

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**Influence de la culture du bivalve intertidal *Venerupis philippinarum* et des structures d'élevage associées sur les flux biogéochimiques**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en Océanographie

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

PAR

© Marie-France Lavoie

Novembre 2014

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI  
Service de la bibliothèque

Avertissement

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



**Composition du jury :**

**Céline Audet, Présidente du jury, Université du Québec à Rimouski**

**Philippe Archambault, Directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski**

**Christopher W. McKindsey, Codirecteur de recherche, Pêches et Océans Canada**

**Christopher M. Pearce, Codirecteur de recherche, Pêches et Océans Canada**

**Leah I. Bendell, Examinatrice externe, Simon Fraser University**

Dépôt initial le 01-05-2014

Dépôt final le 04-11-2014



L'océan est un prodigieux garde-manger. Cependant, comme dit le proverbe indigène : Chaque jour est jour de pêche ; chaque jour n'est pas jour de prise.

Maurice Denuzière



## REMERCIEMENTS

Les remerciements s'écrivent habituellement à la toute fin, lorsque le mémoire est pratiquement complété. Je vais faire un léger changement à cette règle non écrite en écrivant mes remerciements un peu plus tôt et cela grâce à mon directeur de recherche, le Dr Philippe Archambault, qui m'a appris à bien gérer mon temps. Comme il me l'a déjà dit, quand la motivation se fait plus rare sur notre travail, au lieu de perdre notre temps, on passe à une autre tâche qui doit aussi être réalisée, comme les remerciements !

Je tiens donc à remercier mon directeur, Philippe Archambault, et mon co-directeur Chris McKinsley pour toute l'aide et le soutien qu'ils m'ont apportés dans cette aventure. La confiance qu'ils m'ont donnée m'a permis de me retrouver de l'autre côté du Canada afin de me dépasser et de relever l'un de mes plus grands défis. Merci Phil pour ton optimisme et ta bonne humeur, car même lorsqu'un petit pépin arrive, tu trouves toujours la solution pour tout arranger et ce avec grand enthousiasme. Merci Chris pour ton appui, tes conseils et particulièrement pour ta grande expertise. Nos discussions scientifiques m'ont toujours aidé à mieux comprendre ce que je faisais et à me faire progresser.

Je veux aussi remercier mon 2<sup>e</sup> co-directeur, Christopher Pearce qui s'est ajouté au cours de ma maîtrise et qui m'a fourni de nombreux outils essentiels, autant techniques que scientifiques, afin de réaliser mon expérimentation loin du Québec. Sans son aide, plusieurs petits détails anodins auraient pu devenir de véritables défis difficiles à surmonter sur le terrain. Des remerciements supplémentaires vont à l'équipe de son laboratoire (principalement Laurie Keddy et Janis Webb) ainsi qu'à son collègue, Charles Fort, du PBS qui m'ont également fourni du support technique pour le projet.



Un immense merci à mon équipe qui m'a accompagné en Colombie-Britannique pour m'aider sur le terrain : Annick Drouin, Émilie Lebrun et Pauline Robert. Merci également à Laure de Montety et Lisa Tréau pour leur précieuse aide en laboratoire afin de m'aider à réaliser l'identification du benthos. Je remercie également toutes les autres filles du laboratoire d'écologie benthique qui ont toujours été là pour me donner un petit coup de main, répondre à mes questions en plus de me soutenir. Merci à Sylvain Leblanc et Marie-Lyne Dubé pour les analyses qu'ils ont effectuées sur certains de mes échantillons. Et merci à Andréa Weise pour toute l'aide qu'elle m'a apportée en début de projet.

Ce projet a pu voir le jour sur le terrain grâce à Mac's Oysters sans qui nous n'aurions pas eu accès à un site aquacole sur l'Île de Vancouver. Merci également à Rob Marshall, biologiste pour Mac's Oysters, qui m'a offert énormément d'aide afin de bien débiter mon expérimentation et qui a toujours été là pour répondre à mes multiples questions.

Sans le soutien moral de mes amies, je ne serais sûrement jamais arriver à terminer ce projet, alors merci de tout mon cœur à Marie-Chantale, Justine, Amélie, Mariève, Frankie et Sahar. Merci aussi à Katrine avec qui je partageais (et vice-versa) mes séances de frustration lorsque quelque chose n'allait pas ! Merci à Kerry et Peter qui sont devenus très importants pour moi et qui m'ont apporté une nouvelle façon de voir la vie. Merci également à ma famille qui faisait de gros efforts pour tenter de comprendre le bien fondé de mon projet ! Finalement, je ne sais même pas comment assez remercier mon amoureux pour toute la confiance qu'il a en moi. Merci mon amour !

## AVANT-PROPOS

Ce projet de maîtrise en océanographie n'aurait pas vu le jour sans le soutien financier de plusieurs organismes : Canadian Healthy Oceans Network (CHONe), Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG), Pêches et Océans Canada et Ressources Aquatiques Québec (RAQ). Durant les deux premières années de maîtrise, j'ai été récipiendaire de la demi-bourse du programme FONCER du RAQ. De plus, grâce au RAQ et à CHONe, la participation à un congrès international a été possible. En effet, les bourses reçues provenant de ces réseaux m'ont permis de présenter mon projet et d'échanger avec de nombreux chercheurs et étudiants d'autres universités lors du congrès « Aquaculture 2013: To the next 40 years of sustainable global aquaculture » à Las Palmas de Gran Canaria, en Espagne.

### Article

Lavoie M-F, Archambault P, McKindsey CW, Pearce CM (en rédaction) Assessing the influence of intertidal aquaculture of the Manila clam (*Venerupis philippinarum*) on biogeochemical fluxes.

### Présentations orales

Lavoie M-F, Archambault P, McKindsey CW, Pearce CM (2013) Connaissez-vous une bonne recette de palourdes? Colloque de vulgarisation scientifique, La nature dans tous ses états, Rimouski, Canada, 21-23 mars. **Prix de la meilleure présentation.**

Lavoie M-F, Archambault P, McKindsey CW, Pearce CM (2012) L'influence de l'aquaculture et des structures d'élevages du bivalve intertidal *Venerupis philippinarum* sur les flux biogéochimiques: Résultats préliminaires. Réunion Annuelle Ressources Aquatiques Québec, Québec, Canada, 25-26 septembre.

### Affiches

Lavoie M-F, Archambault P, McKindsey CW, Pearce CM (2013) Assessing the influence of intertidal aquaculture of the Manila clam (*Venerupis philippinarum*) on biogeochemical fluxes. Réunion Annuelle Ressources Aquatiques Québec, Rimouski, Canada, 20-21 novembre. **Prix de la meilleure affiche.**

Lavoie M-F, Archambault P, McKindsey CW, Pearce CM (2013) Assessing the influence of intertidal aquaculture of the Manila clam (*Venerupis philippinarum*) on biogeochemical fluxes. Aquaculture 2013, Las Palmas de Gran Canaria, Spain, 3-7 novembre.

Lavoie M-F, Archambault P, McKindsey CW, Pearce CM (2012) L'impact de la culture des palourdes japonaises (*Venerupis philippinarum*) sur les flux biogéochimiques. Forum québécois en sciences de la mer, Mont-Joli, Canada, 27-28 novembre.

Lavoie M-F, Archambault P, McKindsey CW, Pearce CM (2012) The influence of intertidal Manila clam (*Venerupis philippinarum*) aquaculture on biogeochemical fluxes. Canadian Healthy Oceans Network Meeting, Ottawa, Canada, 25-27 octobre.

## RÉSUMÉ

L'aquaculture des bivalves introduit de grandes densités de ces organismes dans l'environnement et engendre des effets potentiels sur plusieurs processus écosystémiques incluant la modification des flux de nutriments ( $\text{NH}_4$ ,  $\text{NO}_x$ ,  $\text{PO}_4$  et  $\text{Si}(\text{OH})_4$ ), de la respiration benthique et des communautés benthiques associées. La culture des palourdes peut influencer l'environnement par les palourdes elles-mêmes [leurs processus métaboliques (alimentation, respiration), production de fèces/pseudofèces et/ou le piégeage de la matière organique], les structures d'élevages ou l'encrassement de celles-ci. Cette étude a examiné comment la culture des palourdes japonaises (*Venerupis philippinarum*), les filets de protection installés sur les plages et les organismes encrassant qui croissent sur eux modifient les flux de nutriments, la respiration benthique et la structure des communautés benthiques sur les côtes de la Colombie-Britannique, Canada. Les hypothèses émises étaient que la présence des palourdes, des filets et des organismes encrassant devrait augmenter les flux de nutriments et la respiration benthique et modifier la structure des communautés benthiques. À l'été 2012, une expérience incluant 60 parcelles de 2,25 m<sup>2</sup> a été installée sur une plage d'élevage intertidal pour créer six différents traitements et évaluer l'effet de deux facteurs croisés: *Palourde* (présence/absence) et *Filet* (encrassé, nettoyé et sans filets). Les flux biogéochimiques et la respiration benthique ont été mesurés dans des chambres benthiques installées à la surface de chacune des parcelles. Les caractéristiques du sédiment ont changé significativement avec la culture des palourdes. La taille des grains a varié selon l'interaction des deux facteurs (*Palourde* × *Filet*) sans pour autant établir un patron clair. Le pourcentage de la matière organique, présente dans le 1<sup>er</sup> centimètre du sédiment, a montré une légère hausse en présence des palourdes. L'abondance des organismes et le nombre d'espèces dans le sédiment ont été affectés significativement en présence des filets de protection, particulièrement lorsque les filets étaient encrassés. Les flux de nutriments, mis à part les  $\text{NO}_x$ , et la consommation d'oxygène augmentaient significativement avec la présence des palourdes. La présence des filets de protection a également augmenté la consommation de l'oxygène. Ces résultats démontrent les effets de la culture des palourdes et des structures d'élevage sur certains paramètres environnementaux et ainsi servir aux aquaculteurs et à l'industrie afin de mieux gérer l'encrassement des filets et limiter les impacts dus à leur utilisation.

*Mots clés* : Aquaculture, Palourdes japonaises, Filets de protection, Flux biogéochimiques, Communautés benthiques



## ABSTRACT

Bivalve aquaculture introduces great densities of these organisms into the natural environment with potential consequences on various ecosystem processes, including modifying nutrient fluxes (*e.g.* NH<sub>4</sub>, NO<sub>x</sub>, PO<sub>4</sub>, and Si(OH)<sub>4</sub>), benthic respiration, and associated benthic communities. Clam's culture may influence the environment due to the clams themselves [their metabolic processes (*e.g.* feeding, respiration), production of faeces/pseudofaeces, and/or trapping of organic matter], the farm structures, or the fouling on these structures. This study examined how Manila clams (*Venerupis philippinarum*), the nets placed on beaches to protect them from predators, and the fouling organisms growing on these nets, modify nutrient fluxes, benthic respiration, and benthic community structure in coastal British Columbia, Canada. The assumptions were that the presence of clams, nets, and fouling would all increase nutrient fluxes and respiration and modify benthic community structure. In the summer of 2012, a manipulative experiment including sixty 2.25-m<sup>2</sup> plots was conducted on an intertidal farmed beach to create six treatments to evaluate the effect of two crossed factors: *Clam* (presence/absence) and *Net* (fouled, cleaned, and without nets). Biogeochemical fluxes and respiration were measured with benthic chambers installed on the surface of each plot. Sediment characteristics significant changed with the clam's culture. Grain size varied with the interaction of the two factors (*Clam* × *Net*) but without clear pattern. Percentage of organic matter, in the first centimeter of sediment, showed a little increase with presence of clams. Abundance of organisms and species number in sediment were significant affected by the presence of anti-predator nets, especially when the nets were fouled. Nutrient fluxes, although the flux of NO<sub>x</sub>, and oxygen consumption increased greatly with the Clam factor. The presence of anti-predator nets also increased oxygen consumption. These results show the effects of clam's culture and farms structure on some environmental parameters and help clam farmers and the industry to better manage net fouling to limit impacts due to the use of anti-predator nets.

*Keywords* : Aquaculture, Manila clams, Anti-predator nets, Biogeochemical fluxes, Benthic communities



## TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	IX
AVANT-PROPOS.....	XI
RÉSUMÉ.....	XIII
ABSTRACT.....	XV
TABLE DES MATIÈRES.....	XVII
LISTE DES TABLEAUX.....	XIX
LISTE DES FIGURES.....	XXI
 CHAPITRE 1	
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1.1 AQUACULTURE ET ENVIRONNEMENT.....	1
1.2 INCUBATIONS <i>IN SITU</i> .....	8
1.3 SITE D'ÉTUDE.....	9
1.4 OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES.....	11
 CHAPITRE 2 INFLUENCE DE LA CULTURE DES PALOURDES JAPONAISES ( <i>VENERUPIS PHILLIPINARUM</i> ) SUR LE MILIEU BENTHIQUE.....	
	13
2.1 PRÉAMBULE.....	13
2.2 ASSESSING THE INFLUENCE OF INTERTIDAL AQUACULTURE OF THE MANILA CLAM ( <i>VENERUPIS PHILLIPINARUM</i> ) ON BIOGEOCHEMICAL FLUXES.....	14
2.2.1 INTRODUCTION.....	14
2.2.2 MATERIALS AND METHODS.....	17
2.2.3 RESULTS.....	24
2.2.4 DISCUSSION.....	33
2.2.5 CONCLUSION.....	42



**CHAPITRE 3**

**DISCUSSION ET CONCLUSION GÉNÉRALE ..... 45**

**RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES ..... 51**

**ANNEXES ..... 62**

## LISTE DES TABLEAUX

- Tableau 1 :** Results of PERMANOVAs evaluating the effect of Clam (presence/absence), Net status (fouled, cleaned, or absent), and Plot (replicate plots for same treatment) on various sediment characteristics: sediment types, grain size, and percent organic matter (%OM).....26
- Tableau 2 :** Results of PERMANOVAs evaluating the effect of Clam (presence/absence), Net status (fouled, cleaned, or absent) and Plot (replicate plots for same treatment) on sediment macrofaunal community abundance and number of species (species richness).....29
- Tableau 3 :** Results of two-way ANOVAs evaluating the effect of Clam (presence/absence) and Net status (fouled, cleaned, or absent) on biogeochemical fluxes: O<sub>2</sub>, NH<sub>4</sub>, NO<sub>x</sub>, PO<sub>4</sub>, and Si(OH)<sub>4</sub>.....32
- Tableau 4 :** Relationship between multivariate macrofaunal community structure and environmental parameters evaluated with DISTLM.....33



## LISTE DES FIGURES

<b>Figure 1 :</b> Production (en %) aquacole mondiale en 2010 (FAO, 2012).....	2
<b>Figure 2 :</b> Graphique présentant les principales influences de l'aquaculture des bivalves sur l'environnement (modifié de Dumbauld <i>et al.</i> , 2009).....	3
<b>Figure 3 :</b> Diagramme expliquant comment les flux d'azote agissent avec la présence de bivalves dans des sédiments oxiques et anoxiques (modifié de Newell <i>et al.</i> , 2002). .....	7
<b>Figure 4 :</b> Carte indiquant les sites d'aquaculture (points rouges) dans le Baynes Sound (tirée de BC Shellfish Grower's Association, 2014).....	10
<b>Figure 5 :</b> A) Location of study site in Fanny Bay on Vancouver Island, British Columbia, Canada. B) Layout of experimental grid in Fanny Bay. ....	18
<b>Figure 6 :</b> System to measure benthic nutrient fluxes and oxygen consumption, composed of a benthic chamber, a YSI probe, a pump powered by batteries in a waterproof case, a foam, and hoses.....	22
<b>Figure 7 :</b> A) Mean sediment grain size ( $\pm$ SE, n = 8) in the top 2 cm of the sediment and mean organic matter percentage in the B) first (surficial) and C) second cm of the sediment ( $\pm$ SE, n = 8).....	25
<b>Figure 8 :</b> Mean A) abundance and B) species richness (number of species) of macrofauna and abundance of C) <i>Hemigrapsus oregonensis</i> and D) <i>Balanus crenatus</i> ( $\pm$ SE, n = 8) from sediment samples from three Net treatments.....	27
<b>Figure 9 :</b> Multi-dimensional scaling (MDS) evaluating the effect of Manila clams and anti-predator netting status on benthic assemblage structure (n = 8). ....	28
<b>Figure 10 :</b> Mean abundance ( $\pm$ SE, n = 8) of macrofauna present in sediments (dark grey) and on anti-predator nets (pale grey) from plots subjected to one of six treatments.....	28
<b>Figure 11 :</b> Mean A) oxygen consumption ( $O_2$ flux) and nutrient fluxes [B) $NH_4$ , ammonium; C) $NO_x$ , nitrogen oxides; D) $PO_4$ , phosphates; and E) $Si(OH)_4$ , silicates) ( $\pm$ SE, n = 8) measured at the water-sediment interface in plots subjected to one of six treatments.....	31

**Figure 12:** Distance-based redundancy analysis (dbRDA) ordination highlighting relationships between benthic community structure and environmental parameters.  
.....33

**LISTE DES ANNEXES**

<b>Annexe 1</b> : Taxa identified in the sediment combined to the anti-predator nets from Fanny Bay (British Columbia) in 2012 and their total abundance.....	62
<b>Annexe 2</b> : Species-specific contribution to total dissimilarity (%) of benthic community among anti-predator net statuses (Fouled – Cleaned – Without).....	64



## CHAPITRE 1 INTRODUCTION GÉNÉRALE

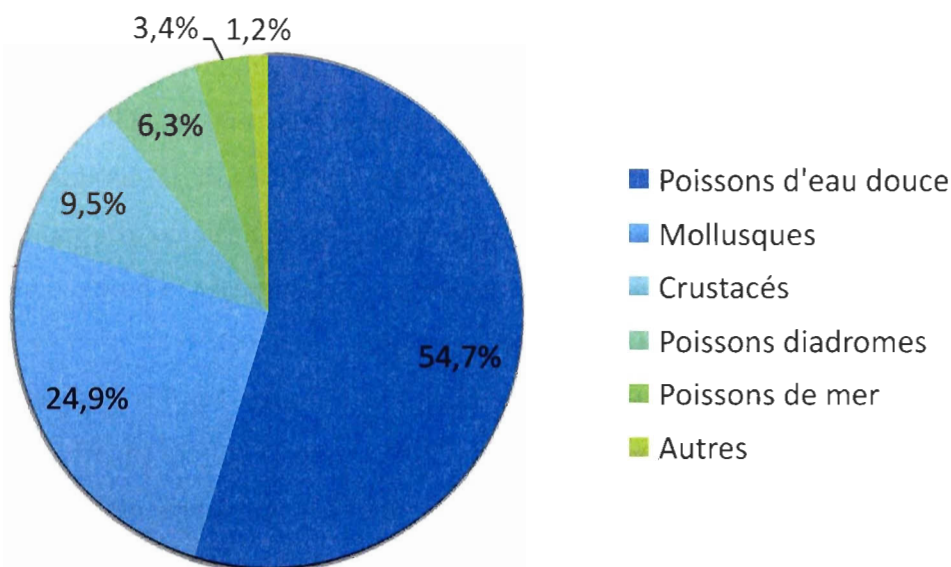
### 1.1 AQUACULTURE ET ENVIRONNEMENT

L'aquaculture possède la croissance la plus rapide dans tout le secteur de l'alimentation, malgré que, présentement, cette activité progresse plus lentement qu'au cours des années 80 et 90 (FAO, 2012). En atteignant un sommet historique avec 60 millions de tonnes produites en 2010, cette croissance de l'aquaculture permet de compenser les pêches qui tendent à se stabiliser (FAO, 2012). Bien qu'en Amérique du Nord, l'aquaculture ne progresse plus depuis quelques années (FAO, 2012), plusieurs provinces du Canada, dont la Colombie-Britannique, le Nouveau-Brunswick et l'Île-du-Prince-Édouard, font de cette activité une source de revenus pour de nombreuses collectivités (Pêches et Océans Canada, 2013). Les poissons sont le groupe le plus produits au Canada, mais on observe une augmentation de la production des mollusques de 2011 à 2012, soit de 39 203 à 41 301 tonnes (Statistiques Canada, 2012). Au niveau mondial, le groupe des mollusques arrive en 2<sup>e</sup> position quant au pourcentage de la production aquacole totale (Figure 1). Dans ce groupe, ce sont les palourdes et le coques qui ont le plus progressées. Au début des années 90, leur production était égale à la moitié de celle des huîtres, mais en 2008, les palourdes et les coques ont surpassé la production des huîtres et sont présentement les mollusques les plus produits (FAO, 2012).

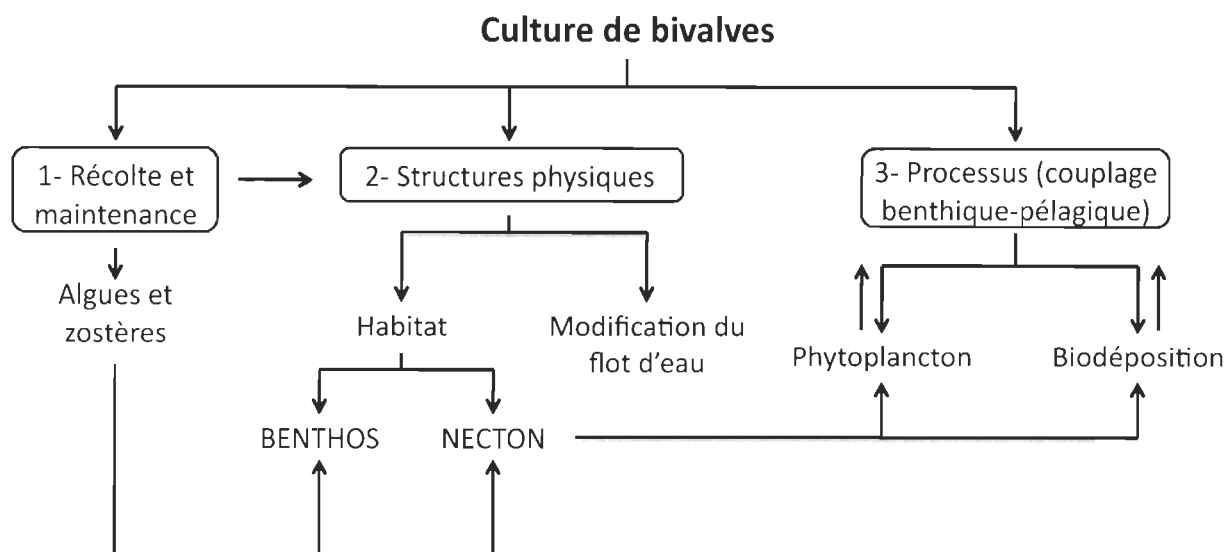
C'est en Colombie-Britannique que l'on retrouve la plus grande production de palourdes au Canada (Statistiques Canada, 2012) avec la culture intertidale des palourdes japonaises (*Venerupis philippinarum*) (BC Shellfish Grower's Association, 2014). La culture des palourdes japonaises (vivant dans le sédiment) est depuis quelques années étudiée dans l'ouest canadien (Munroe et McKinley, 2007a; 2007b; Whiteley et Bendell-Young, 2007; Bendell-Young, 2006; Jamieson *et al.*, 2001) et démontre qu'elle influence à différents degrés l'environnement benthique (Figure 2). La figure de Dumbauld *et al.* (2009) omet l'ensemencement des bivalves qui pourrait également avoir des effets sur



l'environnement (Bendell, 2014; Witheley et Bendell-Young, 2007). En effet, l'ensemencement d'une grande quantité de palourdes change la dynamique des interactions entre les communautés intertidales (Witheley et Bendell-Young, 2007). Byers (2005) a mentionné qu'une des principales conséquences de l'ensemencement des palourdes est de rendre accessible la source de nourriture aux crabes qui sont de grands prédateurs des palourdes. En augmentant l'abondance des prédateurs, cela va affecter les communautés benthiques car les crabes ne vont pas seulement se nourrir des palourdes, mais également des autres espèces présentes (Byers, 2005). Parmi les autres impacts engendrés par cette culture, l'ajout d'un filet de protection au-dessus des palourdes pourrait être l'une des principales causes des changements observés dans l'environnement. Les structures d'élevages en aquaculture sont connues pour engendrer des impacts sur le milieu en procurant à de nombreux organismes un nouveau substrat où s'établir (McKindsey *et al.*, 2011; Dumbauld *et al.*, 2009; Ross *et al.*, 2004).



**Figure 1.** Production (en %) aquacole mondiale en 2010 (FAO, 2012).



**Figure 2.** Graphique présentant les principales influences de l'aquaculture des bivalves sur l'environnement (modifié de Dumbauld *et al.*, 2009).

#### Filets de protection au-dessus des cultures de palourdes japonaises

Quelques études ont suggéré qu'il était préférable d'utiliser un filet de protection au-dessus des cultures de palourdes japonaises afin d'améliorer la production de ces bivalves (Spencer *et al.*, 1992; Chew, 1984). Ceux-ci sont installés afin de protéger les palourdes de différents prédateurs, dont les poissons de fond, les canards marins et les étoiles de mer. Les filets de protection peuvent avoir différentes tailles de mailles, habituellement 1 cm × 1 cm, et être installés avec une ou deux couches d'épaisseur avant d'être ancrés dans le sédiment grâce à des barres de métal (Jamieson *et al.*, 2001). Ce sont les plus petites palourdes, entre 3-4 mm, qui sont principalement touchées par la prédation si aucun filet de protection n'est installé (Anderson *et al.*, 1982). Les filets sont installés pour la totalité de la durée de la culture des palourdes, soit de trois à quatre ans. Des inspections sont régulièrement réalisées afin d'éviter que les filets soient gravement endommagés et que les prédateurs puissent passer cette barrière (Jamieson *et al.*, 2001). L'encrassement des filets par les macroalgues et autres organismes (p. ex. moules et balanes) restreint la circulation de l'eau et par le fait même, l'accessibilité de la nourriture pour les palourdes (Jamieson *et al.*, 2001; Spencer *et al.*, 1997; 1996). Lorsque

l'encrassement est significatif (que les filets sont pratiquement bloqués), les organismes sur les filets sont retirés manuellement. Cette tâche n'est parfois pas rentable, car les courants marins peuvent être trop faibles pour retirer les organismes détachés des plages de culture (par exemple, les moules vont tout simplement se refixer et les algues vont demeurer sur les filets et se décomposer à cet endroit) (Jamieson *et al.*, 2001).

#### Effets de la culture des palourdes sur les caractéristiques du sédiment

Les élevages de palourdes japonaises affectent le sédiment par la biodéposition (déposition de la matière organique), la bioturbation (perturbation par l'activité biologique) et la bioirrigation (irrigation par les tunnels des palourdes) (Nizzoli *et al.*, 2011; 2007; 2006a). La culture des palourdes introduit un grand nombre d'individus dans le milieu allant généralement de 330-660 jusqu'à 800-900 ind. m<sup>-2</sup> (Jamieson *et al.*, 2001) et pouvant même atteindre des densités de 1000 à 2000 ind. m<sup>-2</sup> (Bartoli *et al.*, 2001). L'augmentation de la densité d'une espèce de bivalves dominante peut accroître l'enrichissement en matière organique sur le fond marin (Whiteley et Bendell-Young, 2007). La présence des filets de protection permet également une accumulation de la matière organique en diminuant la circulation de l'eau à l'interface eau-sédiment (Spencer *et al.*, 1997; 1996). L'interaction directe des palourdes avec le sédiment influence le transfert d'oxygène plus en profondeur par l'augmentation de la surface offerte pour l'échange d'oxygène par les murs des terriers des palourdes, par la diffusion de l'oxygène de leurs tissus vers le sédiment et par la connectivité du sédiment avec l'eau sus-jacente induite par leur courant de filtration (Nizzoli *et al.*, 2006b). En effet, le sédiment retrouvé dans les cultures de palourdes est généralement très bien oxygéné en comparaison à d'autres élevages de bivalves (Nizzoli *et al.*, 2011) et le transfert de cet oxygène au sédiment favorise le métabolisme aérobie et la réoxydation de composés réduits (Nizzoli *et al.*, 2006b). Cette bonne oxygénation du sédiment permet une meilleure minéralisation de la matière organique. De ce fait, l'accumulation de cette matière, due à la culture, subit une rapide déplétion grâce au métabolisme aérobie qui s'installe dans le milieu (Nizzoli *et al.*, 2011). Avec l'installation de ce métabolisme, l'augmentation du taux de matière organique dans le site de culture peut

être difficilement observable et être très près de ce qui est retrouvé dans les sites naturels (Nizzoli *et al.*, 2007).

#### Effets de la culture des palourdes sur la macrofaune benthique

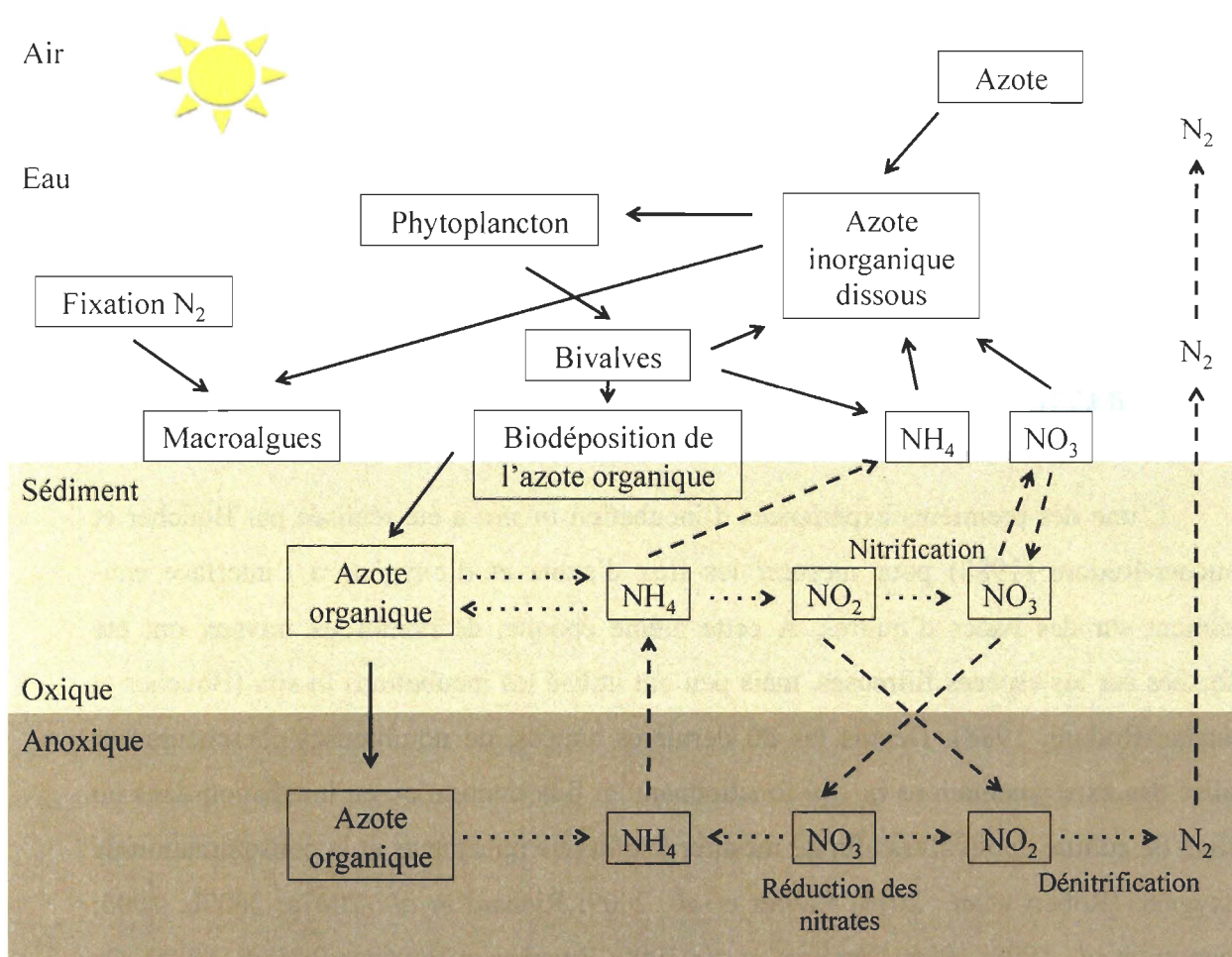
L'aquaculture entraîne une manipulation des habitats naturels ainsi que la perturbation de ses communautés endémiques (Pillay, 1992) et il est difficile d'établir le niveau d'accommodation de ces communautés face aux changements (Simenstad et Fresh, 1995). Les effets de la culture des palourdes japonaises sur les communautés benthiques ont été étudiés (Toupoint *et al.*, 2008; Bendell-Young, 2006; Whiteley et Bendell-Young, 2007; Spencer *et al.*, 1998; 1997; 1996; Kaiser *et al.*, 1996; Simenstad et Fresh, 1995), mais peu de ces études ont déterminé les effets engendrés par l'ajout des structures d'élevage, que sont les filets de protection, et les organismes encrassant qui peuvent être présents sur ces filets. En effet, Power *et al.* (2007) ont démontré que les filets peuvent agir comme un nouveau substrat pour l'implantation de macroalgues et que ces dernières peuvent abriter de nombreux organismes. La présence des filets de protection peut changer la dynamique des populations et possiblement les interactions biotiques au sein des communautés intertidales (Whiteley et Bendell-Young, 2007). Une étude de cinq ans a été réalisée par Spencer *et al.* (1998; 1997; 1996) afin de déterminer les changements dans les communautés benthiques engendrés par la présence de ces filets de protection. Les changements dans l'abondance des organismes benthiques ont principalement été attribués à l'utilisation des filets qui réduit la circulation de l'eau, modifie les caractéristiques du sédiment et exclue la majorité des prédateurs. Il a été observé que l'abondance et la densité des organismes augmentaient sous les filets de protection et que la composition des espèces changeait vers une dominance d'espèces dépositives (Spencer *et al.*, 1997; 1996). À l'opposé, certaines études ont démontré qu'une grande intensité de la culture des palourdes sur plusieurs années est associée à une diminution de la richesse spécifique, de la distribution des espèces et de l'abondance des individus (Bendell-Young, 2006; Beadman *et al.*, 2004; Bartoli *et al.*, 2001). Emmerson *et al.* (2001) ont étudié le rôle de la diversité sur les flux de nutriments dont l'azote et l'ammonium. Lors de la diminution de la richesse des espèces, la variabilité

dans les flux d'azote a augmenté, démontrant un écosystème qui subit des changements plus difficile à prévoir. Cette réduction de la richesse des espèces pourrait diminuer la stabilité des écosystèmes intertidaux (Emmerson *et al.*, 2001) qui à son tour pourrait nuire à la productivité globale de la culture des bivalves en plus des autres communautés associées (Bendell-Young, 2006). De plus, l'ensemencement de palourdes pour la culture amène un changement dans la composition des communautés qui possédaient des espèces épibenthiques et endobenthiques à seulement des espèces endobenthiques (Bendell-Young, 2006). Cette nouvelle dominance des espèces filtreuses, dans ce cas-ci les bivalves, peut affecter indirectement la structure des communautés par l'augmentation de la biodéposition (Whiteley et Bendell-Young, 2007). Il est donc important de faire la distinction entre les différents impacts que peuvent amener les palourdes elles-mêmes, les filets de protection et les organismes se développant sur ceux-ci afin de voir où sont situés les effets sur les communautés benthiques.

#### Effets de la culture des palourdes sur la biogéochimie

Plusieurs études ont démontré que la culture des bivalves peut modifier grandement la dynamique des nutriments (ammonium –  $\text{NH}_4$ , nitrite/nitrate –  $\text{NO}_x$ , phosphate –  $\text{PO}_4$  et silicate –  $\text{Si}(\text{OH})_4$ ) de cette zone intertidale. La filtration des bivalves, se nourrissant de phytoplancton, couplée au rejet de biodépôts (fèces et pseudofèces) permet un amassement de la matière organique sur le fond marin (Nizzoli *et al.*, 2011; 2006b; Dumbauld *et al.*, 2009; Bartoli *et al.*, 2001, Magni *et al.*, 2000). Cet enrichissement du sédiment en matière organique stimule le métabolisme microbien en exigeant une grande demande en oxygène dans le milieu tout en régénérant les nutriments dans le sédiment (Callier *et al.*, 2009; Nizzoli *et al.*, 2007; Bartoli *et al.*, 2001; Baudinet *et al.*, 1990; Kaspar *et al.*, 1985). Lors de la dégradation de la matière organique, l'oxygène est l'accepteur d'électrons le plus favorable, mais lorsque l'oxygène est limitant, d'autres accepteurs d'électrons peuvent être utilisés par le métabolisme microbien (Fenchel et Jorgensen, 1977). En exerçant un contrôle sur le phytoplancton par leur alimentation, les bivalves entraînent un mouvement de l'azote de la colonne d'eau vers le fond, mais vont aussi induire une augmentation de la

productivité de ces microalgues par la régénération des éléments inorganiques de l'azote (Figure 3) (Nizzoli *et al.*, 2011). Ces éléments peuvent être détectés lors de la nitrification ou de la dénitrification de l'azote organique provenant de la matière organique (Figure 3) (Newell, 2004). Les tunnels creusés par les animaux benthiques possèdent un taux de nitrification plus élevé que les sédiments oxiques de surface. Les bactéries nitrifiantes peuvent coloniser les organismes benthiques eux-mêmes et ainsi contribuer significativement au taux total de nitrification benthique (Welsh et Castadelli, 2004).



**Figure 3.** Diagramme expliquant comment les flux d'azote agissent avec la présence de bivalves dans des sédiments oxiques et anoxiques (modifié de Newell *et al.*, 2002). Les lignes pleines correspondent aux mouvements directs des nutriments, les lignes coupées indiquent leur diffusion et les lignes pointillées démontrent les actions du métabolisme microbien.

En plus de l'augmentation du taux de minéralisation, l'activité de bioturbation causée par les palourdes permettrait de transporter rapidement les éléments nutritifs régénérés à partir de l'eau interstitielle jusqu'à la colonne d'eau (Nizzoli *et al.*, 2011). Magni *et al.* (2000) ont également démontré que les palourdes japonaises excrètent des quantités significatives d'ammonium et de phosphates et que leur taux d'excrétion des éléments nutritifs pouvait représenter jusqu'à 90% de la libération de ces éléments nutritifs benthiques. D'après Bendell *et al.* (2012), la présence des filets de protection aurait une influence majeure sur le cycle des nutriments. En agissant comme barrière et en limitant la circulation de l'eau à l'interface eau-sédiment, les filets ainsi que les organismes encrassant associés restreignent le mouvement de l'oxygène et des autres nutriments (Jamieson *et al.*, 2001). Il est donc important de déterminer les effets sur les flux biogéochimiques engendrés par la présence de ces filets et des organismes vivant sur ceux-ci afin de comprendre les changements qu'ils peuvent apporter à l'écosystème.

## 1.2 INCUBATIONS *IN SITU*

L'une des premières expériences d'incubation *in situ* a été réalisée par Boucher et Boucher-Rodoni (1988) pour mesurer les flux d'azote et d'oxygène à l'interface eau-sédiment sur des bancs d'huîtres. À cette même époque, de nombreux travaux ont été effectués sur les espèces filtreuses, mais peu ont utilisé les incubations *in situ* (Boucher et Boucher-Rodoni, 1988). Depuis les 20 dernières années, de nombreux chercheurs ont réalisé des expérimentations *in situ* fonctionnant en flux continu ou en incubation dans un milieu de culture de bivalves afin de mesurer les flux de nutriments et la consommation de l'oxygène (Robert *et al.*, 2013; Callier *et al.*, 2009; Richard *et al.*, 2007a; 2007b; 2006; Mazouni *et al.*, 1998; 1996; Baudinet *et al.*, 1990; Boucher et Boucher-Rodoni, 1988). Ce type d'incubation est généralement effectué avec des enceintes soit pélagiques ou benthiques manipulées par des plongeurs. L'utilisation de chambres benthiques possédant un grand volume d'eau permet de limiter les flux métaboliques causés par le confinement et le réchauffement de l'eau (Glud et Blackburn, 2002). De plus, les chambres benthiques

permettent d'inclure les structures d'élevages (filets, cages, etc.) retrouvées dans plusieurs cultures de bivalves, comparativement aux incubations effectuées grâce au prélèvement de carottes dans le sédiment. Ce genre d'étude *in situ* est crucial, car il permet d'améliorer les connaissances sur les changements biogéochimiques qu'apportent les cultures de bivalves tout en incluant les structures d'élevages.

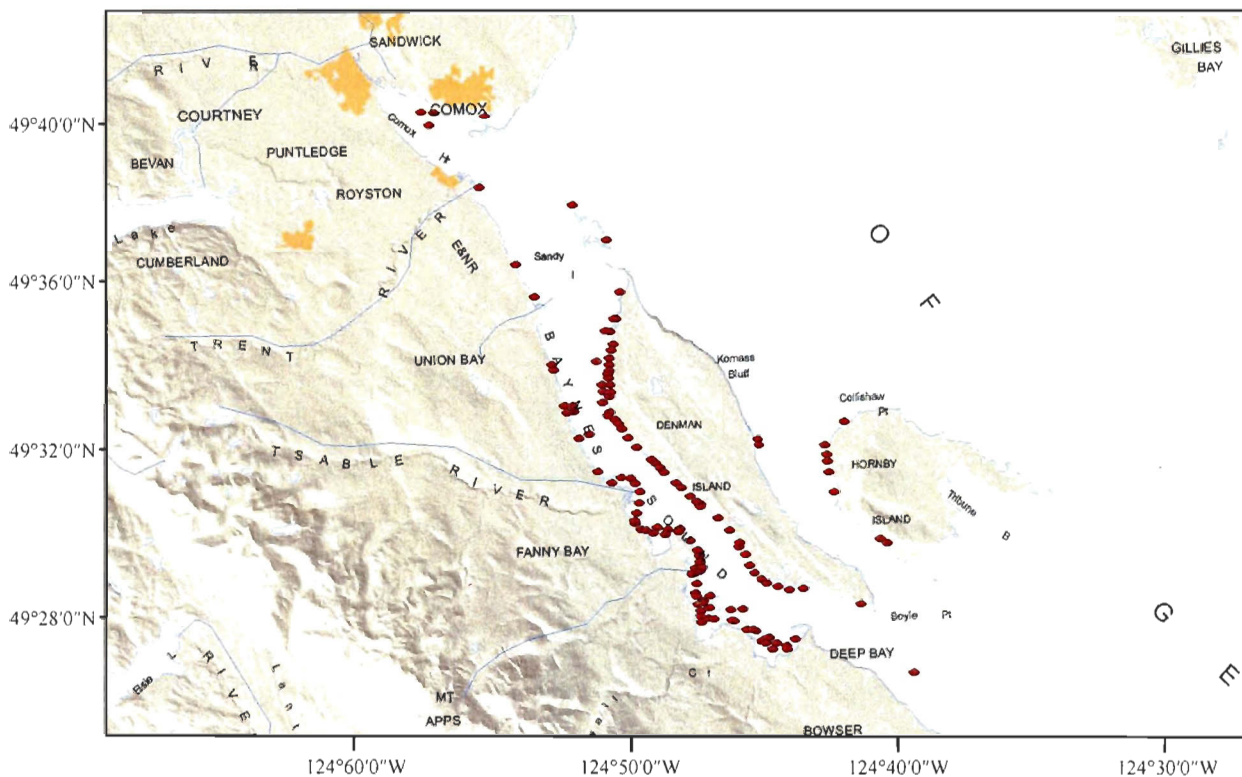
### 1.3 SITE D'ÉTUDE

Le site d'étude était situé à Fanny Bay sur l'Île de Vancouver en Colombie-Britannique (Figures 4 et 5). Fanny Bay se retrouve dans un détroit, nommé Baynes Sound, qui fait l'objet de plusieurs autres recherches scientifiques portant principalement sur l'aquaculture (Munroe et McKinley, 2007a; 2007b; Whiteley et Bendell-Young, 2007; Bendell-Young, 2006). Baynes Sound est un détroit peu profond et bordé à l'ouest par l'Île de Vancouver et à l'est par l'île Denman. Divers types de côtes caractérisent ce détroit d'environ 85 km<sup>2</sup> : baies protégées, estrans ouverts, vasières intertidales, bancs de sable, estuaires, marais salés ainsi que des rivages rocheux (Carswell *et al.*, 2006; British Columbia Ministry of Sustainable Resource Management, 2002; Jamieson *et al.*, 2001). Cette diversité d'écosystèmes permet à une grande variété d'oiseaux et d'espèces marines de venir s'y établir. De nombreuses espèces migratrices d'oiseaux vont être de passage dans cette région et celle-ci est considérée comme étant un des plus importants habitats de la sauvagine en Colombie-Britannique. En faisant partie du grand système de corridors faunique et de chemins migratoires de l'est de l'Île de Vancouver, ce détroit accueille aussi de nombreuses espèces de poissons qui vont venir s'y reproduire. De nombreuses espèces de saumons et entre autre le hareng du Pacifique vont se retrouver dans les nombreux habitats offerts par cette région pour le frai et l'alevinage (British Columbia Ministry of Sustainable Resource Management, 2002).

Plusieurs espèces indigènes ou exotiques de bivalves sont retrouvées dans le Baynes Sound. Ce détroit possède une bonne capacité naturelle pour la croissance des bivalves associée aux infrastructures utilisées en aquaculture. L'aquaculture des bivalves y est



d'ailleurs bien développée (Figure 4) avec plus de 50% de la production de la province. Cette industrie repose plus particulièrement sur la production d'espèces exotiques, dont l'huître du Pacifique, la palourde japonaise et le pétoncle japonais (Gillespie *et al.*, 2012; British Columbia Ministry of Sustainable Resource Management, 2002). La palourde japonaise a été introduite accidentellement avec des semences d'huîtres du Pacifique durant les années 30 sur la côte est de l'Île de Vancouver. Depuis, la récolte de cette palourde sauvage ou cultivée fait partie intégrante de l'économie locale (Gillespie *et al.*, 2012; Carswell *et al.*, 2006; British Columbia Ministry of Sustainable Resource Management, 2002; Jamieson *et al.*, 2001; Quayle, 1964). En 2001, dans la région de Baynes Sound, environ 850 tonnes de palourdes ont été produites totalisant une valeur d'environ 4,9 millions de dollars canadiens (British Columbia Ministry of Sustainable Resource Management, 2002).



**Figure 4.** Carte indiquant les sites d'aquaculture (points rouges) dans le Baynes Sound (tirée de BC Shellfish Grower's Association, 2014).

## 1.4 OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES

La présente étude vise à déterminer les impacts potentiels de la culture des palourdes japonaises en incluant les structures aquacoles associées sur les propriétés de l'écosystème, soit les flux de nutriments et la respiration des organismes benthiques de la côte ouest canadienne. Les objectifs de ce projet de maîtrise, en réalisant une expérimentation *in situ*, sont plus spécifiquement d'évaluer les impacts (1) des palourdes japonaises, (2) des filets de protection installés au-dessus de la culture des palourdes et (3) des organismes encrassant sur les caractéristiques du sédiment (type de sédiment, taille des grains et matière organique), les communautés benthiques (abondance, nombre d'espèces et communautés associées aux filets), la consommation d'oxygène et les flux biogéochimiques (ammonium, nitrites, nitrates, phosphates et silicates). Les hypothèses émises sont que la présence (1) des palourdes, (2) des filets de protection et (3) des organismes encrassant augmentera le pourcentage de la matière organique, diminuera la taille des grains, diminuera l'abondance et le nombre d'espèces des communautés benthiques et augmentera la consommation d'oxygène ainsi que les flux de nutriments. De façon plus spécifique, les communautés benthiques devraient voir l'abondance de leurs individus et le nombre d'espèces diminuer en raison de la plus grande biodéposition attendue (Bendell-Young, 2006). Quant à la consommation d'oxygène et des flux de nutriments, ceux-ci devraient augmenter avec une plus importante déposition de la matière organique (Mazouni *et al.*, 1998). L'identification des impacts potentiels du filet de protection, installé au-dessus des cultures de palourdes japonaises, permettra de mettre en place de nouvelles méthodes afin de rendre cette aquaculture plus durable.



## CHAPITRE 2

### INFLUENCE DE LA CULTURE DES PALOURDES JAPONAISES (*VENERUPIS PHILLIPINARUM*) SUR LE MILIEU BENTHIQUE

#### 2.1 PRÉAMBULE

Cet article intitulé « *Assessing the influence of intertidal aquaculture of the Manila clam (*Venerupis philipinarum*) on biogeochemical fluxes* » a été rédigé en collaboration avec le Pr Philippe Archambault, le Dr Christopher W. McKindsey et le Dr Christopher M. Pearce, respectivement directeur et co-directeurs de ce projet de maîtrise. En tant que premier auteur, ma contribution fût la rédaction et la recherche de la documentation scientifique à la base du projet ainsi que le développement et la réalisation de l'expérimentation et des analyses. Le professeur Philippe Archambault ainsi que le Dr Christopher McKindsey ont développé l'idée originale et le Dr Christopher Pearce a ensuite participé à cette collaboration. Tous les trois ont aidé au développement de l'expérimentation ainsi qu'à la révision de l'article.

## 2.2 ASSESSING THE INFLUENCE OF INTERTIDAL AQUACULTURE OF THE MANILA CLAM (*VENERUPIS PHILLIPINARUM*) ON BIOGEOCHEMICAL FLUXES

### 2.2.1 INTRODUCTION

Aquaculture is expanding worldwide due to an increased demand for fishes and seafood by a growing human population, one that cannot be met by existing wild fisheries, most of which have reached a plateau or are in decline (FAO, 2012). According to the Food and Agriculture Organization (2012), world aquaculture production (by weight) of animals in 2010 was 56.4% for freshwater fishes, 23.6% for molluscs, 9.6% for crustaceans, 6.0% for diadromous fishes, 3.1% for marine fishes, and 1.4% for other aquatic animals. Since 2008, clams and cockles have represented the greatest proportion of farmed molluscs. In Europe and North America, a large percentage of the total production of molluscs is represented by Manila clams (*Venerupis philippinarum*) and Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) (FAO, 2012). British Columbia, Canada, produces greater than 50% of the farmed fishes and bivalves in the country (Fisheries and Oceans Canada, 2013), the most farmed bivalve being the Manila clam (BC Shellfish Grower's Association, 2014).

Generally, bivalve culture is considered to have less impact on the environment than fish culture as filter-feeding bivalves do not require external inputs of feed (Dumbauld *et al.*, 2009; Newell, 2004; Naylor *et al.*, 2000). Nevertheless, suspension-feeding bivalves have important functional roles in aquatic ecosystems as they may affect various physical and biological processes in both the water column and benthos (Nizzoli *et al.*, 2006a; Newell, 2004). Numerous studies have described the influence of bivalve culture on various components of the environment, including nutrient cycles (Thouzeau *et al.*, 2007; Richard *et al.*, 2007b; 2006; Nizzoli *et al.*, 2006a; 2006b; Baudinet *et al.*, 1990; Doering *et al.*, 1987), localized organic loading, benthic macrofaunal communities (Callier *et al.*, 2008; Jie *et al.*, 2001; Spencer *et al.*, 1997; 1996; Kaiser *et al.*, 1996), and seston (Newell,

2004). More specifically, high densities of infaunal filter-feeding bivalves may influence the benthic environment either directly, through their metabolic activity (*i.e.* oxygen consumption and ammonium production) and feeding, or indirectly, by modifying biogeochemical processes at the water-sediment interface (Magni *et al.*, 2000; Baudinet *et al.*, 1990; Doering *et al.*, 1987). Only a portion of the food captured by bivalves is ingested and used for respiration, growth, and reproduction; the other fraction is released as faeces or is consolidated as undigested particles termed pseudofaeces (Navarro and Thompson, 1997). These undigested particles are made of plankton and suspended matter which is either too big to be ingested by the bivalve or not of sufficient quality and rejected by the individual. Pseudofaeces and faeces are collectively known as biodeposits. Filtration and subsequent biodeposition by farmed bivalves may lead to retention of organic matter within farm areas (Jie *et al.*, 2001) and related high concentrations of benthic organic matter may induce mineralization processes and stimulate both aerobic and anaerobic metabolism and nutrient recycling (Baudinet *et al.*, 1990; Kaspar *et al.*, 1985). Benthic processes are more complicated when farming infaunal bivalves (compared to suspended and off-bottom bivalve culture), such as Manila clams, because the shellfish not only increase biodeposition locally but also live within the sediments (Bartoli *et al.*, 2001), both factors potentially influencing various benthic processes. Nizzoli *et al.* (2006b) described three processes by which infaunal clams influence the benthic environment: biodeposition of organic matter, bioturbation (whereby their activities allow for increased oxygen exchange), and bioirrigation of the sediments.

Potential impacts on the environment from infaunal shellfish culture can result from more than just the shellfish themselves. Dumbauld *et al.* (2009) suggested that the physical structures used in grow-out and the pulse disturbances caused by harvesting and biofouling-removal activities may also influence the benthic environment. A number of studies and reviews (*e.s.* McKindsey *et al.*, 2011; 2006; Ross *et al.*, 2004) have highlighted the importance of physical structures (nets, cages, tubes, *etc.*) used in bivalve culture as they provide a novel substratum for the establishment of various benthic invertebrate species and microbial communities. For Manila clam culture, nets are placed directly on the bottom

over the clams to prevent predators – such as bottom fish, seastars and birds – from consuming the farmed bivalves (Jamieson *et al.*, 2001; Spencer *et al.*, 1992). In Baynes Sound (British Columbia, Canada), bivalves account for more than 90% of the total dry mass of shell fragments in the faeces of two sea duck species (*Melanitta perspicilata* and *Melanitta fusca*), with Manila clam being one of the prey species (Lewis *et al.*, 2007). Although large clams are energetically expensive to consume, Lewis *et al.* (2007) showed that 30% of 25-mm to 45-mm clams declined after ducks had fed extensively in the area. Netting is consequently a good way to reduce the risk associated with this sort of loss in Manila clam production. These anti-predator nets, however, may increase the concentration of organic matter on the sea floor by creating a barrier for water movement (Bendell-Young, 2006; Spencer *et al.*, 1997; 1996). They may also influence benthic macrofaunal communities. For example, Spencer *et al.* (1997) demonstrated that there was a greater abundance of deposit feeders under nets used in Manila clam culture relative to reference areas. Anti-predator nets also allow the establishment of microalgae and macroalgae, which may serve as habitat for other organisms (Powers *et al.*, 2007) or assimilate the nutrients released by the clams (Castaldelli *et al.*, 2003). The fouling organisms typically found on Manila clam anti-predator nets include mussels, barnacles, tunicates, tube worms, bryozoans, hydroids, and encrusting sponges (BC Shellfish Grower's Association, 2014). For Manila clam culture in Canada, the nets are installed for the entire culture period (three to four years) and manually washed only when required (often spring or autumn), *i.e.* when the fouling reduces water movement and food renewal to the clams (Jamieson *et al.*, 2001). There are no regulations for the total amount of the intertidal region that can be covered by nets (Jamieson *et al.*, 2001), which may represent a considerable proportion of foreshore areas (Bendell and Wan, 2010; Carswell *et al.*, 2006). Toupoint *et al.* (2008) note that, in France, Manila clam anti-predator nets are installed only for the first year of culture and washed each month to remove fouling and provide better water circulation. Given the potential impacts of anti-predator netting on both infaunal and epifaunal community structure and water exchange, it seems logical that both nutrient fluxes and benthic respiration may also be affected, directly and/or indirectly, by netting.

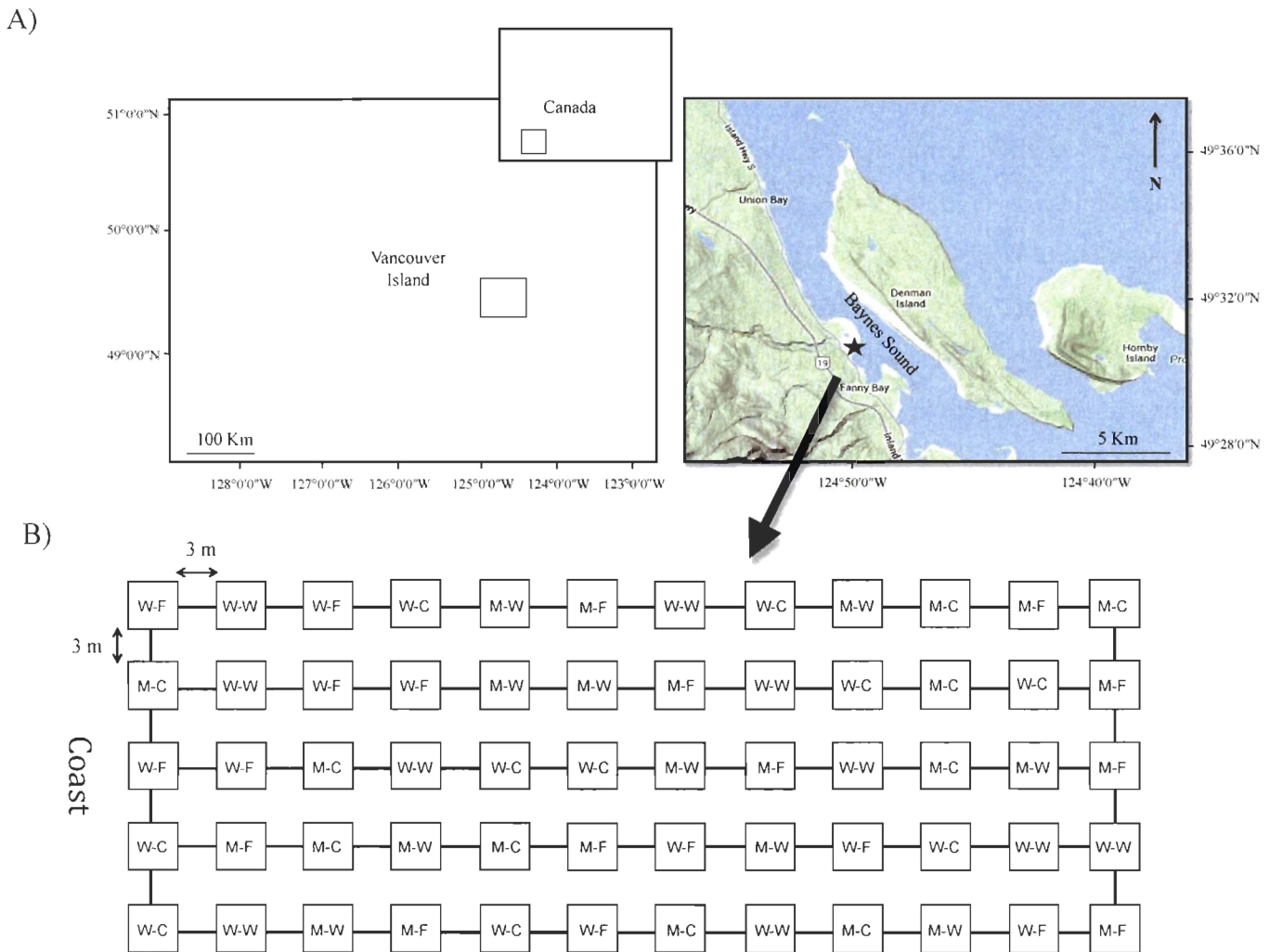
The present study evaluated how both biological (Manila clams and fouling on anti-predator nets) and physical (anti-predator nets) factors related to Manila clam culture influence benthic communities, oxygen consumption, biogeochemical fluxes (nutrient concentration over time), and organic loading. This study used an *in situ* manipulative experiment in British Columbia (Canada) to examine the influence of each of these factors. Specifically, the study had three main objectives : to evaluate the impacts of 1) the Manila clam, 2) anti-predators nets and 3) biofouling on anti-predator nets on biogeochemical fluxes, benthic invertebrate communities and organic loading on the farmed site.

## 2.2.2 MATERIALS AND METHODS

### Study site

This study was conducted in Fanny Bay (49°30.652'N, 124°49.899'W), from Baynes Sound, on Vancouver Island, British Columbia, Canada (Figure 5) in June, July, and August 2012. Baynes Sound is bordered to the west by the east coast of Vancouver Island and to the east by the west coast of Denman Island and is largely characterized by protected bays, open foreshores, tidal estuaries, inshore marshes and adjacent forests (Carswell *et al.*, 2006; British Columbia Ministry of Sustainable Resource Management, 2002; Jamieson *et al.*, 2001). The physical oceanography of the sound is largely controlled by tides, currents, and freshwater inputs [further details may be found in Jamieson *et al.* (2001) and British Columbia Ministry of Sustainable Resource Management (2002)]. This area is highly productive and has large rocky and sandy intertidal beaches that make it ideal for clam culture. Baynes Sound is of great importance for the bivalve aquaculture industry in the province as greater than 50% of the total production occurs there (British Columbia Ministry of Sustainable Resource Management, 2002).





**Figure 5.** A) Location of study site in Fanny Bay on Vancouver Island, British Columbia, Canada. B) Layout of experimental grid in Fanny Bay. Treatments are combinations of presence-absence of Manila clams (M vs W, respectively) and anti-predator net status (F – fouled, C – cleaned, W – without).

### Experimental design

The experimental site was within a shellfish aquaculture lease that was not farmed in 2012. A grid (19.5 × 51.0 m) with sixty intertidal plots (5 × 12 array, each plot 2.25 m<sup>2</sup>) was established on the beach above the low tide level (Figure 5); 19.5 and 51.0 m being perpendicular and parallel to the shoreline, respectively. The sediment in all plots was dug out to a depth of about 10 cm and sieved (mesh: 1 × 1 cm) to remove wild Manila clams and the sieved sediment placed back into the plots, during June 20<sup>th</sup> to July 6<sup>th</sup>, 2012.

Individual plots were separated by 3 m to limit their influence on neighboring ones. Each plot was randomly assigned to one of six treatments ( $n = 10$  total) with two plots per treatment established per row, to account for variation in submersion times among rows (tides came on the beach with an angle and varied across rows). It took two weeks to install all the plots with associated treatment on the intertidal beach (July 9<sup>th</sup> to 21<sup>th</sup>, 2012). The treatments evaluated the influence of two factors: *Clam* (two levels: with and without clams) and *Nets* (three levels: fouled nets, cleaned nets and without nets). Both factors were totally crossed leading to six treatments: (1) Manila clams with fouled nets (M-F), (2) Manila clams with clean nets (M-C), (3) Manila clams without nets (M-W), (4) without Manila clams with fouled nets (W-F), (5) without Manila clams with clean nets (W-C) and (6) without Manila clams and without nets (W-W). The WM-WN treatment was installed as a reference treatment to determine potential changes to the benthic environment without the addition of clams or nets. Plots with clams were seeded at a density of 675 Manila clams per plot ( $300 \text{ ind. m}^{-2}$ , the minimal commercial density), clams measuring between 3-cm and 4-cm shell length (commercial size). These were partially pressed into the substrate by hand to ensure that they would not be displaced by currents from the incoming tide. Previously fouled netting being used at the aquaculture site was collected, cut into  $2.25 \text{ m}^2$  pieces, and cleaned by hands if necessary (*i.e.* for C treatments). Rebar “staples” utilized in commercial operations were used to maintain the nets in position. Plots and clams were allowed to stabilize for about one month before sampling was done.

Sampling was done at high tide between August 4<sup>th</sup> and 22<sup>th</sup> 2012, using SCUBA divers. Each plot was sampled only once and only four to five plots could be sampled each day. The order of plot sampling was determined randomly and only eight of the ten plots ( $n = 8$ ) per treatment were sampled (due to logistical constraints). For each plot sampled, a benthic chamber was installed in the central portion of the plot and left in place for a treatment-specific predetermined time to measure biogeochemical fluxes and oxygen consumption (respiration). Following an incubation, sediment cores were collected from random positions within the area over which the benthic chamber was installed to

determine sediment organic matter (%OM), sediment grain size (granulometry) and macrofauna assemblage composition (see below).

### Sediment characteristics

Sediment characteristics were determined for the upper 2 cm of sediment cores taken with 60-ml cut-off syringes (inner diameter: 2.7 cm). All cores were kept frozen until analyzed (-20°C). For each plot, sediment %OM was evaluated in the first and second centimeter using samples from three sediment cores whereas granulometry was evaluated based on two cores. Replicate cores were taken randomly within each plot. Sediment %OM was determined as the difference between the weight of samples after drying at 60°C for 48 hours and weight after having been ashed for 5 hours at 440°C (Byers *et al.*, 1978). Although samples may be pre-treated with an HCl solution to remove carbonates and thus avoid overestimating %OM (Byers *et al.*, 1978), ashing at 440°C limits destroying inorganic carbonates that may be present (Schumacher, 2002). Samples to evaluate sediment grain size and sediment composition (sediment type: %gravel, %sand, %silt, and %clay) were initially prepared with a dispersal agent (Calgon solution) and then analyzed with a Beckman Coulter LS13200, ALM laser-diffraction, particle-size analyzer (McCave *et al.*, 1986).

### Macrofaunal communities

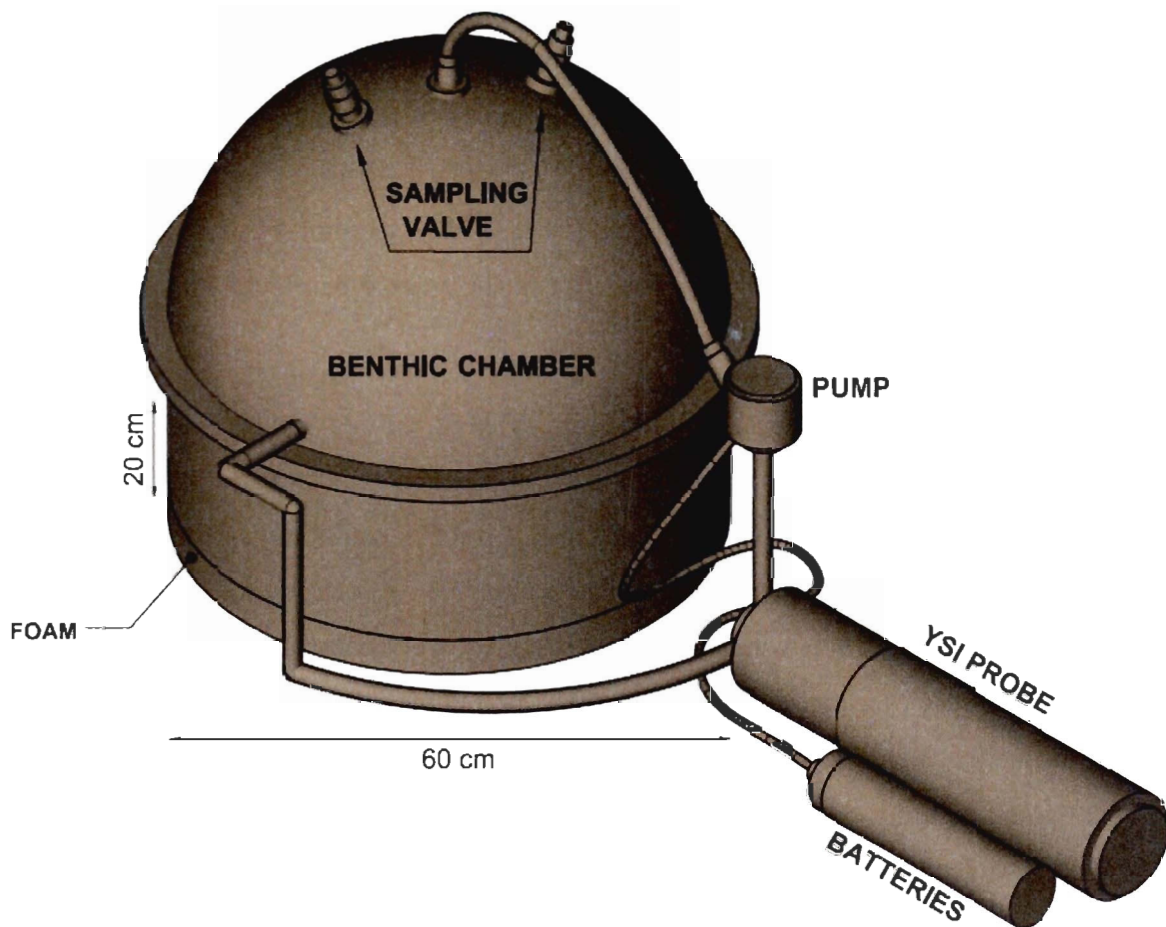
For plots with nets, the net under the benthic chamber (diameter: ~53 cm) was removed by cutting with scissors and kept frozen at -20°C until the associated macrofauna was identified in the laboratory. Macroinfaunal communities were evaluated by collecting two (non-overlapping) circular cores (diameter: 10 cm, depth: 10 cm) from the centre of each replicate plot. The sediments were sifted on a 1-mm mesh and the remaining material preserved in a 4% buffered formaldehyde solution. Identification was done (by one person) to the lowest taxonomic level possible (usually species) (Annex 1). Total abundance per taxa was recorded for each plot for both sediment and net communities.

### Biogeochemical fluxes

Biogeochemical fluxes were calculated at the water-sediment interface using *in situ* benthic chambers (60-cm diameter hemispheres atop a 20 cm high base) modified from Richard *et al.* (2007b) and Robert *et al.* (2013) to allow sampling with the presence of nets and large infaunal bivalves (Figure 6). Chambers were opaque, to ensure that photosynthetic activity did not affect biogeochemical fluxes and respiration rates, and used a submersible pump (flow rate: 2 L min<sup>-1</sup>, verified by a flow meter) to create a strong enough current within the chambers to avoid water stratification and resuspension of sediments within the chambers (Thouzeau *et al.*, 2007). An in-line multi-parameter probe (YSI 6600, YSI Incorporated, Ohio, USA) was used to monitor various basic parameters including temperature (°C ± 0.01), salinity (± 0.01), and oxygen levels (mg O<sub>2</sub> L<sup>-1</sup> ± 0.01) throughout the incubations.

The six treatments were incubated for different periods of time (M-F and M-C: one hour and 40 minutes; M-W: two hours and 40 minutes; W-F and W-C: three hours and W-W: six hours). These times were pre-determined prior to sampling for the experiment (on experimental plots not selected for complete sampling) by determining the incubation time required for oxygen levels within chambers installed over treatment plots to decrease to just greater than 80% of initial conditions, below which fauna may display stress responses that may influence fluxes (Mazouni *et al.*, 1998). Water from each chamber was sampled at equally-spaced times throughout the incubations (T<sub>0</sub> immediately after setting up a chamber and T<sub>4</sub> at the end of the incubation period, with T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub>, T<sub>3</sub> being intermittent). At each time, a syringe was inserted into a port at the top of the benthic chamber and one 60-ml water sample taken from near the centre of the chamber (after having flushed the syringe with water from the chamber), the sampled water being replaced by ambient water through an adjacent port. This volume of the ambient water was negligible compared to the volume of the chamber (80.97 L) and wasn't included in the result of the nutrient fluxes. These water samples were filtered on 0.8-µm GF/F syringe filters to remove larger particles and three sub-samples of 4-ml kept and frozen (-20°C) in cryovials for future analyses of nitrites

( $\text{NO}_2$ ), nitrates ( $\text{NO}_3$ ), phosphates ( $\text{PO}_4$ ), and silicates ( $\text{Si}(\text{OH})_4$ ). Water was also taken from the same syringe to measure ammonium levels. Ammonium measurements were done immediately after sampling using a 10-AU Turner Designs fluorometer (Turner Designs, California, USA) using the OPA (orthophthaldialdehyde) method from Holmes *et al.* (1999) (Protocol B).



**Figure 6.** System to measure benthic nutrient fluxes and oxygen consumption, composed of a benthic chamber, a YSI probe, a pump powered by batteries in a waterproof case, a foam, and hoses. The water enters into the benthic chamber at the top and exits out by the side passing across the YSI probe.

### Statistical analyses

Variation among treatment means for O<sub>2</sub> consumption and nutrient fluxes were analyzed using two-way analysis of variance (ANOVA). The two factors were presence or absence of Manila clams (two fixed levels) and Net status (three fixed levels: fouled, cleaned and without). Differences among treatment means of factors that were deemed significant in the ANOVAs were evaluated using *a posteriori* Tukey multiple-comparison tests. Assumptions of normality and homoscedasticity were verified prior to running ANOVAs as outlined by Quinn and Keough (2002). Data were transformed (square-root) prior to analysis, when necessary.

For the other parameters measured, variation among treatments was evaluated using permutational analysis of variance (PERMANOVA, with 9999 permutations) with PRIMER 6 (v. 6.1.12) and PERMANOVA+ (v. 1.0.2). Similarity matrices used for PERMANOVAs were constructed based on Euclidean distances for univariate measures (grain size, %OM in the surficial first and second centimeters, macrofauna abundance and richness) and on Bray-Curtis similarity for multivariate metrics (sediment types and community structure). PERMANOVA for univariate variables was used as data transformations were unable to constrain the data to meet the assumptions of ANOVA. These analyses included three factors: Clam (two fixed levels), Net status (three fixed levels), and Plot (nested in Clam × Net). Differences among treatments were determined using *a posteriori* pair-wise comparisons. Homogeneity of multivariate dispersion was evaluated using PERMDISP (Anderson *et al.*, 2008) and data transformed (square root) as necessary. SIMPER analysis was used to identify the macrofaunal species that were most responsible for the dissimilarity among treatments. Multi-dimensional scaling (MDS) was used to show graphically the variation of the benthic assemblages among the treatments. It should be noted that no blocking factor for the tides was employed in the statistical analyses. The experimental design was made to block the effect of the tides.

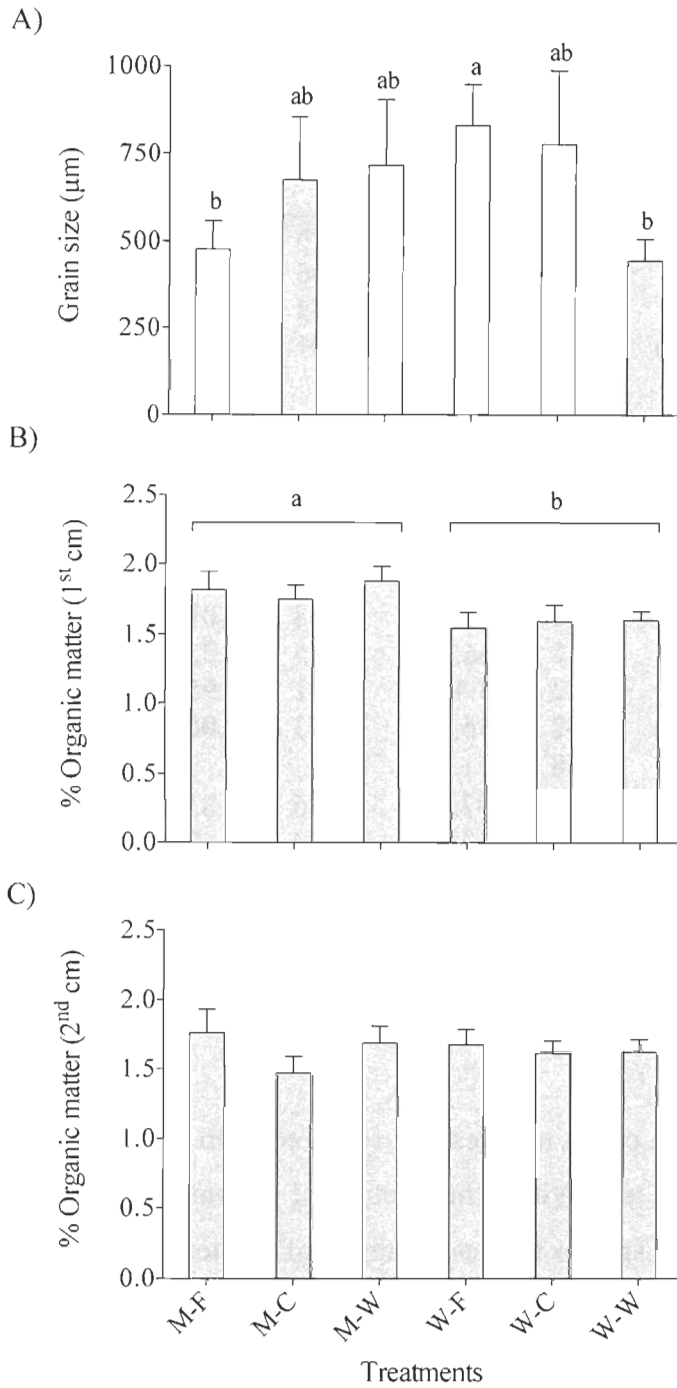
The relationship between community structure and environmental parameters was evaluated using a distance-based multivariate multiple regression with DISTLM. Prior to

running this analysis, correlations between environmental parameters were evaluated with draftsman plots to ensure that none were highly correlated (less than -0.8 or greater than 0.8) (Anderson *et al.*, 2008; Clarke and Gorley, 2006). No such correlations were found and thus all parameters were retained to build the model. The final model was built using a step-wise selection procedure and AIC criteria (Anderson *et al.*, 2008). A distance-based redundancy analysis ordination (dbRDA) was created to illustrate the results graphically.

### 2.2.3 RESULTS

#### Sediment characteristics

Sediment type (%gravel, %sand, %silt and %clay) was not significantly affected by Clam, Net, or the interaction between the two factors (Table 1). The proportion (mean  $\pm$  SE) of sediment types in the sic treatments ranged from  $17.77 \pm 4.20$  to  $29.28 \pm 4.26$  % for gravel,  $61.76 \pm 5.62$  to  $68.12 \pm 3.16$  % for sand,  $7.77 \pm 0.88$  to  $13.92 \pm 1.30$  % for silt, and  $0.85 \pm 0.06$  to  $1.33 \pm 0.15$  % for clay. Sediment grain size was not significantly affected by Clam or Net, but the interaction between these two factors was marginally significant (Table 1) such that it was generally larger for treatments with clams when nets were cleaned or missing but smaller for treatments without clams when nets were absent (Figure 7). Grain size (mean  $\pm$  SE) varied from  $445.79 \pm 44.41$  to  $832.01 \pm 81.82$   $\mu\text{m}$  in the various treatments (Figure 7). The %OM in the first centimeter of sediments is significantly greater in the treatments with clams than in those without clams while %OM in the second centimeter did not vary significantly among treatments for either factor (Table 1), ranging from  $1.55 \pm 0.11$  to  $1.88 \pm 0.11$  % and  $1.47 \pm 0.12$  to  $1.76 \pm 0.17$  %, respectively (Figure 7). All sediment characteristics differed significantly among Plots within treatments (Table 1).



**Figure 7.** Mean A) sediment grain size ( $\pm$  SE,  $n = 8$ ) in the top 2 cm of the sediment and mean organic matter percentage in the B) first (surficial) and C) second cm of the sediment ( $\pm$  SE,  $n = 8$ ). Treatments are combinations of presence-absence of Manila clams (M vs W, respectively) and anti-predator net status (F – fouled, C – cleaned, W – without). Different letters above bars indicate significant ( $P < 0.05$ ) differences between treatment levels based on *a-posteriori* pair-wise tests.



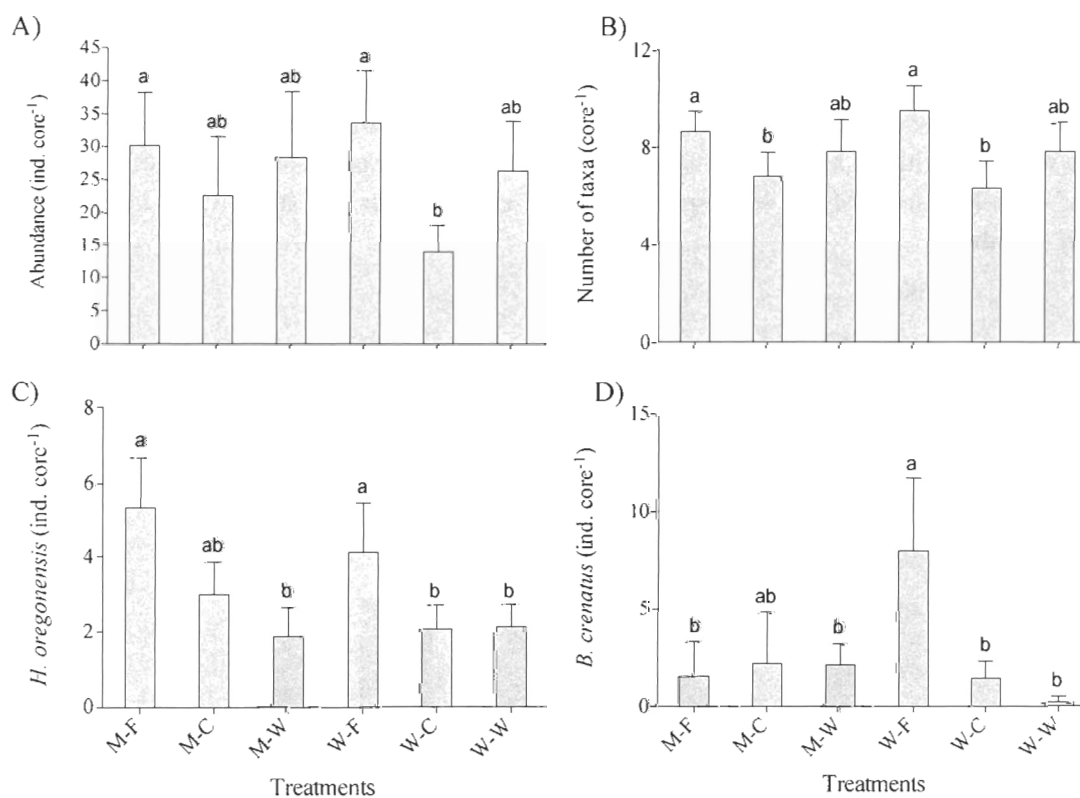
**Table 1.** Results of PERMANOVAs evaluating the effect of Clam (presence/absence), Net status (fouled, cleaned, or absent), and Plot (replicate plots for same treatment) on various sediment characteristics: sediment types, grain size, and percent organic matter (%OM). Significant effects ( $P < 0.05$ ) are indicated in bold.

Variables	Source	df	MS	F	P
Sediment types	Clam (C)	1	34.243	0.098	0.8240
	Net (N)	2	142.52	0.406	0.6901
	C × N	2	689.28	1.963	0.1456
	Plot(C × N)	42	351.14	2.871	<b>0.0003</b>
	Error	48	122.33		
Grain size	Clam (C)	1	768.75	0.766	0.4112
	Net (N)	2	688.81	0.687	0.5385
	C × N	2	2923.1	2.914	<b>0.0497</b>
	Plot(C × N)	42	1003.2	2.983	<b>0.0002</b>
	Error	48	336.31		
%OM 1 <sup>st</sup> cm	Clam (C)	1	1438.7	6.268	<b>0.0113</b>
	Net (N)	2	266.28	1.125	0.3244
	C × N	2	33.429	0.141	0.9541
	Plot(C × N)	42	236.73	1.953	<b>0.0015</b>
	Error	48	121.21		
%OM 2 <sup>nd</sup> cm	Clam (C)	1	107.12	0.276	0.8367
	Net (N)	2	262.98	0.679	0.5834
	C × N	2	258.2	0.666	0.6042
	Plot(C × N)	42	387.49	0.222	<b>0.0001</b>
	Error	48	174.39		

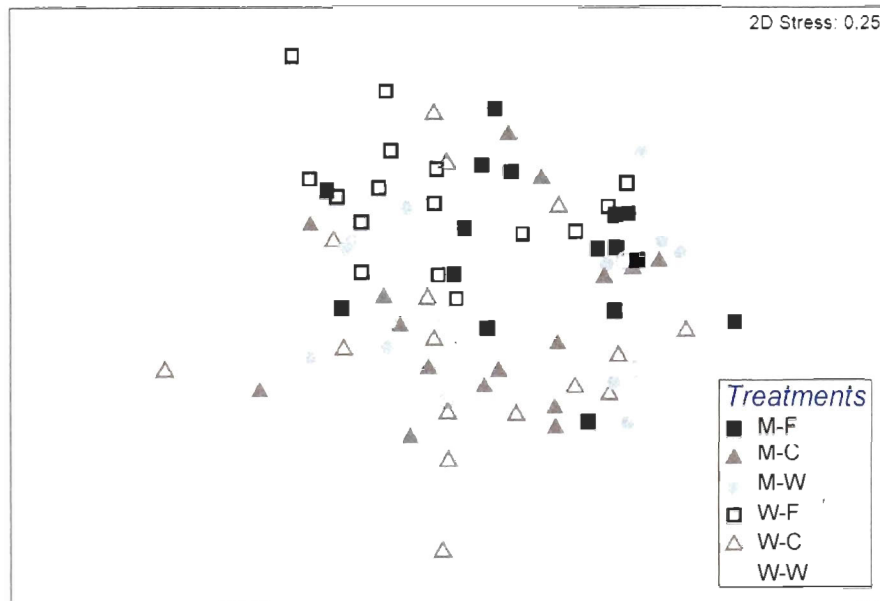
#### Macrofaunal communities: sediment

Data on the abundance of Manila clams in cores was removed from all analyses to evaluate the importance of this factor in modifying other metrics of community structure. Macrofaunal abundance (ind. core<sup>-1</sup>) and species richness (number of species core<sup>-1</sup>) varied significantly with Net (but not with Clam or with the interaction between the two factors) such that both metrics were greatest for fouled net treatments and lowest for cleaned net treatments (Figure 8, Table 2). SIMPER analysis showed that six organisms explained approximately 45% of the dissimilarity among the three net treatment: *Macoma* sp., *Tharyx* sp., *Balanus crenatus*, *Hemigrapsus oregonensis*, *Grandidierella japonica* and *Pseudopolydora kemp* (Annex 2). Of these species, two varied significantly with net

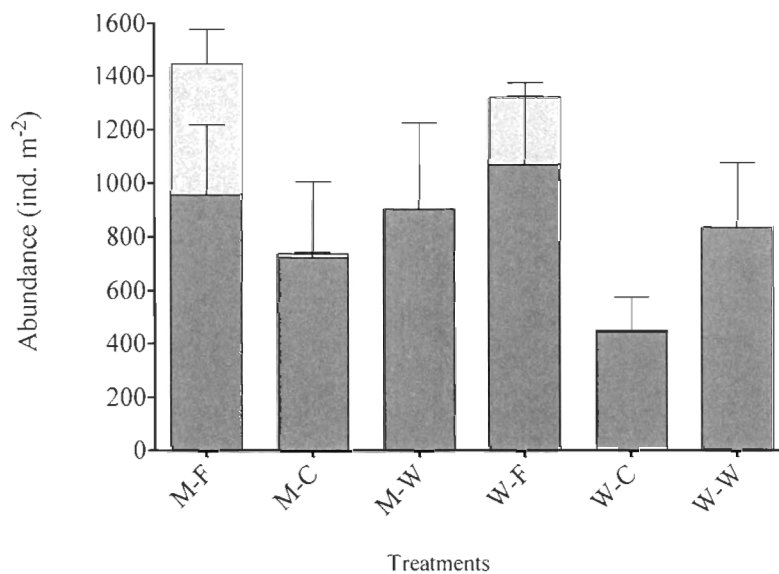
status: *B. crenatus* (barnacle) and *H. oregonensis* (Oregon shore crab) (Figure 8, Table 2) and both were among the most abundant species observed in all sampled plots. These two species were significantly more abundant when the nets were fouled. Variation in the abundance of *B. crenatus* due to net status was also a function of Clam  $\times$  Net interaction (Table 2) whereby the species' mean abundance was fairly constant at about 2 per plot for all treatments with clams and varied from a high of 8 per plot in the W-F treatment to close to 0 for the W-W treatment. Multivariate community structure varies among the factor Clam and Clam  $\times$  Net interaction (Table 2). Variation in the structure of benthic communities is highlighted in Figure 9 but no clear trends are evident. With the elevated stress, this representation probably differs from the reality.



**Figure 8.** Mean A) abundance and B) species richness (number of species) of macrofauna and abundance of C) *Hemigrapsus oregonensis* and D) *Balanus crenatus* ( $\pm$  SE,  $n = 8$ ) from sediment samples from three Net treatments. Treatments are anti-predator net status (F – fouled, C – cleaned, W – without). Different letters above bars indicate significant ( $P < 0.05$ ) differences between treatment levels based on *a-posteriori* pair-wise tests.



**Figure 9.** Multi-dimensional scaling (MDS) evaluating the effect of Manila clams and anti-predator netting status on benthic assemblage structure ( $n = 8$ ). Filled and empty symbols represent treatments with and without Manila clams, respectively. Treatments are combinations of presence-absence of Manila clams (M vs W, respectively) and anti-predator net status (F – fouled, C – cleaned, W – without).



**Figure 10.** Mean abundance ( $\pm$  SE,  $n = 8$ ) of macrofauna present in sediments (dark grey) and on anti-predator nets (pale grey) from plots subjected to one of six treatments. The abundance is the individuals per square meter to have the unit consistent for sediment and nets. Treatments are combinations of presence-absence of Manila clams (M vs W, respectively) and anti-predator net status (F – fouled, C – cleaned, W – without).

**Table 2.** Results of PERMANOVAs evaluating the effect of Clam (presence/absence), Net status (fouled, cleaned, or absent) and Plot (replicate plots for same treatment) on sediment macrofaunal community abundance and number of species (species richness). Significant effects ( $P < 0.05$ ) are indicated in bold.

Variables	Source	df	MS	F	P
Abundance*	Clam (C)	1	549.29	0.983	0.3303
	Net (N)	2	1773.7	3.175	<b>0.0465</b>
	C × N	2	281.62	0.504	0.6239
	Plot(C × N)	42	558.74	7.926	<b>0.0001</b>
	Error	48	70.495		
Richness*	Clam (C)	1	221.68	1.488	0.2254
	Net (N)	2	648.49	4.353	<b>0.0170</b>
	C × N	2	61.639	0.414	0.6791
	Plot(C × N)	42	148.96	2.891	<b>0.0004</b>
	Error	48	51.532		
<i>Hemigrapsus oregonensis</i>	Clam (C)	1	9.3750	1.018	0.3190
	Net (N)	2	66.448	7.218	<b>0.0013</b>
	C × N	2	4.7187	0.513	0.5963
	Plot(C × N)	42	9.2054	1.468	0.1042
	Error	48	6.2708		
<i>Balanus crenatus</i>	Clam (C)	1	38.760	1.207	0.2870
	Net (N)	2	117.97	3.675	<b>0.0268</b>
	C × N	2	162.70	5.068	<b>0.0074</b>
	Plot(C × N)	42	32.103	0.869	0.6518
	Error	48	36.948		
Community Structure*	Clam (C)	1	18 648	6.772	<b>0.0001</b>
	Net (N)	2	4126.2	1.498	0.1014
	C × N	2	4783.5	1.737	<b>0.0475</b>
	Plot(C × N)	42	2753.7	2.264	<b>0.0001</b>
	Error	48	1216.1		

\* Data transformation: square root

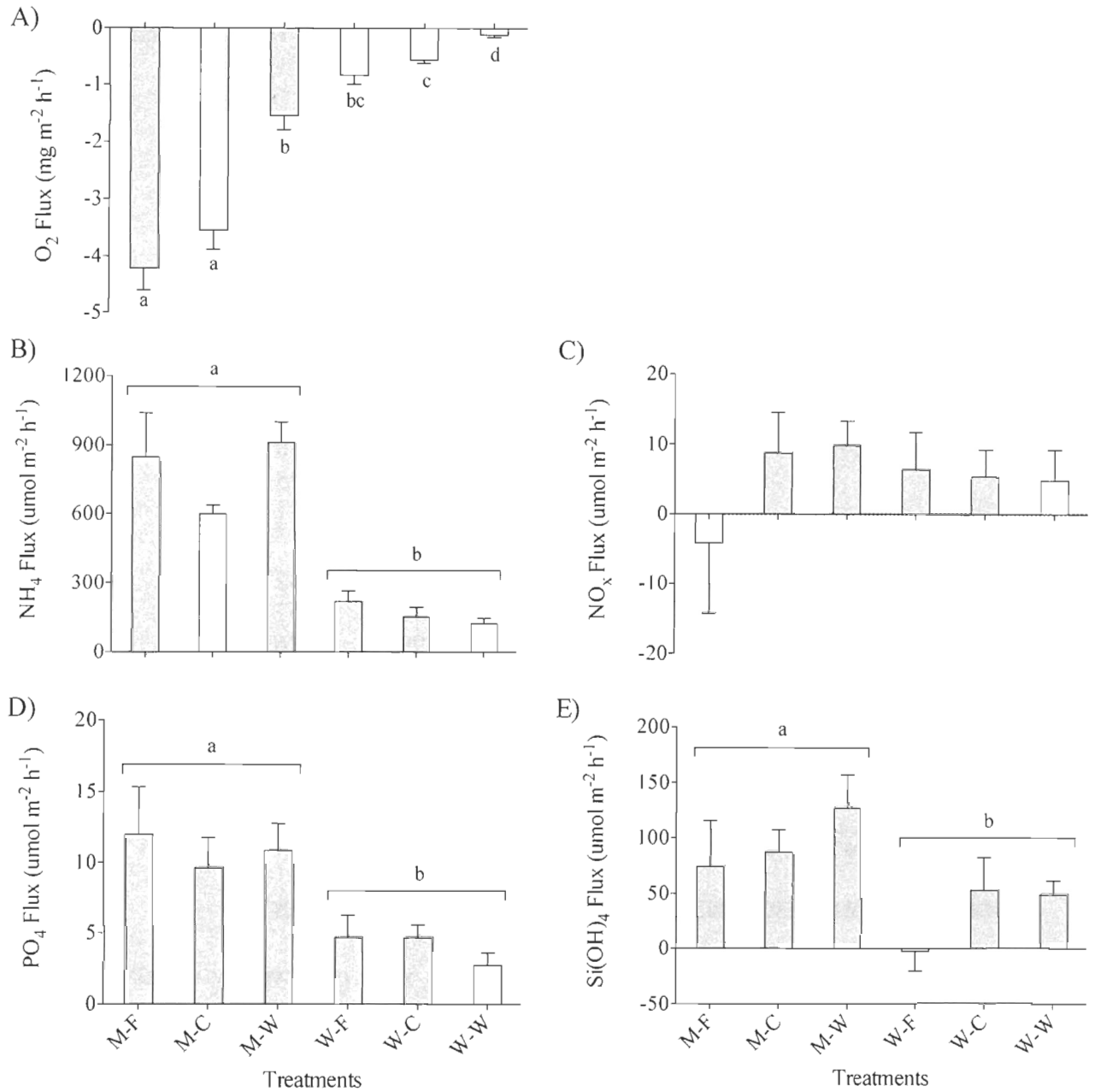
#### Macrofaunal communities: anti-predator nets

As described above, the abundance of infauna varied among Net treatments such that it was greatest in the plots with fouled nets and least in plots with cleaned nets and did not vary between Clam treatments. Similarly, the abundance of invertebrates on fouled nets was much greater than that on cleaned nets and did not differ with Clam treatment (Figure 10). To compare the abundance of all invertebrates among plot types, the data sets for

organisms from sediment cores and netting were standardized per square meter and combined. This showed that the abundance of all macroinvertebrates in plots followed the same trends as the infaunal data, but this effect was accentuated by the inclusion of the net-related organisms. The biomass of macroalgae on the fouled nets was  $95 \pm 26.59$  and  $39 \pm 9.47$  g for plots with and without Manila clams, respectively.

#### Biogeochemical fluxes

O<sub>2</sub> consumption and NH<sub>4</sub>, PO<sub>4</sub>, and Si(OH)<sub>4</sub> fluxes across the water-sediment interface differed significantly with Clam treatment and oxygen consumption also varied significantly with Net treatment (Figure 11, Table 3). The interaction between the factors Clam and Net was never significant with any tested variable. Fluxes of all nutrients (except NO<sub>x</sub>) were significantly greater in plots with Manila clams than without clams (Figure 11). Oxygen consumption was greatest in treatments with fouled nets and least in treatments without nets (Figure 11). Although mean NO<sub>x</sub> values were negative for the M-F treatment, representing a net uptake, while positive for all others, this difference was not statistically significant (Figure 11, Table 3).



**Figure 11.** Mean A) oxygen consumption ( $\text{O}_2$  flux) and nutrient fluxes [B]  $\text{NH}_4$ , ammonium; C)  $\text{NO}_x$ , nitrogen oxides; D)  $\text{PO}_4$ , phosphates; and E)  $\text{Si(OH)}_4$ , silicates ( $\pm$  SE,  $n = 8$ ) measured at the water-sediment interface in plots subjected to one of six treatments. Treatments are combinations of presence-absence of Manila clams (M vs W, respectively) and anti-predator net status (F – fouled, C – cleaned, W – without). Different letters above bars indicate significant ( $P < 0.05$ ) differences between treatment levels based on *a-posteriori* pair-wise tests.

**Table 3.** Results of two-way ANOVAs evaluating the effect of Clam (presence/absence) and Net status (fouled, cleaned, or without) on biogeochemical fluxes: O<sub>2</sub>, NH<sub>4</sub>, NO<sub>x</sub>, PO<sub>4</sub>, and Si(OH)<sub>4</sub>. Significant effects ( $P < 0.05$ ) are indicated in bold.

Variables	Source	df	MS	F	P
O <sub>2</sub> *	Clam (C)	1	12.993	238.804	<b>&lt;0.0001</b>
	Net (N)	2	1.976	36.315	<b>&lt;0.0001</b>
	C × N	2	0.123	2.268	0.1161
	Error	42	0.054		
NH <sub>4</sub> *	Clam (C)	1	2880.56	93.479	<b>&lt;0.0001</b>
	Net (N)	2	35.843	1.163	0.3224
	C × N	2	46.119	1.497	0.2356
	Error	42	30.815		
NO <sub>x</sub> *	Clam (C)	1	0.542	0.050	0.8250
	Net (N)	2	17.918	1.635	0.2070
	C × N	2	16.556	1.511	0.2324
	Error	42	10.956		
PO <sub>4</sub> *	Clam (C)	1	20.230	26.542	<b>&lt;0.0001</b>
	Net (N)	2	1.111	1.457	0.2445
	C × N	2	0.599	0.786	0.4624
	Error	42	0.762		
Si(OH) <sub>4</sub>	Clam (C)	1	47357.6	8.027	<b>0.0071</b>
	Net (N)	2	11076.5	1.877	0.1656
	C × N	2	2478.88	0.420	0.6597
	Error	42	5900.1		

\* Data transformation: square root

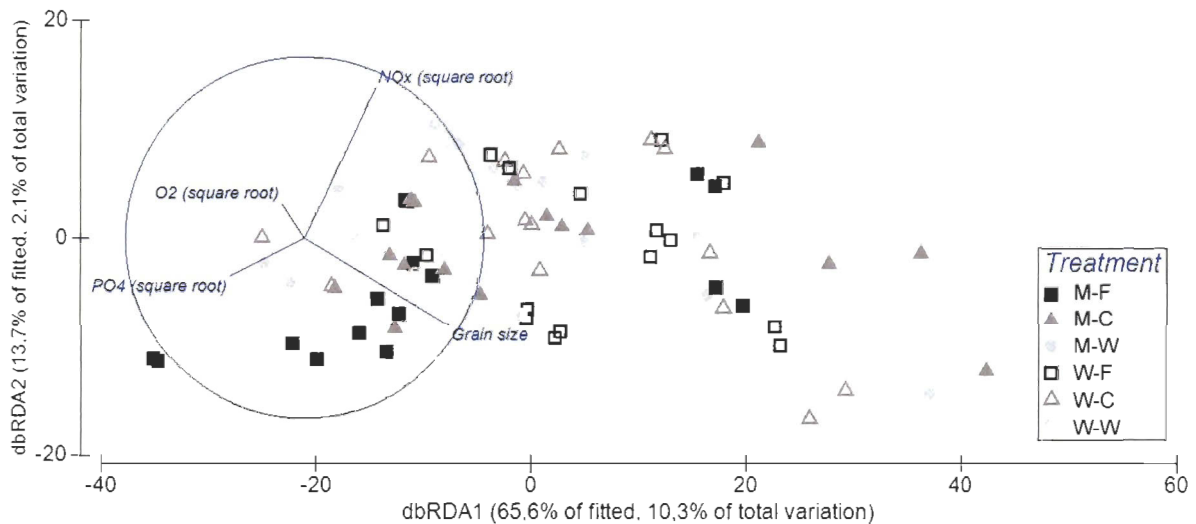
#### Relationship between community structure and environmental parameters

Environmental parameters related to sediments were only weakly correlated. The dbRDA ordination to identify relationships among environmental parameters and benthic communities (Table 4) showed a best-fit model with four factors (grain size, NO<sub>x</sub>, PO<sub>4</sub>, and O<sub>2</sub>) that explained a significant proportion of the variation in benthic community structure (Figure 12, Table 4). These four parameters explained 12.4% of the total variation in macrofauna assemblage structure (Figure 9). Grain size and NO<sub>x</sub> explained the greatest proportion of the total variation in benthic community structure (Figure 12).

**Table 4.** Relationship between multivariate macrofaunal community structure and environmental parameters evaluated with DISTLM. The four variables represent the best-fit model chosen by the step-wise DISTLM with the AIC criteria.

Variables	AIC	SS (trace)	F	<i>p</i>
Grain size	738.17	16054.0	7.5013	0.0001
NO <sub>x</sub> *	737.06	6406.3	3.0589	0.0014
PO <sub>4</sub> *	735.28	7521.0	3.6952	0.0003
O <sub>2</sub> *	735.21	3991.8	1.9822	0.0328

\* Data transformation: square root



**Figure 12.** Distance-based redundancy analysis (dbRDA) ordination highlighting relationships between benthic community structure and environmental parameters. Filled and empty symbols represent treatments with and without Manila clams, respectively. Treatments are combinations of presence-absence of Manila clams (M vs W, respectively) and anti-predator net status (F – fouled, C – cleaned, W – without).

## 2.2.4 DISCUSSION

Possible influences of shellfish farming on the environment include organic enrichment of benthic sediments, effects on natural planktonic and benthic species, and the alteration of habitats (Crawford, 2003). Most studies examining the influence of shellfish farming have tried to determine the effects of suspended mussel and oyster culture (see the



review of McKindsey *et al.*, 2011). Relatively fewer studies have examined the effects of farming infaunal species (but see: Munroe and McKinley, 2007a; Nizzoli *et al.*, 2006a; Bartoli *et al.*, 2001; Jie *et al.*, 2001; Spencer *et al.*, 1997; 1996). Infaunal clam aquaculture has somewhat different types of effects relative to farming other non-infaunal bivalve species as shellfish processes such as bioturbation and bioirrigation are only applicable to clam culture (Nizzoli *et al.*, 2006a) while a net is placed over the culture areas for predator protection (Spencer *et al.*, 1992). This study showed that Manila clam culture has a variety of effects on the benthic environment and that these are due to factors relating to the presence of the farmed clams as well as the anti-predator netting and how clean it is. The results provide an important baseline to understand how different aspects of Manila clam culture influence the marine environment to inform management decisions about husbandry operations.

#### Sediment characteristics

There was little influence of clam culture – either the shellfish themselves or predator netting – on various sediment characteristics (*i.e.* sediment type, grain size, and %OM). The anti-predator nets and the fouling on them both have the potential to obstruct and reduce water flow over the sediment surface and thus affect sediment structure by increasing silting (Munroe and McKinley, 2007a; Nizzoli *et al.*, 2007; Gouletquer *et al.*, 1999; Spencer *et al.*, 1997; 1996; Kaiser *et al.*, 1996). The present study found no difference between netted and non-netted treatments on the relative proportion of sediment types (gravel, sand, silt, and mud), the dominant being sand. However, grain size varied among plots with different net status, although this pattern differed between plots with and without clams. Some studies have suggested that biodeposition by bivalves incorporates fine particles in sediments (Gouletquer *et al.*, 1999; Dahlback and Gunnarsson, 1981). These may then be trapped by nets, an effect that would be accentuated by net biofouling. However, upon processing (*i.e.* the use of Calgon as a dispersant), these biodeposits would then be seen as smaller particles. This would explain the trend for the plots with Manila clams. In contrast, the opposite pattern for plots without clams may be explained by differential arrival/retention of particles of different sizes, with larger particles being

retained by nets. Munroe and McKinley (2007a) also examined Manila clam culture in Baynes Sound. They compared four farm sites with both netted and non-netted plots to identify the effect of nets on various sediment characteristics. As in the present study, they did not find a significant effect of net on sediment type (levels of silt and gravel) and attributed this to the specific ecology and oceanography (for example, the hydrodynamics) of the sites. The results from these two studies are in contrast to others on the subject, such as that by Spencer *et al.* (1997; 1996) who found a four-fold increase in sedimentation but less silt on netted plots relative to non-netted plots. Spencer *et al.* (1997; 1996) conducted a research on a complete Manila clams cultivation cycle, 2-3 years period, which was not the case in the present study. The short time that the present study was conducted can explain why no significant difference on the proportion of sediment type was observed.

Clams can alter sediment characteristics by modifying biodeposition (Jie *et al.*, 2001) while predator nets have been shown to increase organic matter in sediments (Bendell-Young, 2006; Spencer *et al.*, 1997; 1996; Kaiser *et al.*, 1996). In the present study, the %OM in the top first centimeter of the sediment was significantly greater in plots with Manila clams, but no effects of net type were observed. No significant effects of Clam or Net were observed in the second centimeter. Likewise, Kanaya *et al.* (2005) found no effect of Manila clam culture on sediment organic content in Japan. Toupoint *et al.* (2008) also found a limited increase of organic matter due to Manila clam culture and suggested that this may be due to high local tidal currents and/or the short period that nets are used to cover the substrate. This latter explanation may explain why the nets were not observed to have an effect on organic matter in the present study as the nets were placed on the substrate only one month before sampling was started. Also, the spatial scale of the plots was a very small part comparatively of all the intertidal area that was used for aquaculture and probably didn't have the same depositional and erosional processes. Another explanation may be that faeces and pseudo-faeces deposited in the proximity of clam siphons can be easily dislodged by water movements and advected into the surrounding area (Jie *et al.*, 2001). Organic matter is also easily degradable by microbial metabolism (Nizzoli *et al.*, 2007) and thus it is possible that the produced biodeposits are assimilated as

they are produced. Clams can enhance oxygen transfer in the sediment through bioturbation and thus potentially increase the decomposition rate of organic matter (Kristensen, 2000). Ultimately, the accumulation of organic matter in bivalve farms will depend on many variables, including species- and size-specific rates of biodeposit production, dispersal within the water column, redistribution on the sediment surface via resuspension, current velocity and hydrodynamics, bed roughness, and decomposition rates (Giles *et al.*, 2009).

#### Macrofaunal communities

Intensive infaunal shellfish farming has the potential to greatly impact benthic species abundance (Bartoli *et al.*, 2001), richness (Bendell-Young, 2006), and composition (Spencer *et al.*, 1997). High densities of clams that release large amounts of faeces and pseudofaeces may produce a new substratum for bacteria that may rapidly consume oxygen (Sorokin *et al.*, 1999) and thus impact benthic communities. Indeed, Bartoli *et al.* (2001) have suggested that the density of clams that may be farmed sustainably (*i.e.* to limit biodeposit production and sediment anoxia) should be carefully studied by shellfish farmers prior to initiating farming. This is already being considered on the west coast of Canada (Bendell-Young, 2006).

Several studies have observed that species abundance and richness increases with Manila clam culture (Spencer *et al.*, 1997; 1996; Kaiser *et al.*, 1996). The presence of clams and/or anti-predator netting were predicted to be the likely cause of this. As observed in previous studies, Manila clams had no effect on species abundance and richness in the present study; it was the netting that influenced macrofaunal communities. The farmed clams may play an important role in increasing organic matter loading at the water-sediment interface, which may then be used by other benthic scavenging deposit- and suspension-feeders (Jie *et al.*, 2001). In addition, the normal decay of algae growing on the fouled anti-predator nets and the faeces of the organisms that graze the algae or live associated with it will also be deposited on the sea floor and further enrich the sediment (Spencer *et al.*, 1996). In the present study, concentration of organic matter was greater in plots with clams than plots without them and was not a function of net status. Thus, variation in organic matter concentration is not the likely mechanism that determines the

greater species abundance and richness observed in plots with fouled nets relative to those with cleaned nets. Kaiser *et al.* (1996) predicted that species richness beneath nets in farmed areas would be greater than in control areas. Although the predicted trend was observed, the effect wasn't statistically significant. The authors also suggested that biodiversity would be greater in the clam farm because anti-predator netting used in the farm reduces the effects of wave action and provides a more complex habitat structure. Spencer *et al.* (1997, 1996) found that the nets are more important than the clams in determining benthic infaunal community structure. They observed a greater abundance of organisms under the nets – especially deposit feeders – but the same number of species. Although anti-predator nets are installed to prevent the predation on clams, they also likely benefit other benthic infaunal organisms (Spencer *et al.*, 1992). However, species abundance and richness were not lower in plots without nets relative to plots with nets in the present study. This suggests that it is not the nets, *per se*, that create variation in benthic communities among Net treatments. As stated previously, anti-predator nets, especially when fouled, may also reduce water flow and increase sedimentation (Gouletquer *et al.*, 1999; Spencer *et al.*, 1997; 1996; Kaiser *et al.*, 1996). Changes in hydrography may also enhance food supply and promote larval settlement (Butman *et al.*, 1988). Other studies have shown that epibiota may be twenty times more abundant on aquaculture netting relative to that on sandflats, where it is generally absent (Powers *et al.*, 2007). Macroalgae growing on nets may also become a new substrate for other organisms. Indeed, when the epibiotic organisms on the fouled nets are considered, the total abundance of organisms in associated plots is seen to greatly increase whereas that of plots with clean nets changes only slightly. Given that netting was removed prior to taking sediment cores to determine infaunal community structure, some of these epibiotic organisms were also likely included in the sediment samples, thereby increasing species richness and abundance.

The two species that contributed greatly to the dissimilarity between net status were, on average, more abundant in the fouled net plots. *H. oregonensis*, Oregon shore crab, lives in the littoral zone under rocks on beaches or in shallow burrows on tide flats and tolerates short periods out of water (Hart, 1984). On Fanny Bay beaches, where the study was done,

Oregon shore crabs are very abundant under netting (pers. obs.). These anti-predator nets may thus offer protection and a suitable habitat for this little crab on sandflat beach aquaculture areas where surficial rocks are largely absent. These crabs can be a strong predator for the juvenile clams (Smith and Langdon, 1998). In the present case, adult clams were too much big to be eaten by the small crabs, but it's important to note that nets provide refuge for clam predator. Although the barnacle *B. crenatus* is commonly found in the intertidal zone on rocks, worm tubes and shells of molluscs and crabs (Cornwall, 1955), it is also common on netting and other structures used in clam aquaculture. In this study, *B. crenatus* was observed on the anti-predator nets and was found in cores after that the individuals have fallen on the sediment when the nets were cut.

#### Biogeochemical fluxes

Oxygen levels may be impacted directly by respiration of farmed bivalves (Bartoli et al. 2001, Nizzoli et al. 2007). In addition, high densities of clams release large quantities of biodeposits that provide a substratum for bacteria that may rapidly consume oxygen (Sorokin et al. 1999). Indeed, benthic respiration represents a good index of biological activity and the cycling of biologically important elements, including carbon, nitrogen, phosphorus, sulfur and metals (Glud 2008). Bartoli et al. (2001) examined oxygen and carbon dioxide fluxes at the water-sediment interface in a farm area with high densities of Manila clams (1000 ind. m<sup>-2</sup>). They reported that the high oxygen demand measured was due to the great density of clams as well as the large quantity of faeces that was degraded by sediment-associated bacteria. In the present study, oxygen consumption was greater in treatments with clams than in those without them. This effect was amplified by nets as well as by fouling on the nets, an effect that was seen in plots with and plots without clams. Nizzoli et al. (2007) observed that the presence of farmed Manila clams increased oxygen consumption by 3.0 to 3.6 times that in a control site during the summer. The presence of organisms, such as barnacles and macroalgae that grow on nets, also likely increased oxygen consumption in the fouled net treatments. In addition, bacterial communities associated with the netting material may also contribute to respiration rates in plots with nets (Richard et al. 2007b). As the incubations in the present study were conducted in

opaque chambers, photosynthesis by algae would have been negligible and only their respiration contributed to oxygen fluxes.

Several studies have noted that clam farming increases benthic nutrient regeneration relative to that observed in unfarmed sites (e.g., Magni et al. 2000, Bartoli et al. 2001, Nizzoli et al. 2006b). Nutrient regeneration from benthic sediments to the water column occurs through mineralization of organic material (Kaspar et al. 1985, Baudinet et al. 1990, Glud 2008) through aerobic and anaerobic processes that are stimulated by bioposition (Kaspar et al. 1985, Baudinet et al. 1990, Bartoli et al. 2001, Nizzoli et al. 2007). Metabolic activity of farmed bivalves also releases various nutrients (Bartoli et al. 2001, Nizzoli et al. 2007). Bioirrigation due to clam movements may also influence nutrient fluxes by facilitating the flushing of sediment nutrients to the water column (Welsh & Castaldelli 2004, Nizzoli et al. 2011). In addition, biofouling on anti-predator netting or the microbial communities associated with netting may also have contributed to nutrient fluxes, as has been shown elsewhere (e.g., Richard et al. 2007b, Lacoste et al. 2014). Bivalve farming-induced nutrient recycling may also stimulate macroalgal productivity, especially in the summer when other nutrient sources may be limiting (Nizzoli et al. 2011). Such primary producers may reduce nutrient fluxes to the water column by intercepting and assimilating them (Dalsgaard 2003).

Clams are known to excrete large quantities of ammonium, which has been shown to represent about 90% of the total DIN release in treatments with Manila clams, as compared to accounting for only 30% of the total DIN release in treatments without the clams (Bartoli et al. 2001). Ammonium fluxes were much greater in treatments with clams than treatments without clams, as was also observed by Bartoli et al. (2001) and Nizzoli et al. (2011), the latter observing ammonium fluxes in a farmed site that were 4 to 15 times greater than those observed in a control area. This was likely due to both clam metabolic activity and mineralization of organic matter by the benthic microbial community. Magni et al. (2000) showed that Manila clams excrete great quantities of ammonium and Pastor et al. (1987) suggested that, during the degradation of organic matter, microbial activity converts organic nitrogen (N) to ammonium. Bioturbation and bioirrigation activities by clams

increase the transfer of oxygen into sediments and thereby increase the relative importance of nitrification and nitrate reduction processes (Nizzoli et al. 2006b). In well-oxygenated sediments, ammonium is reduced or re-oxidized to  $\text{NO}_2$  and  $\text{NO}_3$  (Purvaja et al. 2008). The concentration of ammonium in the water column, oxygen availability, level of organic matter in benthic sediments, and macrofaunal bioturbation all influence nitrate balance (Kristensen, 1988, Pina-Ochoa & Alvarez-Cobelas 2006) and  $\text{NO}_x$  dynamics in Manila clam farms (Nizzoli et al. 2011). In the present study, the negative  $\text{NO}_x$  fluxes observed for plots with clams and fouled nets may have been due to oxygen limitation such that denitrification was the dominant process (Pina-Ochoa & Alvarez-Cobelas 2006). In contrast, nitrification was likely more important in the other treatments due to greater oxygenation of sediments.

Measured fluxes of ammonium may also represent only a fraction of the actual quantity of this nutrient produced by the Manila clams and other sources (the realized flux), not the quantity that was actually produced and released. Donadi et al (2013) showed that large densities of infaunal bivalves may increase the biomass of microphytoplankton locally (note also that the biomass of macroalgae on fouled nets in plots with Manila clams was greater than twice that on fouled nets in plots without Manila clams). Komorita et al. (2010) showed that the bulk of the ammonium released by Manila clams in a shallow lagoon by was consumed by microphytobenthos, which may assimilate ammonium even under dark conditions (Clark et al. 2002), as in the mesocosms. Likewise, macroalgae may also assimilate ammonium under dark conditions (Topinka and Robbins 1976, Vandermeulen and Gordin 1990) and thus this too may have contributed to decreasing measured fluxes.

Phosphate effluxes were greater in plots with clams than those without clams, as also reported by Nizzoli et al. (2011). Following regeneration, phosphate may be fixed to iron ions in the sediment and not released at the water-sediment interface (Sundby et al. 1992). When clam density is low, phosphate fluxes will likely be low and much of that regenerated may remain within benthic sediments but, as clam density increases, phosphate fluxes will increase as benthic sediments become saturated (Nizzoli et al. 2006a).

Phosphate effluxes will increase when the benthic sediments are less well oxygenated and tending towards being anoxic (Sundby et al. 1992), perhaps explaining why the greatest phosphate fluxes were observed for plots with clams or fouled nets. When oxygen demand exceeds availability, anaerobic mineralization will begin to reduce iron and sulphate, also possibly explaining the phosphorus fluxes noted (Hatcher et al. 1994).

Bartoli et al. (2001) showed that silica fluxes are strongly stimulated by the presence of clams, as was observed in the present study. This observation has also been made with regard to sediments under mussel farms by Richard et al. (2007a) and Alonso-Pérez et al. (2010). Silica regeneration is thought to be due to degradation of silica-containing diatom frustules from bivalve biodeposits (Bartoli et al. 2001).

#### Relationship between community structure and environmental parameters

The environmental parameter that best related to community structure was sediment grain size. Petersen (1913) first observed that communities differed with sediment types and initiated studies on animal-sediment associations. Overall, grain size has since been recognized as one of the best predictors of community structure. In some cases, grain size is correlated with other important factors and may poorly explain the benthic communities (Snelgrove and Butman, 1994). Seiderer and Newell (1999) demonstrated that, within a certain range, sediment granulometry plays only a small role in determining benthic community structure. Even so, the same authors also specified that each substratum type provides suitable habitat for several species, but that some are opportunistic and may colonize a variety of substrate types. Robert *et al.* (2013) suggested that grain size decreases with biodeposition and stressed the importance of biodeposits in determining benthic assemblage structure. In the present study, organic matter did not differ greatly among treatments and was a poor predictor of community structure. However, together, grain size and the three other top parameters ( $\text{NO}_x$ ,  $\text{PO}_4$ , and  $\text{O}_2$ ) only explained 12.4% of the variation in community structure in the present study, suggesting that other important variables were not measured or included in the model to explain benthic community structure (Robert *et al.*, 2013). Other factors that may explain variation in benthic infaunal



community structure include hydrodynamic regimes (boundary-layer flow and sediment-transport regime), bacterial communities, food supply, and trophic interactions (Snelgrove and Butman, 1994). Piot *et al.* (2014) also determined that meiofauna communities might greatly influence the macrofauna benthic communities.

## 2.2.5 CONCLUSION

The present *in situ* manipulative experiment allowed factors related to Manila clam culture that contribute to variation in benthic parameters, including sediment structure, biological communities, and biogeochemical fluxes, to be better understood. It also determined the difference between the effects due to Manila clams and anti-predator nets, separating factors that had heretofore been considered only together. Although effects were typically slight, some were evident. In particular, effects on benthic respiration and ammonium were marked. Even if the nutrient fluxes were influenced by the high tide, the difference between the treatments is clear. Trends in the results are perceptible even if variability among replicates was, at times, considerable and reflect the natural variability of the environment. Manila clams clearly affect biogeochemical fluxes, increasing O<sub>2</sub> consumption and NH<sub>4</sub>, PO<sub>4</sub> and Si(OH)<sub>4</sub> regeneration. Anti-predator nets affect O<sub>2</sub> consumption, the abundance of organisms and species richness. Net fouling increased all net-related effects by increasing O<sub>2</sub> consumption, macrofauna abundance and species richness relative to that observed in plots with cleaned nets. It should be noted that the results of O<sub>2</sub> is different than other nutrients because more than the presence of clams explain the significant difference between the treatments. Nets reduce habitat quality (e.g. creating low oxygen conditions), but also seem to provide refuge for juvenile clam predator, *Hemigrapsus oregonensis*. Of the environmental parameters measured, community structure was most related to grain size, NO<sub>x</sub>, PO<sub>4</sub>, and O<sub>2</sub>. In contrast to initial predictions, the accumulation of organic matter by netting was not significant and influenced by clams. The presence of Manila clams seems to have greater impacts than anti-predator nets on the biogeochemical fluxes and on the organic matter. Although the use of

anti-predator nets in Baynes Sound is important for aquaculture operations to remain profitable, given the great presence of ducks that target the farmed bivalves, this work shows that the cleaning or the removing of nets may be used to limit effects on several of the variables measured. It should be interesting in a future study, to determine the costs and benefits to clean anti-predator nets comparatively to remove them and determine the lost of productivity with the predation.



### CHAPITRE 3

## DISCUSSION ET CONCLUSION GÉNÉRALE

Grâce à cette étude, il est maintenant plus facile de voir distinctement les impacts provenant de la culture des palourdes japonaises sur le milieu benthique, mais plus spécifiquement des palourdes japonaises, des filets de protection et des organismes se développant sur ceux-ci. Cette présente étude se veut la suite de celles décrivant les impacts de l'élevage des palourdes japonaises à la différence qu'elle inclue les structures d'élevage et les organismes s'y associant. En effet, elle avait pour but d'estimer le rôle des installations d'élevage sur l'environnement benthique et plus précisément sur les flux biogéochimiques et l'accumulation de la matière organique. L'expérimentation *in situ*, menée à l'été 2012 sur la côte ouest canadienne à l'aide de chambre benthique, a permis d'observer les changements au niveau sédimentaire, des communautés benthiques et des flux biogéochimiques engendrés par la culture des palourdes japonaises. Elle a pris en compte les caractéristique du sédiment (type de sédiment, taille des grains et proportion de matière organique), la structure des communautés benthiques (abondance et nombre d'espèces) et les flux de nutriments (consommation d'O<sub>2</sub> et production de NH<sub>4</sub>, NO<sub>x</sub>, PO<sub>4</sub> et Si(OH)<sub>4</sub>). Les résultats obtenus ont démontré que la plupart des impacts de cette culture proviennent principalement de la présence des palourdes surtout en ce qui concerne les flux biogéochimiques. Les filets de protection ont également un effet quant aux communautés benthiques.

#### Réponse du sédiment

Cette étude a montré que la culture des palourdes japonaises avait des effets sur quelques paramètres sédimentaires, tout en démontrant une grande variabilité environnementale provenant de l'unité d'échantillonnage, les parcelles. La culture de ces palourdes incluant les filets de protection n'a pas agi sur les processus sédimentaires en n'affectant pas le type de sédiment (gravier, sable, limon et argile). Le pourcentage des

quatre types de sédiment se retrouvant dans le site de culture s'est révélé être très semblable pour toutes les parcelles échantillonnées, malgré un léger effet de la culture (palourdes et filets) sur la taille des grains. Les biodépôts excrétés par les palourdes se sont révélés être significativement plus élevés seulement lorsque ces dernières sont présentes, éliminant l'hypothèse de départ qui suggérait une influence de la part des filets de protection sur l'accumulation de la matière organique. De plus, avec les organismes et les macroalgues qui se sont établis sur les filets, une augmentation de la matière organique par leur excrétion ou dégradation aurait pu être attendue. Certaines hypothèses expliqueraient ce résultat, soit que les filets de protection n'auraient pas été installés assez longtemps pour voir apparaître un effet, qu'ils n'auraient pas entravé la circulation de l'eau qui aurait facilement déloger la matière organique ou encore que le métabolisme microbien était très actif et aurait dégradé très rapidement cette matière.

#### Réponse de la macrofaune

La réponse des communautés benthiques face à la culture des palourdes japonaises est attribuable à la présence des filets de protection. La structure des communautés n'est pas affectée par la présence des palourdes, malgré que l'introduction de grandes densités de ces bivalves pouvant augmenter l'accumulation de la matière organique et accroître la présence d'organismes dépositores (Jie *et al.*, 2001; Spencer *et al.*, 1997). Par contre, les changements dans les communautés benthiques avec l'ajout de matière organique peuvent être graduels et observés à plus long terme. Les analyses univariées ont toutefois démontré une augmentation de l'abondance et du nombre d'espèces en présence des filets encrassés et une légère diminution lorsque les filets étaient nettoyés. Durant l'échantillonnage, les filets étaient retirés afin de prélever les carottes de sédiment servant à l'identification de la macrofaune. Ce retrait pourrait avoir entraîné le délogement de certains organismes du filet vers le sédiment expliquant ainsi ces résultats.

À l'échelle de l'écosystème, cette étude a également démontré que la variation dans les communautés benthique est liée à la taille des grains, ce paramètre étant depuis longtemps connu pour expliquer les communautés benthiques (Petersen, 1913). Les flux de

nutriments ( $\text{NO}_x$ ,  $\text{PO}_4$  et  $\text{O}_2$ ) apparaissent aussi comme étant reliés aux variations dans la structure des communautés. Ces paramètres environnementaux n'expliquent qu'une très faible proportion de la variation totale dans les communautés, ce qui suggère que d'autres variables (soit : le régime hydrodynamique du milieu, les communautés bactériennes, la disponibilité de la nourriture ainsi que les réseaux trophiques) n'auraient pas été mesurées lors de l'expérimentation ou que cela représente la variation naturelle du milieu.

### Réponse des flux biogéochimiques

La présente étude a démontré que la consommation d'oxygène et la plupart des flux de nutriments sont grandement affectés par la présence des palourdes. Ces résultats concordent avec l'excrétion directe des nutriments et la consommation d'oxygène par les palourdes (Magni *et al.*, 2000). La consommation d'oxygène est également un résultat direct de la dégradation de la matière organique (Glud, 2008), où cette dernière était significativement plus élevée en présence des palourdes. Quant aux filets de protection, ils n'ont influencé que le taux d'oxygène, résultat qui était attendu avec la respiration des organismes s'étant établis sur ceux-ci, suggérant un impact très minime sur les flux biogéochimiques. La régénération des nutriments étant très reliée à la dégradation de la matière organique, les résultats concordent avec l'absence d'effets des filets sur l'accumulation de la matière organique et sur les flux biogéochimiques.

La macrofaune est aussi connue pour avoir une influence sur le cycle des nutriments et l'oxygène. En présence de filets encrassés et donc d'une plus grande abondance d'organismes, un effet sur les nutriments et l'oxygène aurait pu être attendu, mais aucune tendance n'a été notée quant à la réponse de ces paramètres. Les changements observés pour les flux biogéochimiques et l'oxygène sont surtout attribuables aux grandes densités de bivalves étant implantées par l'aquaculture.

### Perspectives de recherche

Les résultats de cette étude indiquent que l'environnement benthique est affecté rapidement par les palourdes japonaises, mais également par les filets de protection et les

organismes s'y développant. Pour faire suite à ces résultats, l'étude des communautés microbiennes et de la méiofaune associées à cette culture des palourdes japonaises serait un des prochains sujets à approfondir. Les communautés microbiennes sont connues pour être affecter par la culture des bivalves (Mirto *et al.*, 2000) et être liées à l'enrichissement du fond marin en matière organique sous ce type de culture (Richardson *et al.*, 2008). Quant à elles, les communautés microbiennes sont susceptibles d'être rapidement modifiées par un changement dans les conditions de l'écosystème (Danovaro, 1996), comme par les changements apportés par l'aquaculture des bivalves. En ajoutant l'influence des filets de protection sur ces communautés aux résultats déjà obtenus dans la présente étude, les effets de ces filets pourraient ainsi être modélisés à l'écosystème benthique entier. De plus, l'identification des communautés microbiennes permettrait de déterminer leurs activités et ainsi de raffiner notre compréhension de leurs effets sur la matière organique et les flux de nutriments. En effet, les communautés microbiennes jouent un rôle important dans le cycle de la matière organique (Kujawinski, 2009).

Une installation temporelle plus longue des filets de protection pourrait être considérée dans les études ultérieures, afin de pouvoir établir fermement les effets reliés à ces filets ainsi qu'aux palourdes japonaises. Toupoint *et al.* (2008) soutiennent également que les filets de protection devraient être installés beaucoup plus tôt avant la réalisation de l'échantillonnage. Cette installation précoce des filets ferait en sorte que les prochaines études seraient plus semblables aux activités aquacole et pourrait permettre une plus grande accumulation de la matière organique, tel qu'observé dans d'autres études (Munroe et McKinley, 2007; Nizzoli *et al.*, 2007; Gouletquer *et al.*, 1999; Spencer *et al.*, 1997; 1996; Kaiser *et al.*, 1996), ce qui entraînerait une plus grande régénération des nutriments.

La taille commerciale (3-4 cm) des palourdes japonaises a été utilisée pour cette étude. Par contre, d'autres études (Bendell, 2014; Whiteley et Bendell-Young, 2007; Byers, 2005) ont démontré que l'ensemencement des palourdes pourraient avoir plus d'effets que lorsque ces dernières atteignent l'âge adulte. De plus, la totalité de la durée de la culture de ces palourdes est d'environ 3 à 4 ans (Jamieson *et al.*, 2001). Avec une étude s'étalant sur la durée totale de la culture, les effets provenant des palourdes juvéniles et adultes, des

filets de protection et des organismes encrassant pourraient être observés plus précisément, étant donné que la culture s'implante bien dans le milieu avec les années.

Afin de pouvoir répondre aux objectifs fixés par ce projet de maîtrise, des parcelles de 2,25 m<sup>2</sup> ont été utilisées afin d'y établir les traitements de l'étude. Les filets de protection installés sur les plages d'aquaculture sont habituellement de très grande superficie comparativement à ceux utilisés pour ce projet. La petite superficie des filets utilisés pourrait avoir diminué leur impact sur le milieu. Une étude future pourrait utiliser des parcelles de plus grandes superficies afin d'y installer des filets de plus grande taille et ainsi se rapprocher de ceux utilisés lors de l'élevage des palourdes japonaises.

En ayant déterminé la provenance des principaux impacts de la culture des palourdes japonaises, les aquaculteurs pourront développer de meilleures techniques afin de rendre cette aquaculture plus durable, comme entre autres, un nettoyage des filets plus régulier pourrait éliminer l'effet des organismes encrassants. L'élimination de ces organismes diminuera la consommation de l'oxygène sur le fond marin. Un retrait complet des filets pourrait aussi être envisagé par les aquaculteurs, car ces derniers influencent grandement l'oxygène et la structure des communautés benthiques tout en offrant de refuge aux petits crabes qui sont des prédateurs des palourdes juvéniles. Une étude ultérieure pourrait comparer les coûts pour le nettoyage des filets de protection contre les pertes financières dues à la prédation par les canards avec le retrait des filets. Il est à noter que les résultats de ce projet rejoignent de près ceux obtenus par les auteurs ayant étudié la culture des palourdes japonaises. La présente étude apporte de nouvelles précisions quand à la culture des palourdes japonaises, soit la distinction entre les effets des palourdes et des filets de protection sur l'environnement. Cette étude est donc un pas de plus vers une meilleure compréhension de la pression anthropique sur l'environnement passant par l'aquaculture.





## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALONSO-PÉREZ, F., YSEBAERT, T. et C.G. CASTRO, 2010. « Effects of suspended mussel culture on benthic-pelagic coupling in a coastal upwelling system (Ria de Vigo, NW Iberian Peninsula) ». *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 382: 96-107.
- ANDERSON, M.J., GORLEY, R.N. et K.R. CLARKE, 2008. « PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to software and Statistical Methods ». PRIMER-E: Plymouth, United Kingdom, 214 p.
- ANDERSON, G.J., MILLER, M.B. et K.K. CHEW, 1982. « A guide to Manila clam aquaculture in Puget Sound ». *Washington Sea Grant Technical Report*, 82, 45 p.
- ANSCHUTZ, P., SMITH, T., MOURET, A., DEBORDE, J., BUJAN, S., POIRIER, D. et P. LECROART, 2009. « Tidal sands as biogeochemical reactors ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 84: 84-90.
- BARTOLI, M., NIZZOLI, D., VIAROLI, P., TUROLLA, E., CASTALDELLI, G., FANO, E.A. et R. ROSSI, 2001. « Impact of *Tapes philippinarum* farming on nutrient dynamics and benthic respiration in the Sacca di Goro ». *Hydrobiologia*, 455: 203-212.
- BAUDINET, D., ALLIOT, E., BERLAND, B., GRENZ, C., PLANTE-CUNY, M.-R., PLANTE, R. et C. SALEN-PICARD, 1990. « Incidence of mussel culture on biogeochemical fluxes at the sediment-water interface ». *Hydrobiologia*, 207: 187-196.
- BC SHELLFISH GROWER'S ASSOCIATION. « About the BCSGA, Industry encyclopedia, Clams ». En ligne. <<http://bcsga.ca/>>. Consultée le 7 février 2014.
- BEADMAN, H.A., KAISER, M.J., GALANIDI, M., SHUCKSMITH, R. et R.I. WILLOWS, 2004. « Changes in species richness with stocking density of marine bivalves ». *Journal of Applied Ecology*, 41: 464-475.
- BENDELL, L.I., 2014. « Evidence for declines in the native *Leukoma staminea* as a result of the intentional introduction of the non-native *Venerupis philippinarum* in coastal British Columbia, Canada ». *Estuaries and Coasts*, 37: 369-380.
- BENDELL, L.I., DUCKHAM, C., L'ESPÉRANCE, T. et J.A. Whiteley, 2012. « Changes in geochemical foreshore attributes as a consequence of intertidal shellfish aquaculture : a case study ». *Marine Ecology Progress Series*, 404: 91-108.

- BENDELL L.I. et P.C.Y. WAN, 2010. « Application of aerial photography in combination with GIS for coastal management at small spatial scales: a case study of shellfish aquaculture ». *Journal of Coastal Conservation* 15: 417-431.
- BENDELL-YOUNG, L.I., 2006. « Contrasting the community structure and select geochemical characteristics of three intertidal regions in relation to shellfish farming ». *Environmental Conservation*, 33: 21-27.
- BOUCHER, G. et R. BOUCHER-RODONI, 1988. « In situ measurement of respiratory metabolism and nitrogen fluxes at the interface of oyster beds ». *Marine Ecology Progress Series*, 44: 229-238.
- BRITISH COLUMBIA MINISTRY OF SUSTAINABLE RESOURCE MANAGEMENT, 2002. « Baynes Sound coastal plan shellfish aquaculture ». En ligne. <[http://archive.ilmb.gov.bc.ca/slrp/marine/south\\_island/baynes/docs/Baynes\\_Plan\\_Dec\\_19\\_2002.pdf](http://archive.ilmb.gov.bc.ca/slrp/marine/south_island/baynes/docs/Baynes_Plan_Dec_19_2002.pdf)>
- BUTMAN, C.A., GRASSLE, J.P. et C.M. WEBB, 1988. « Substrate choice made by marine larvae settling in still water and in a flume flow ». *Nature*, 333: 771-773.
- BYERS, J.E., 2005. « Marine reserves enhance abundance but not competitive impacts of a harvested nonindigenous species ». *Ecology*, 86: 487-500.
- BYERS, S.C., MILLS, E.L. et P.L. STEWART, 1978. « A comparison of methods of determining organic carbon in marine sediments with suggestions for a standard method ». *Hydrobiologia*, 58: 43-47.
- CABRITA, M.T., CATARINO, F. et C. VALE, 1999. « The effect of tidal range on the flushing of ammonium from intertidal sediments of the Tagus estuary, Portugal ». *Oceanologica Acta*, 22: 291-302.
- CALLIER, M.D., RICHARD, M., MCKINDSEY, C.W., ARCHAMBAULT, P. et G. DESROSIERS, 2009. « Responses of benthic macrofauna and biogeochemical fluxes to various levels of mussel biodeposition: An *in situ* 'benthocosm' experiment ». *Marine Pollution Bulletin*, 58: 1544-1553.
- CALLIER, M.D., MCKINDSEY, C.W. et G. DESROSIERS, 2008. « Evaluation of indicators used to detect mussel farm influence on the benthos: Two case studies in the Magdalen Islands, Eastern Canada ». *Aquaculture*, 278: 77-88.
- CARSWELL, B., CHEESMAN, S. et J. ANDERSON, 2006. « The use of spatial analysis for environmental assessment of shellfish aquaculture in Baynes Sound, Vancouver Island, British Columbia, Canada ». *Aquaculture*, 253: 408-411.

- CASTALDELLI, G., MANTOVANI, S., WELSH, D.T., ROSSI, R., MISTRI, M. et E.A. FANO, 2003. « Impact of commercial clam harvesting on water column and sediment physicochemical characteristics and macrobenthic community structure in a lagoon (Sacca di Goro) of the Po river Delta ». *Chemistry and Ecology*, 19: 161-171.
- CHEW, K.K., 1984. « Recent advances in the cultivation of molluscs in the Pacific United States and Canada ». *Aquaculture*, 39: 69-81.
- CLARKE, K.R. et R.N. GORLEY, 2006. « PRIMER v6 : User Manual/Tutorial ». PRIMER-E : Plymouth, United Kingdom, 190 p.
- CORNWALL, I.E., 1955. « The barnacles of British Columbia ». British Columbia Provincial Museum Handbook, Victoria, British Columbia, 69 p.
- CRAWFORD, C., 2003. « Qualitative risk assessment of the effects of shellfish farming on the environment in Tasmania, Australia ». *Ocean and Coastal Management*, 46: 47-58.
- DAHLBACK, B. et L.A.H. GUNNARSSON, 1981. « Sedimentation and sulfate reduction under a mussel culture ». *Marine Biology*, 63: 269-275.
- DALSGAARD, T., 2003. « Benthic primary production and nutrient cycling in sediments with benthic microalgae and transient accumulation of macroalgae ». *Limnology and Oceanography*, 48: 2138-2150.
- DANOVARO, R., 1996. « Detritus-Bacteria-Meiofauna interactions in a seagrass bed (*Posidonia oceanica*) of the NW Mediterranean ». *Marine Biology*, 127 :1-13.
- DOERING, P.H., KELLY, J.R., OVIATT, C.A. et T. SOWERS, 1987. « Effect of the hard clam *Mercenaria mercenaria* on benthic fluxes of inorganic nutrients and gases ». *Marine Biology*, 94: 377-383.
- DUMBAULD, B.R., RUESINK, J.L. et S.S. RUMRILL, 2009. « The ecological role of bivalve shellfish aquaculture in the estuarine environment: A review with application to oyster and clam culture in West Coast (USA) estuaries ». *Aquaculture*, 209: 196-223.
- EMMERSON, M.C., SOLAN, M., EMES, C., PATERSON, D.M. et D. RAFFAELLI, 2001. « Consistent patterns and the idiosyncratic effects of biodiversity in marine ecosystems ». *Nature*, 411: 73-77.
- FENCHEL, T.M. et B.B. JORGENSEN, 1977. « Detritus food chains of aquatic ecosystems: The role of bacteria ». Dans: Alexander, M. (ed), *Advances in Microbial Ecology*, 1, Plenum Press, New York, p. 1-58.

- FISHERIES AND OCEANS CANADA, 2013. « Aquaculture statistics, facts and figures ». En ligne. <<http://www.dfo-mpo.gc.ca/aquaculture/stats/index-eng.htm>>. Consultée le 6 février 2014 .
- FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION (FAO), 2012. « The state of world fisheries and aquaculture, 2012 ». Fisheries and Aquaculture Department, Rome, 230 p.
- GILES, H., BROEKHUIZEN, N., BRYAN, K.R. et C.A. PILDITCH, 2009. « Modelling the dispersal of biodeposits from mussel farms: the importance of stimulating biodeposit erosion and decay ». *Aquaculture*, 291: 168-178.
- GILLESPIE, G.E., BOWER, S.M., MARCUS, K.L. et D. KIESER, 2012. « Biological synopses for three exotic molluscs, Manila Clam (*Venerupis philippinarum*), Pacific Oyster (*Crassostrea gigas*) and Japanese Scallop (*Mizuhopecten yessoensis*) licensed for aquaculture in British Columbia ». Pêches et Océans Canada, Canadian Science Advisory Secretariat Research, Document 2012/013, 102 p.
- GLUD, R.N., 2008. « Oxygen dynamics of marine sediments ». *Marine Biology Research*, 4: 243-289.
- GLUD, R.N. et N. BLACKBURN, 2002. « The effects of chamber size on *in situ* benthic oxygen uptake measurements : A simulation study ». *Ophelia*, 56: 23-31.
- GOULLETQUER, P., ROBERT, R. et G. TRUT, 1999. « Manila clams *Tapes philippinarum* culture: Sediment-clam interactions ». *Aquatic Living Resources*, 12: 45-56.
- HART, J., 1984. « Crabs and their relatives of British Columbia ». British Columbia Provincial Museum Handbook, Victoria, British Columbia, 267 p.
- HATCHER, A., GRANT, J. et B. SCHOFIELD, 1994. « Effects of suspended mussel culture (*Mytilus* spp.) on sedimentation, benthic respiration and sediment nutrient dynamics in a coastal bay ». *Marine Ecology Progress Series*, 115: 219-235.
- HOLMES, R.M., AMINOT, A., KÉROUEL, R., HOOKER, B.A. et B.J. PETERSON, 1999. « A simple and precise method for measuring ammonium in marine and freshwater ecosystems ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56: 1801-1808.

- JAMIESON, G.S., CHEW, L., GILLESPIE, G., ROBINSON, A., BENDELL-YOUNG, L., HEATH, W., BRAVENDER, B., TOMPKINS, A., NISHIMURA, D. et P. DOUCETTE, 2001. « Phase 0 review of the environmental impacts of intertidal shellfish aquaculture in Baynes Sound ». Pêches et Océans Canada, Canadian Science Advisory Secretariat Research, Document 2001/125, 104 p.
- JIE, H., ZHINAN, Z., ZISHAN, Y. et J. WIDDOWS, 2001. « Differences in the benthic-pelagic particle flux (biodeposition and sediment erosion) at intertidal sites with and without clam (*Ruditapes philippinarum*) cultivation in eastern China ». *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 261: 245-261.
- KAISER, M.J., EDWARDS, D.B. et B.E. SPENCER, 1996. « Infaunal community changes as a result of commercial clam cultivation and harvesting ». *Aquatic Living Resources*, 9: 57-63.
- KANAYA, G., NOBOTA, E., TOYA, T. et E. KIKUCHI, 2005. « Effects of different feeding habits of three bivalve species on sediment characteristics and benthic diatom abundance ». *Marine Ecology Progress Series*, 299: 67-78.
- KASPAR, H.F., GILLEPSIE, P.A., BOYER, I.C. et A.L. MACKENZIE, 1985. « Effects of mussel aquaculture on the nitrogen cycle and benthic communities in Kenepuru Sound, Marlborough Sounds, New Zealand ». *Marine Biology*, 85: 127-136.
- KRISTENSEN, E., 2000. « Organic matter diagenesis at the oxic/anoxic interface in coastal marine sediments, with emphasis on the role of burrowing animals ». *Hydrobiologia*, 426: 1-24.
- KRISTENSEN, E., 1988. « Benthic fauna and biogeochemical processes in marine sediments: microbial activities and fluxes ». T.H. Blackburn and J. Sorensen (Eds.), *Nitrogen Cycling in Coastal Marine Environments*, John Wiley & Sons Ltd, Chichester, 275-299.
- KUJAWINSKI, E.D., 2009. « The impact of microbial metabolism on marine dissolved organic matter ». *Annual Review of Marine Science*, 3: 567-599.
- LACOSTE, E., GUEGUEN, Y., LE MOULLAC, G., KOUA, M.S. et N. GAERTNER-MAZOUNI, 2014. « Influence of farmed pearl oysters and associated biofouling communities on nutrient regeneration in lagoons of French Polynesia ». *Aquaculture Environment Interactions*, 5: 209-219.
- LEWIS, T.L., ESLER, D. et W.S. BOYD, 2007. « Effects of predation by sea ducks on clam abundance in soft-bottom intertidal habitats ». *Marine Ecology Progress Series*, 329: 131-144.

- MAGNI, P., MONTANI, S., TAKADA, C. et H. TSUTSUMI, 2000. « Temporal scaling and relevance of bivalve nutrient excretion on a tidal flat of the Seto Inland Sea, Japan ». *Marine Ecology Progress Series*, 198: 139-155.
- MAZOUNI, N., DESLOUS-PAOLI, J.-M. et S. LANDREIN, 1998. « Influence d'un élevage ostréicole sur les flux de nutriments et d'oxygène dans un écosystème lagunaire ». *Oceanologica Acta*, 21: 845-857.
- MAZOUNI, N., GAERTNER, J.-C., DESLOUS-PAOLI, J.-M., LANDREIN, S. et M. GERINGER D'OEDENBERG, 1996. « Nutrient and oxygen exchanges at the water-sediment interface in a shellfish farming lagoon (Thau, France) ». *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 205: 91-113.
- McCAVE, I.N., BRYANT, R.J., COOK, H.F. et C.A. COUCHANOWR, 1986. « Evaluation of a laser-diffraction-size analyzer for use with natural sediments ». *Research Methods Papers*, 561-564.
- MCKINDSEY, C.W., ARCHAMBAULT, P., CALLIER, M.D. et F. OLIVIER, 2011. « Influence of suspended and off-bottom mussel culture on the sea bottom and benthic habitats: a review ». *Canadian Journal of Zoology*, 89: 622-646.
- MCKINDSEY, C.W., THETMEYER, H., LANDRY, T. et W. SILVERT, 2006. « Review of recent carrying capacity models for bivalve culture and recommendations for research and management ». *Aquaculture*, 261: 451-462.
- MIRTO, S., LA ROSA, T., DANOVARO, R. et A. MAZZOLA, 2000. « Microbial and meiofaunal response to intensive mussel-farm biodeposition in coastal sediments of the western Mediterranean ». *Marine Pollution Bulletin*, 40 :244-252.
- MUNROE, D. et R.S. MCKINLEY, 2007a. « Commercial Manila clam (*Tapes philippinarum*) culture in British Columbia, Canada: The effects of predator netting on intertidal sediment characteristics ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 72: 319-328.
- MUNROE, D. et R.S. MCKINLEY, 2007b. « Effect of predator netting on recruitment and growth of Manila clams (*Venerupis philippinarum*) on soft substrate intertidal plots in British Columbia, Canada ». *Journal of Shellfish Research*, 26: 1035-1044.
- NAVARRO, J.M. et R.J. THOMPSON, 1997. « Biodeposition by the horse mussel *Modiolus modiolus* (Dillwyn) during the spring diatom bloom ». *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 209: 1-13.

- NAYLOR, R.L., GOLDBURG, R.J., PRIMAVERA, J.H., KAUTSKY, N., BEVERIDGE, M.C.M., CLAY, J., FOLKE, C., LUBCHENCO, J., MOONEY, H. et M. TROELL, 2000. « Effect of aquaculture on world fish supplies ». *Nature*, 405: 1017-1024.
- NEWELL, R.I.E., 2004. « Ecosystem influences of natural and cultivated populations of suspension-feeding bivalve molluscs: A review ». *Journal of Shellfish Research*, 23: 51-61.
- NEWELL, R.I.E., CORNWELL, J.C. et M.S. OWENS, 2002. « Influence of simulated bivalve biodeposition and microphytobenthos on sediment nitrogen dynamics: A laboratory study ». *Limnology and Oceanography*, 47: 1367-1379.
- NIZZOLI, D., WELSH, D.T. et P. VIAROLI, 2011. « Seasonal nitrogen and phosphorus dynamics during benthic clam and suspended mussel cultivation ». *Marine Pollution Bulletin*, 62: 1276-1287.
- NIZZOLI, D., BARTOLI, M. et P. Viaroli, 2007. « Oxygen and ammonium dynamics during a farming cycle of the bivalve *Tapes philippinarum* ». *Hydrobiologia*, 587: 25-36.
- NIZZOLI, D., BARTOLI, M. et P. VIAROLI, 2006a. « Nitrogen and phosphorous budgets during a farming cycle of the Manila clam *Ruditapes philippinarum*: An in situ experiment ». *Aquaculture*, 261: 98-108.
- NIZZOLI, D., WELSH, D.T., FANO, E.A. et P. VIAROLI, 2006b. « Impact of clam and mussel farming on benthic metabolism and nitrogen cycling, with emphasis on nitrate reduction pathways ». *Marine Ecology Progress Series*, 315: 151-165.
- PASTOR, J., STILLWELL, M.A. et D. TILMAN, 1987. « Nitrogen mineralization and nitrification in four Minnesota old fields ». *Oecologia*, 71: 481-485.
- PÊCHES ET OCÉANS CANADA, 2013. « Production d'aquaculture en quantités et en valeurs ». En ligne. <<http://www.dfo-mpo.gc.ca/stats/aqua/aqua10-fra.htm>>. Consultée le 27 avril 2014.
- PETERSEN, C.G.J., 1913. « Valuation of the sea. II. The animal communities of the sea-bottom and their importance for marine zoogeography ». *Report of the Danish Biological Station to the Board of Agriculture*, 21: 1-44.
- PILLAY, T.V.R., 1992. « Aquaculture and the environment ». Halsted Press, John Wiley & Sons, New York, 189 p.



- PINA-OCHOA, E. et M. ALVAREZ-COBELAS, 2006. « Denitrification in aquatic environments : a cross-system analysis ». *Biogeochemistry*, 81: 111-130.
- PIOT, A., NOZAIS, C. et P. ARCHAMBAULT, 2014. « Meiofauna affect the macrobenthic biodiversity-ecosystem functioning relationship ». *Oikos*, 123: 203-213.
- POWERS, M.J., PETERSON, C.H., SUMMERSON, H.C. et S.P. POWERS, 2007. « Macroalgal growth on bivalve aquaculture netting enhances nursery habitat for mobile invertebrates and juvenile fishes ». *Marine Ecology Progress Series*, 339: 109-122.
- PURVAJA, R., RAMESH, R., RAY, A.K. et T. RIXEN, 2008. « Nitrogen cycling: A review of processes, transformations and fluxes in coastal ecosystems ». *Current Science*, 94: 1419-1438.
- QUAYLE, D.B., 1964. « Distribution of introduced marine mollusca in British Columbia waters ». *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 21: 1155-1181.
- QUINN, G.P. et M.J. KEOUGH, 2002. « Experimental design and data analysis for biologists ». Cambridge University Press, United Kingdom, 557 p.
- RICHARD, M., ARCHAMBAULT, P., THOUZEAU, G. et G. DESROSIERS, 2007a. « Summer influence of 1 and 2 years old mussel cultures on benthic fluxes in Grande-Entrée lagoon, Îles-de-la-Madeleine (Québec, Canada) ». *Marine Ecology Progress Series*, 338: 131-143.
- RICHARD, M., ARCHAMBAULT, P., THOUZEAU, G., MCKINDSEY, C.W. et G. DESROSIERS, 2007b. « Influence of suspended scallop cages and mussel lines on pelagic and benthic biogeochemical fluxes in Havre-aux-Maisons Lagoon, Îles-de-la-Madeleine (Québec, Canada) ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64: 1491-1505.
- RICHARD, M., ARCHAMBAULT, P., THOUZEAU, G. et G. DESROSIERS, 2006. « Influence of suspended mussel lines on the biogeochemical fluxes in adjacent water in the Îles-de-la-Madeleine (Quebec, Canada) ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63: 1198-1213.
- RICHARDSON, N.F., RUESINK J.L., NAEEM S., HACKER S.D., TALLIS H.M., DUMBAULD B.R. et L.M. WISEHART, 2008. « Bacterial abundance and aerobic microbial activity across natural and oyster aquaculture habitats during summer conditions in a northeastern Pacific estuary ». *Hydrobiologia*, 596 :269-278.

- ROBERT, P., MCKINDSEY, C.W., CHAILLOU, G. et P. ARCAHMBAULT, 2013. « Dose-dependent response of a benthic system to biodeposition from suspended blue mussel (*Mytilus edulis*) culture ». *Marine Pollution Bulletin*, 66: 92-104.
- ROSS, K.A., THORPE, J.P. et A.R. BRAND, 2004. « Biological control of fouling in suspended scallop cultivation ». *Aquaculture*, 229: 99-116.
- SCHUMACHER B.A., 2002. « Methods for the determination of total organic carbon (TOC) in soils and sediments ». United States Environmental Protection Agency, Ecological Risk Assessment Support Center.
- SEIDERER, L.J. and R.C. NEWELL, 1999. « Analysis of the relationship between sediment composition and benthic community structure in coastal deposits: Implications for marine aggregate dredging ». *Journal of Marine Science*, 56: 757-765.
- SMITH, M.D. et C.J. LANGDON, 1998. « Manila clam aquaculture on shrimp-infested mudflats ». *Journal of Shellfish Research*, 17: 223-229.
- SNELGROVE, P.V.R. et C.A. BUTMAN, 1994. « Animal-sediment relationships revisited: cause versus effect ». *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 32: 111-177.
- SOROKIN, I.I., GIOVANARDI, O., PRANOVI, F. et P.I. SOROKIN, 1999. « Need for restricting bivalve culture in the southern basin of the Lagoon of Venice ». *Hydrobiologia*, 400: 141-148.
- SPENCER, B.E., KAISER, M.J. et D.B. EDWARDS, 1998. « Intertidal clam harvesting: benthic community change and recovery ». *Aquaculture Research*, 29: 429-437.
- SPENCER, B.E., KAISER, M.J. et D.B. EDWARDS, 1997. « Ecological effects of intertidal Manila clam cultivation: observations at the end of the cultivation phase ». *Journal of Applied Ecology*, 34: 444-452.
- SPENCER, B.E., KAISER, M.J. et D.B. EDWARDS, 1996. « The effect of Manila clam cultivation on an intertidal benthic community: the early cultivation phase ». *Aquaculture Research*, 27: 261-276.
- SPENCER, B.E., EDWARDS, D.B. et P.F. MILLICAN, 1992. « Protecting Manila clam (*Tapes philippinarum*) beds with plastic netting ». *Aquaculture*, 105: 251-268.
- STATISTIQUES CANADA, 2012. « Statistiques d'aquaculture 2012 ». Division de l'agriculture, section du bétail, N° 23-222-X au catalogue, 28 p.

- SUNDBY, B., GOBEIL, C., SILVERBERG, N. et A. MUCCI, 1992. « The phosphorus cycle in coastal marine sediments ». *Limnology and Oceanography*, 37: 1129-1145.
- THOUZEAU, G., GRALL, J., CLAVIER, J., CHAUVAUD, L., JEAN, F., LEYNAERT, A., LONGPHUIRT, S., AMICE, E. et D. AMOUROUX, 2007. « Spatial and temporal variability of benthic biogeochemical fluxes associated with macrophytic and macrofaunal distributions in the Thau lagoon (France) ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 72: 432-446.
- TOUPOINT, N., GODET, L., FOURNIER, J., RETIÈRE, C. et F. OLIVIER, 2008. « Does Manila clam cultivation affects habitats of the engineer species *Lanice conchilega* (Pallas, 1766)? ». *Marine Pollution Bulletin*, 56: 1429-1438.
- WELSH, D.T. et G. CASTADELLI, 2004. « Bacteria nitrification activity directly associated with isolated benthic marine animals ». *Marine Biology*, 144: 1029-1037.
- WHITELEY, J. et L. BENDELL-YOUNG, 2007. « Ecological implications of intertidal mariculture: observed difference in bivalve community structure between farm and reference sites ». *Journal of Applied Ecology*, 44: 495-505.



