Hewitt JE, Funnell GA, Cummings VJ, Ellis J, Schultz D, Talley D, Norkko A (2001). Fishing disturbance and marine biodiversity: role of habitat structure in simple soft-sediment systems. *Marine Ecology Progress Series* 221:255-264.
- Thrush SF, Pridmore RD, Hewitt JE (1994). Impacts on softsediment macrofauna: the effects of spatial variation on temporal trends. *Ecological Applications* 4:31–41.

- Tillin HM, Hiddink JG, Jennings S, Kaiser MJ (2006). Chronic bottom trawling alters the functional composition of benthic invertebrate communities on a sea-basin scale. *Marine Ecology Progress Series* 318:31-45.
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277:1300-1302.
- Tita G, Desrosiers G, Vincx M, Nozais 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.
- Tjørve E (2009). Shapes and functions of species–area curves (II): a review of new models and parameterizations. *Journal of Biogeography* 36:1435-1445.
- Tlili S, Métais I, Ayache N, Boussetta H, Mouneyrac C (2011). Is the reproduction of *Donax trunculus* affected by their sites of origin contrasted by their level of contamination? *Chemosphere* 84:1362-1370.
- Tobler W (1970). A computer movie simulating urban growth in the Detroit region. *Economic Geography* 46:234-240.
- Tompkins DM, Mouritsen KN, Poulin R (2004). Parasite-induced surfacing in the cockle *Austrovenus stutchburyi* : adaptation or not? *Journal of Evolutionary Biology* 17:247-256.
- Torrence C, Compo GP (1998). A Practical Guide to Wavelet Analysis. *Bulletin of the American Meteorological Society* 79:61–78.
- Trivedi PK, Zimmer DM (2005). Copula modeling: an introduction for practitioners. *Foundations and Trends in Econometrics* 1:1–111.
- Turner RK, Paavola J, Cooper P, Farber S, Jessamy V, Georgiou S (2003). Valuing nature: lessons learned and future research directions. *Ecological Economics* 46:493–510.
- Twain M (1907). *Chapters from my autobiography*. .F. Fishkin (Ed.), 1996, The Oxford Mark Twain, Oxford University Press (1907).
- Ullberg J, Ólafsson E (2003). Free-living marine nematodes actively choose habitat when descending from the water column. *Marine Ecology Progress Series* 260:141-149.
- UN General Assembly (1982). Convention on the Law of the Sea, 10 December 1982, available at: <http://www.refworld.org/docid/3dd8fd1b4.html>
- Underwood AJ (1997). *Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 504 pp.
- Underwood AJ, Chapman MG (1996). Scales of spatial patterns of distribution of intertidal invertebrates. *Oecologia* 107:212-224.

- Underwood AJ, Chapman MG (2003). Power, precaution, Type II error and sampling design in assessment of environmental impacts. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 296:49-70.
- Underwood AJ, Chapman MG, Connell SD (2000). Observations in ecology: you can't make progress on processes without understanding the patterns. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250:97-115.
- United Nations Environment Programme (2010). Turning the tide on falling fish stocks – UNEP-Led Green economy charts sustainable investment path. www.unep.org/Documents/Multilingual/Default.asp?DocumentID=624&ArticleID=6566&I=en&t=long.
- Vasilakopoulos P, O'Neill FG, Marshall CT (2011). Misspent youth: does catching immature fish affect fisheries sustainability? *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 68:1525-1534.
- Veale LO, Hill AS, Hawkins AJS, Brand AR (2000). Effects on long-term physical disturbance by commercial scallop fishing on subtidal epifaunal assemblages and habitats. *Marine Biology* 137:325-337.
- Ver Hoef JM (2012). Practical considerations for experimental designs of spatially autocorrelated data using computer intensive methods. *Statistical Methodology* 9:172-184.
- Vincx M (1996). Meiofauna in marine and freshwater sediments. In: Hall GS (ed) *Methods for the examination of organismal diversity in soils and sediments*. CABI, 320.
- Viswanathan GM, Da Luz MGE, Raposo EP, Stanley HE (2011). *The physics of foraging: An introduction to random searches and biological encounters*. Cambridge University Press., 178 pp.
- Volkenborn N, Hedtkamp SIC, van Beusekom JEE, Reise K (2007). Effects of bioturbation and bioirrigation by lugworms (*Arenicola marina*) on physical and chemical sediment properties and implications for intertidal habitat succession. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 74:331-343.
- Volkenborn N, Reise K (2006). Lugworm exclusion experiment: Responses by deposit feeding worms to biogenic habitat transformations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 330:169-179.
- Vopel K, Thistle D (2011). Cues, not an endogenous rhythm, control the dusk peak in water-column entry by benthic copepods. *Estuaries and Coasts* 34:1194-1204.
- Vranken G, Herman PMJ, Vincx M, Heip C (1986). A re-evaluation of marine nematode productivity. *Hydrobiologia* 135:193-196.

- Wahl WK, Lok T, van der Meer J, Piersma T, Weissing V (2005). Spatial clumping of food and social dominance affect interference competition among ruddy turnstones. *Behavioral Ecology* 16:834–844.
- Wan Hussin WMR, Cooper KM, Froján CRSB, Defew EC, Paterson DM (2012). Impacts of physical disturbance on the recovery of a macrofaunal community: A comparative analysis using traditional and novel approaches. *Ecological Indicators* 12:37-45.
- Wang M, Upadhyay A, Zhang L (2010). Trivariate distribution modeling of tree diameter, height, and volume. *Forest Science* 56:290–300.
- Warnken KW, Gill GA, Dellapenna TM, Lehman RD, Harper DE, Allison MA (2003). The effects of shrimp trawling on sediment oxygen consumption and the fluxes of trace metals and nutrients from estuarine sediments. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 57:25-42.
- Warren Liao T (2005). Clustering of time series data - a survey. *Pattern Recognition* 38:1857-1874.
- Warwick RM, Clarke KR (1996). Relationships between body-size, species abundance and diversity in marine benthic assemblages: facts or artefacts? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 202:63-71.
- Warwick RM, Davies JR (1977). The distribution of sublittoral macrofauna communities in the Bristol Channel in relation to the substrate. *Estuarine and Coastal Marine Science* 5:267-288.
- Watling L, Norse EA (1998). Disturbance of the seabed by mobile fishing gear: A comparison to forest clearcutting. *Conservation Biology* 12:1180-1197.
- Watson GJ, Bentley MG, Gaudron SM, Hardege JD (2003). The role of chemical signals in the spawning induction of polychaete worms and other marine invertebrates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 294:169-187.
- Watzin MC (1983). The effects of meiofauna on settling macrofauna: meiofauna may structure macrofaunal communities. *Oecologia* 59:163-166.
- Weerman EJ, Van Belzen J, Rietkerk M, Temmerman S, Kéfi S, Herman PMJ, de Koppel JV (2011). Changes in diatom patch-size distribution and degradation in a spatially self-organized intertidal mudflat ecosystem. *Ecology* 93:608-618.
- Wegeberg AM, de Montaudouin X, Jensen KT (1999). Effect of intermediate host size (*Cerastoderma edule*) on infectivity of cercariae of three *Himasthla* species (Echinostomatidae, Trematoda). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 238:259-269.
- Wegeberg AM, Jensen KT (1999). Reduced survivorship of *Himasthla* (Trematoda, Digenea)-infected cockles (*Cerastoderma edule*) exposed to oxygen depletion. *Journal of Sea Research* 42:325-331.

- Wegeberg AM, Jensen KT (2003). In situ growth of juvenile cockles, *Cerastoderma edule*, experimentally infected with larval trematodes (*Himasthla interrupta*). *Journal of Sea Research* 50:37-43.
- Wellek S (2010). Testing statistical hypotheses of equivalence and noninferiority. Chapman & Hall/CRC, 431 pp.
- West GB, Brown JH, Enquist BJ (1997). A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science* 276:122-126.
- White CR, Kearney MR, Matthews PG, Kooijman SA, Marshall DJ (2011). A manipulative test of competing theories for metabolic scaling. *The American naturalist* 178:746-754.
- Whitehead JC, Pattanayek S, Van Houtven G, Gelso B (2008). Combining revealed and stated preference data to estimate the nonmarket value of ecological services: An assessment of the state of the science. *Journal of Economic Surveys* 22:872–908.
- Whittaker RH (1970). *Communities and Ecosystems*. Macmillan, New York, pp.
- Whomersley P, Huxham M, Bolam S, Schratzberger AJ, Ridland D (2010). Response of intertidal macrofauna to multiple disturbance types and intensities - An experimental approach. *Marine Environmental Research* 69:297-308.
- Whomersley P, Huxham M, Schratzberger M, Bolam S (2009). Differential response of meio- and macrofauna to in situ burial. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 89:1091-1098.
- Wiens JA (1989). Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3:385–397.
- Wilis KG, Garrod GD (1991). An individual travel-cost method of evaluating forest recreation. *Journal of Agricultural Economics* 42:33-55.
- Wolfe R, Hanley J (2002). If we're so different, why do we keep overlapping? When 1 plus 1 doesn't make 2. *Canadian Medical Association Journal* 166:65-66.
- Woodin SA, Lindsay SM, Wetthey DS (1995). Process-specific recruitment cues in marine sedimentary systems. *Biological Bulletin* 189:49-58.
- Worm B, Barbier EB, Beaumont N, Duffy JE, Folke C, Halpern BS, Jackson JBC, Lotze HK, Micheli F, Palumbi SR, Sala E, Selkoe KA, Stachowicz JJ, Watson R (2006). Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services *Science* 314:787-790.
- Xiao X, White E, Hooten M, Durham S (2011). On the use of log-transformation vs. nonlinear regression for analyzing biological power laws. *Ecology* 92:1887-1894.
- Yan J (2007). Enjoy the joy of copulas: with a package copula. *Journal of Statistical Software* 21:1-21.
- Yee TW (2013). VGAM: Vector Generalized Linear and Additive Models. R package version 0.9-1.

- Yoccoz NG (1991). Use, overuse, and misuse of significance tests in evolutionary biology and ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America* 72:106-111.
- Yokoyama LQ, Amaral ACZ (2011). Allometric growth of a common Nassariidae (Gastropoda) in south-east Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 91:1095-1105.
- Young CM, Tyler PA, Cameron JL, Rumrill SG (1992). Seasonal breeding aggregations in low-density populations of the bathyal echinoid *Stylocidaris lineata*. *Marine Biology* 113:603-612.
- Yu H, Braun P, Yıldırım MA, Lemmens I, Venkatesan K, Sahalie J, Hirozane-Kishikawa T, Gebreab F, Li N, Simonis N, Hao T, Rual J-F, Dricot A, Vazquez A, Murray RR, Simon C, Tardivo L, Tam S, Svrikapa N, Fan C, de Smet A-S, Motyl A, Hudson ME, Park J, Xin X, Cusick ME, Moore T, Boone C, Snyder M, Roth FP, Barabási A-L, Tavernier J, Hill DE, Vidal M (2008). High-Quality binary protein interaction map of the yeast interactome network. *Science* 322:104-110.
- Zeileis A, Grothendieck G (2005). Zoo: S3 Infrastructure for regular and irregular time series. *Journal of Statistical Software* 14:1-27.
- Ziliak ST (2011). Matrixx v. Siracusano and Student v. Fisher: Statistical significance on trial. *Significance* 8:131-134.
- Ziliak ST, McCloskey DN (2008a). The cult of statistical significance: how the standard error costs us jobs, justice, and lives. University of Michigan Press, Ann Arbor (2008).
- Ziliak ST, McCloskey DN (2008b). Science is judgment, not only calculation: a reply to Aris Spanos's review of 'The cult of statistical significance'. *Erasmus Journal of Philosophy and Economics* 1:165–170.
- Zuur AF, Ieno EN, Smith GM (2007). *Analysing ecological data*. Springer-Verlag New York Inc., 700 pp.
- Zwarts LI, Blomert A-M, Hupkes R (1990). Increase of feeding time in waders preparing for spring migration from de Banc D'Arguin, Mauritania. *Overdruk* 436:237-256.

FONDEMENTS DE LA GESTION DE LA PÊCHE À PIED SUR LES VASIÈRES DU GOIS (CÔTE ATLANTIQUE FRANÇAISE)

L'objectif de cette thèse est d'établir les bases permettant d'appréhender l'impact éventuel de la pêche à pied (PAP) sur l'écosystème de la vasière intertidale, ainsi que l'importance économique de la PAP, en utilisant une approche écosystémique. Cette thèse comporte trois volets: juridique, incluant une synthèse du cadre juridique national et régional de la PAP, écologique et économique.

L'impact de la PAP récréative a été étudié sur un écosystème où cette activité est pratiquée depuis plusieurs décennies. Trois composantes biotiques majeures ont été analysées : les bivalves ciblés par la PAP (*Cerastoderma edule* et *Venerupis philippinarum*), la macrofaune non ciblée par la PAP et la méiofaune. Les méthodes géostatistiques ont été utilisées pour évaluer l'impact de PAP sur la distribution spatiale des organismes appartenant aux différents groupes taxonomiques. Des approches méthodologiques « non classiques » ont été utilisées pour détecter la présence éventuelle d'indicateurs temporels et spatiaux de changement de régime de l'écosystème. Le surplus économique qu'engendre la PAP récréative sur le Gois a été évalué selon la méthode de coûts de transport.

Les résultats de cette étude fournissent des bases d'une gestion durable de la PAP au Gois, et permettent une meilleure compréhension des enjeux écologiques et économiques de ce site exceptionnel.

Mots clés : pêche à pied, distribution spatiale, méthode de coût de transport

FOUNDATIONS OF RECREATIONAL CLAM FISHING MANAGEMENT ON THE GOIS INTERTIDAL MUDFLAT (FRANCE)

The objective of this thesis is to establish the foundations for understanding the potential impact of clam fishing on the intertidal mudflat ecosystem as well as its economical importance, using an ecosystem approach. This thesis has three parts: the legal component including the synthesis of national and regional clam fishing legal framework, ecological and economical parts.

The ecosystem where the recreational clam fishing has been practiced for several decades was studied to evaluate the eventual impact of this activity. Three major biotic components were analyzed: bivalves targeted by the clam fishing (*Cerastoderma edule* and *Venerupis philippinarum*), the non-targeted macrofauna and meiofauna. Geostatistical methods were used to assess the impact of the clam fishing on the spatial distribution of organisms belonging to different taxonomic groups. "Non-traditional" methodological approaches have been used to detect the presence of spatial and temporal indicators of regime shift in this ecosystem. The economic surplus generated by recreational clam fishing on Gois site was calculated with the travel cost method.

The results of this study provide a basis for sustainable management of the clam fishing at Gois site, and allow a better understanding of the environmental and economical issues of this exceptional site.

Keywords : Clam fishing, spatial distribution, travel cost method