

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

**IMPACT DE LA MYTILICULTURE SUR LES COMMUNAUTÉS
PLANCTONIQUES DANS LA LAGUNE DE GRANDE-ENTRÉE
AUX ÎLES DE LA MADELEINE (QUÉBEC, CANADA)**

THÈSE

**PRÉSENTÉE A
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI**

**Comme exigence partielle
Du programme de Doctorat conjoint en Océanographie**

PHILOSOPHIAE DOCTOR (OCÉANOGRAPHIE)

**PAR
AURORE TROTTET**

Octobre 2007

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.

*“I live by the ocean
And during the night
I dive into it
Down to the bottom
Underneath all currents
And drop my anchor
This is where I'm staying...”*

Björk
The Anchor Song
Debut

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier Suzanne qui en me choisissant pour ce doctorat, m'a permis de réaliser un de mes rêves...merci à toi Suzanne de m'avoir donné cette opportunité et d'avoir été là même dans les moments difficiles. Je remercie également ton conjoint Jean-Marie qui, même si je ne l'ai pas beaucoup vu, a toujours eu un mot gentil d'encouragement.

Merci à toi Suzanne de m'avoir fait rencontrer mon co-directeur Eric, au fin fond de sa Gaspésie. J'ai adoré travailler avec vous 2 car vous m'avez vraiment appris énormément, chacun par vos connaissances multiples et par la complémentarité de ces connaissances. J'ai adoré avoir un sujet de doctorat touchant aussi bien à l'océanographie qu'à l'aquaculture, côtoyer ces deux domaines a vraiment été enrichissant. Merci Eric d'avoir toujours été là et de m'avoir toujours accueilli à bras ouverts chez toi quand je venais à Grande-Rivière et de m'avoir permis de faire connaissance avec ta petite famille.

Merci également à Connie Lovejoy et Réjean Tremblay d'avoir accepté d'être sur mon comité de thèse. Avec Suzanne et Eric, vous avez été une équipe d'enfer, vous avez toujours été disponible pour m'aider malgré vos emplois du temps très chargés. J'ai adoré vous avoir tous les 4 sur mon comité de thèse.

Je remercie également Guglielmo Tita d'avoir accepté d'être mon président de jury. Je sais que ton emploi du temps est très chargé et je suis vraiment heureuse que tu aies trouvé le temps pour remplir cette fonction. Merci également à Robin Anderson d'avoir accepté la fonction de membre externe sur mon jury de thèse. J'en suis très honorée.

Un très grand merci à tous les gens qui m'ont aidé dans la réalisation de ce doctorat : merci tout d'abord à Vladimir Koutitonsky, qui en collaboration avec Suzanne, a monté ce projet de capacité de support. Sans l'argent de ce projet, je n'aurais jamais fait ce doctorat. Vlad, j'ai beaucoup aimé travailler avec toi, je te souhaite tout plein de bonheur dans tes nouvelles aventures. Merci à Sylvain Leblanc qui m'a été d'une aide précieuse pendant toutes mes missions aux Îles et même après pour mes analyses. Merci à Frédérique Blouin pour son accueil à mon arrivée. Merci à vous deux pour m'avoir emmené la première fois aux Îles lorsque je suis arrivée à Rimouski, j'en garde un très bon souvenir. Merci également à Thomas Guyondet de m'avoir accompagné aux Îles. Avec Suzanne, vous m'avez permis d'avoir tous ces échantillons et toutes ces informations précieuses pour la réalisation de mon doctorat. Merci à Bruno Myrand, Guglielmo Tita et toute l'équipe du MAPAQ de m'avoir permis d'utiliser leur matériel. Vous avez tous toujours été très gentils avec moi, toujours prêts à m'aider de quelque manière que ce soit. Merci à Gervais Ouellet pour m'avoir aidé dans l'analyse de certains de mes échantillons. J'espère que tu profites très bien de ta retraite.

Je tiens à remercier les enseignants et le personnel de l'ISMER qui m'ont été d'une grande aide tout le long de ce doctorat, aussi bien pour leur support technique, que leurs conseils variés. Merci à toi Sylvie Filion, tu es vraiment indispensable. Merci à Jean-Claude Brêthes, François Saucier, Céline Audet, Michel Gosselin, Karine Lemarchand et Philippe Archambault pour leur disponibilité et leur conseil.

Mon doctorat à Rimouski m'a permis de rencontrer des gens exceptionnels notamment pour leur gentillesse : tout d'abord un grand merci à Sébastien et à Magda.

Sébastien est la première personne que j'ai connu en arrivant à Rimouski et grâce à lui j'ai notamment pu faire mes analyses de cytométrie, je le CRIE HAUT ET FORT UN GRAND MERCI A TOI SEB. Merci à toi Magda, ma coloc depuis 3 ans...j'ai adoré habiter avec toi durant toutes ces années, j'en garderai de très bons souvenirs. Merci à Virginie pour être toi, pour ta gentillesse et ton soutien. Merci à Deborah, Denis et Elian, bonne continuation à vous 3 dans vos aventures. Merci à Julien et Youssouf pour leur joie de vivre et leur humour. Merci à Khalida, Fred et Mochira, Pierre, Laure, Joannie, Caro, Laurent et Coraline... Merci à ceux qui sont déjà partis pour d'autres aventures : Marc et Emma, Myriam et Julien, Marion et Brice...

Enfin un GRAND MERCI à mes parents qui m'ont toujours laissé faire ce que je voulais et m'ont permis de vivre des expériences enrichissantes inoubliables. Merci à ma mère qui est toujours là même dans les coups durs, et qui est aussi la seule à savoir vraiment sur quoi j'ai travaillé pendant 4 ans... Un grand merci à ma grande sœur Sylvie et Lionel pour toujours avoir été là quand j'en avais besoin. Un grand merci à Marie-Claire pour sa gentillesse et pour m'avoir permis de rencontrer ma famille québécoise Pauline et Jacques qui ont toujours pris grand soin de moi à chaque fois que je suis allée les voir. Vous m'avez fait découvrir l'histoire québécoise et permis d'aimer encore plus le Québec. Merci à ma meilleure amie Marion qui est toujours là même si on ne se voit vraiment pas souvent et à la famille Tintinger pour leur gentillesse.

Une pensée spéciale pour mon Papi qui est parti sans prévenir et à tous les amis de ma famille qui eux aussi sont partis beaucoup trop jeunes....

RÉSUMÉ

L'aquaculture connaît une croissance continue depuis les 30 dernières années pour répondre aux besoins de la population mondiale. La conchyliculture, contrairement à la pisciculture, est une activité extractive, les mollusques se nourrissant de ce qu'ils trouvent directement dans le milieu naturel sans apport extérieur. Cette culture repose donc sur la disponibilité de nourriture, celle-ci devant être de qualité et de quantité suffisante pour garantir une bonne productivité sans pour autant nuire à l'intégrité de l'écosystème. Dans ce contexte un programme de recherche a été mis en place afin de déterminer la capacité de support de la lagune de Grande-Entrée aux Îles de la Madeleine. Faisant partie intégrante de ce projet, cette thèse a pour but de déterminer l'impact de la mytiliculture sur les communautés planctoniques dans la lagune de Grande-Entrée. Pour ce faire, trois objectifs ont été élaborés : (i) documenter la composition, l'abondance et la dynamique saisonnière (estivale et automnale) des communautés planctoniques autotrophes et hétérotrophes dans la lagune, (ii) déterminer en mésocosme quelle est l'influence de l'activité de filtration des moules sur les communautés planctoniques et (iii) déterminer *in situ* l'impact de la ferme aquacole sur les communautés planctoniques de la lagune. Les résultats obtenus montrent que la lagune de Grande-Entrée est caractérisée par des faibles concentrations en sels nutritifs, une dominance de phytoplancton de petite taille, et une importante biomasse de protistes hétérotrophes, mettant en évidence l'importance du réseau microbien dans cet environnement. Des expériences en mésocosmes réalisées afin de déterminer et de quantifier l'impact de la filtration des filières de moules sur ces communautés planctoniques sans influence des courants, ont permis de mettre en évidence le rôle potentiel des hétérotrophes ciliés dans la nutrition des moules, ceux-là représentant la biomasse la plus retenue par les filières de moules (69-88 % de la biomasse totale) suivi par les dinoflagellés et les diatomées. L'influence des filières de moules sur la colonne d'eau estimée par comparaison des données de la ferme aquacole avec l'extérieur, montre une absence d'influence des filières sur les sels nutritifs, la matière organique ainsi que sur les communautés planctoniques, mais active cependant la productivité phytoplanctonique journalière. Les comparaisons avec les données historiques confirment l'absence de changement de l'abondance ou de la composition du plancton. La production actuelle de moules n'est probablement pas assez importante pour exercer une influence significative sur la composition et la biomasse planctonique à l'échelle spatio-temporelle de cette étude, bien qu'elle puisse augmenter la production phytoplanctonique. La diminution occasionnelle des ciliés observée dans la ferme de moules par rapport à l'extérieur suggère que de futures augmentations de la production mytilicole pourraient affecter ces organismes. Des perspectives de recherches sont proposées pour approfondir les recherches d'étude d'impact en cas d'augmentation de la production de moules et également au niveau du métabolisme des moules.

ABSTRACT

Global aquaculture has steadily increased in the last 30 years to supplement the food requirements of the world population. Contrary to finfish culture, shellfish culture is an extractive process, molluscs requiring no exogenous feeding for their cultivation. Thus, shellfish culture depends on food availability, which should be adequate in terms of quantity but also in quality to guarantee a good productivity of the cultured shellfish without disturbing the integrity of the ecosystem. In this context, a research program was set up to determine the carrying capacity of the Grande-Entrée (GE) lagoon in Magdalen Islands. An integral part of this program, this thesis aims to determine the impact of mussel culture on planktonic communities in this lagoon. The three main objectives are: (i) to document the composition, abundance and the seasonal (spring to fall) dynamics of autotrophic and heterotrophic planktonic communities in the lagoon, (ii) to determine the influence of mussel socks on planktonic communities using controlled mesocosm experiments, and (iii) to determine *in situ* the impact of the mussel farm on planktonic communities in the lagoon, by following stations inside and outside of the farm. The dominance of small-sized phytoplankton cells, low nutrient concentrations and high biomass of heterotrophic protists (mostly ciliates) all point to the importance of the microbial food web in this environment. Sustained cultivation of suspended mussels in the lagoon suggests that these heterotrophic protists could be an important source of food for the mussels, supplementing the small amount of phytoplankton present. Mesocosm experiments determined and quantified the impact of the filtration of the organisms on the longlines on planktonic communities without the influence of water currents. These experiments demonstrated the importance of ciliated heterotrophs as a major food source for mussels in this environment, contributing 69 to 88 %, followed by dinoflagellates and diatoms. In the lagoon, the influence of the mussel longlines was estimated by comparing observations between the inside and the outside of the mussel farm. Results showed no differences for nutrients, organic matter and planktonic communities but the mussel farm significantly increased phytoplankton daily productivity. The absence of a significant reduction in plankton abundance or composition changes is consistent with historical records in GE lagoon, even though mussel production has increased. Present mussel production is probably not high enough to exert a significant control on plankton composition and biomass at the spatial and time scales studied here, although it can enhance the production rate of phytoplankton. The occasional decrease in ciliates observed at the mussel farm relative to the outside suggests that future increases in mussel production could affect these organisms. Recommendations are provided for future impact studies in this environment, in the case of increased mussel production, as well as for future studies of mussel metabolism.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	III
RÉSUMÉ	VI
ABSTRACT	VII
TABLE DES MATIÈRES	VIII
LISTE DES FIGURES	XIV
LISTE DES TABLEAUX	XIX
INTRODUCTION	1
1.1 - LES COMMUNAUTÉS PLANCTONIQUES PÉLAGIQUES	2
1.1.1 - Classification des groupes planctoniques pélagiques	2
1.1.2 - Le réseau trophique pélagique	5
Structure du réseau trophique pélagique	5
Réseau microbien versus chaîne trophique « classique »	8
1.1.3 - Caractérisation des eaux du Saint Laurent et du plateau madelinien	10
1.2 - PORTRAIT DE L'INDUSTRIE DE L'AQUACULTURE	14
1.2.1 - Portrait de l'aquaculture à l'échelle mondiale	14
1.2.2 - Portrait de l'aquaculture au Canada	17
1.2.3 - La mytiliculture au Québec	18
1.3 - INTERACTIONS ENTRE LA MYTILICULTURE ET L'ENVIRONNEMENT	21

1.3.1 - Interactions entre les bivalves filtreurs et l'environnement marin : le cas de <i>Mytilus edulis</i> (Linneaus, 1758)	21
1.3.2 - Interaction entre la culture des moules en suspension et les communautés microplanctoniques	26
1.3.3 - Les flux biogéochimiques entre les moules d'élevage et le benthos	30
1.4 - IMPACTS DE LA MYTILICULTURE SUR LES COMMUNAUTES MICROPLANKTONIQUES DANS LA LAGUNE DE GRANDE-ENTREE AUX ÎLES DE LA MADELEINE	33
1.4.1 - Les lagunes des Îles de la Madeleine : état des lieux	33
Hydrodynamisme de la lagune de Grande-Entrée	34
Caractéristiques physico-chimiques de la lagune de Grande-Entrée	38
Caractéristiques biologiques de la lagune de Grande-Entrée	39
Technique et cycle d'élevage de la moule bleue aux Îles de la Madeleine	41
1.4.2 - Objectifs et hypothèses de recherche	45
CHAPITRE 1	49
IMPORTANCE OF HETEROTROPHIC PLANKTONIC COMMUNITIES IN A MUSSEL CULTURE ENVIRONMENT: THE GRANDE ENTREE LAGOON, MAGDALEN ISLANDS (QUEBEC, CANADA)	
RESUME	50
ABSTRACT	51
2.1 - INTRODUCTION	52
2.2 MATERIAL AND METHODS	54
2.2.1 Location and sampling	54
2.2.2 Physical and chemical variables	56
2.2.3 Microscopic counts for autotrophic and heterotrophic protists	56
2.2.4 Pigment analysis	58

2.2.5 Primary productivity	58
2.2.6 Statistical analysis	59
2.3 RESULTS	60
2.3.1 Temperature, salinity	60
2.3.2 Nutrients	60
2.3.3 Taxonomy	63
2.3.4 Pigments	67
2.3.5 Size structure of phytoplankton	69
2.3.6 Autotrophs versus heterotrophs	69
2.3.7 Primary productivity	71
2.3.8 Statistical analyses	75
2.4 DISCUSSION	77
2.4.1 GEL: an oligotrophic lagoon, dominated by heterotrophs	77
2.4.2 Comparison with the Gulf of St Lawrence and other marine lagoons	82
ACKNOWLEDGEMENTS	85
CHAPITRE 2	86
IMPACT OF SUSPENDED MUSSELS (<i>MYTILUS EDULIS</i> L) ON PLANKTON COMMUNITIES IN A MAGDALEN ISLANDS LAGOON (QUÉBEC, CANADA): A MESOCOSM APPROACH	
RESUME	87
ABSTRACT	88
3.1 INTRODUCTION	89
3.2 MATERIAL AND METHODS	91

3.2.1 Location and experimental design	91
3.2.2 Nutrient analyses	94
3.2.3 Microscopic counts for autotrophic and heterotrophic protists	94
3.2.4 Pigment analysis	95
3.2.5 Flow cytometry	96
3.2.6 Calculation of CRs and retained carbon resource	97
3.2.7 Statistical analysis	98
3.3 RESULTS	99
3.3.1 Initial experimental conditions for plankton, bacterial abundances and chlorophyll <i>a</i> for both treatments (t_0)	99
3.3.2 Nutrient and oxygen concentrations during experiments	99
3.3.3 Impact of mussels on plankton communities	102
3.3.4 Impact of mussels on bacteria	115
3.3.5 Impact of mussels through pigment analysis	115
3.4 DISCUSSION	117
3.4.1 Impact of filtration activity by cultured mussels on planktonic communities	118
3.4.2 Relative contribution of autotrophic, mixotrophic and heterotrophic plankton to mussel food resource intake	121
3.5 CONCLUSION	126
ACKNOWLEDGEMENTS	127
CHAPITRE 3	128
INFLUENCE OF SUSPENDED MUSSEL FARMING ON PLANKTONIC COMMUNITIES IN GRANDE-ENTRÉE LAGOON, MAGDALEN ISLANDS (QUÉBEC, CANADA)	
RESUME	129

ABSTRACT	130
4.1 INTRODUCTION	131
4.2 MATERIAL AND METHODS	133
4.2.1 Location and sampling	133
4.2.2 Water samples analyses	137
Nutrients	137
Suspended particulate matter and particulate organic carbon	137
Microscopic counts for autotrophic and heterotrophic protists	138
Pigment analysis	139
4.2.3 Primary productivity	139
4.2.4 Heterotrophic protists grazing experiments	140
Experimental procedure	140
Picophytoplankton and bacteria analysis	140
Calculations	141
4.2.5 Statistical analysis	142
4.3 RESULTS	143
4.3.1 Nutrients	143
4.3.2 Suspended matter and particulate organic carbon	143
4.3.3 Taxonomic composition and planktonic carbon biomass	147
4.3.4 Pigment analysis	151
4.3.5 Phytoplankton production	153
4.3.6 Grazing activity of heterotrophic protists	153
4.3.7 Path analysis	156
4.3.8 Comparison with data from outside the mussel farm	157
4.4 DISCUSSION	161
4.4.1 Influence of the mussel farm on the water column in GEL: comparison with outside the farm	161

4.4.2 Estimation of mussel grazing impact on planktonic communities and phytoplanktonic production at the mussel farm in GEL	167
4.5 CONCLUSION	169
ACKNOWLEDGEMENTS	170
DISCUSSION GÉNÉRALE	171
5.1 – IMPACT DE LA MYTILICULTURE SUR LES COMMUNAUTÉS PLANCTONIQUES DE LA LAGUNE DE GRANDE-ENTRÉE	172
5.1.1 - Portrait du compartiment planctonique de la Lagune de Grande-Entrée	172
5.1.2 – Filtration des moules sur les communautés planctoniques de la Lagune de Grande-Entrée	173
5.1.3 – Comparaison de la ferme aquacole avec l’extérieur	175
5.2 – COMPARAISON DE LA LAGUNE DE GRANDE-ENTRÉE AVEC D’AUTRES SITES AQUACOLES DANS LE MONDE	177
5.3 – PERSPECTIVES	183
5.3.1 – Compléter le portrait de la lagune de Grande-Entrée	183
5.3.2 – Impacts futurs de la mytiliculture aux Îles de la Madeleine	187
5.3.3 – Valeur nutritive des différentes sources de nourriture pour les moules	188
5.4 – CONCLUSION GÉNÉRALE	190
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	192

LISTE DES FIGURES

- Figure I-1 Réseau trophique microbien pélagique (d'après Sherr et Sherr, 2000) –
 MOD : matière organique dissoute, MOP : matière organique particulaire ; →
 consommation de MOD, → décharge de MOD et MOP par les organismes
 vivants. Le phytoplancton < 5 µm est consommé par les protistes et celui > 5 µm
 est consommé par le zooplancton directement. 7
- Figure I-2 Diagramme illustrant les relations entre le réseau trophique microbien et la
 chaîne trophique « classique » selon les apports en sels nutritifs (adapté de Knox,
 2006). MOD : matière organique dissoute, MOP : matière organique particulaire. 9
- Figure I-3 Carte du Golfe du Saint Laurent (Canada) avec la localisation du plateau
 madelinien et des Îles de la Madeleine (IDM) 13
- Figure I-4 Schéma de la moule (a) pendant qu'elle se nourrit (source : www.glf.dfo-mpo.gc.ca); (b) appareil digestif (source : BIODIDAC) 24
- Figure I-5 Schéma simplifié montrant les interactions entre un lit de moules, le seston
 inorganique, les détritits (flèches noires) et le plancton (flèches oranges) ainsi que
 les processus biotiques impliqués (d'après Asmus et Asmus, 1993) 31
- Figure I-6 Localisation des Îles-de-la-Madeleine dans le Golfe du Saint-Laurent. Elles
 sont caractérisées par 3 lagunes principales : Lagune de Grande-Entrée (LGE) ;
 Lagune de Havre aux Maisons (HAM) ; et Lagune de Havre aux Basques (HAB) 35
- Figure I-7 Lagune de Grande-Entrée aux Îles de la Madeleine 36

Figure I-8 Distribution spatiale du temps de renouvellement local des eaux dans la couche intermédiaire 3.5 - 4.5 m de la lagune de Grande-Entrée pour la période du 24 mai 2001 au 9 juillet 2001, sous l'effet de : (a) les marées observées et (b) les marées et les vents observés (source : Koutitonsky et Tita, 2006).	37
Figure I-9 Schéma d'une filière flottante	43
Figure II-1 Localisation of Grande Entrée lagoon in Magdalen Islands and sampling stations (S03: 2003 station and S04: 2004 station).	55
Figure II-2 Seasonal variations of temperature and salinity in GEL in 2003.	61
Figure II-3 Seasonal variations of phosphate, silicate and nitrate concentrations at 1 and 5 meters in 2003 in $\mu\text{mol l}^{-1}$.	62
Figure II-4 Seasonal variations of the principal taxonomic groups in terms of abundance (cells l^{-1}) and of carbon biomass (mg C l^{-1}) at 1 and 5 meters in 2003.	66
Figure II-5 Seasonal variations of pigment concentrations in $\mu\text{g l}^{-1}$ at 1 and 5 meters in 2003, (a, b: statistically significant differences between both depths).	68
Figure II-6 Seasonal variations of the small-sized ($< 3 \mu\text{m}$) fraction of chlorophyll <i>a, b</i> and microscopic counts of cells $< 3 \mu\text{m}$ in 2003.	70
Figure II-7 Seasonal variations of the ratio of autotrophic to heterotrophic communities (A/H) in terms of carbon biomass, at 1 and 5 meters, in 2003.	73
Figure II-8 Primary production rates in GEL in June, August and October 2004 - %: fraction of primary productivity for cells $< 3 \mu\text{m}$.	74

- Figure II-9 Multi-dimensional scaling (MDS) results for cell abundance (non transformed data) (▲ : 23 June, ○ : 28 June, ■ : 4 July, ◆ : 10 July, ● : 16 July, ☒ : 24 July, ⋄ : 8 August, △ : 13 August, ▽ : 22 August, □ : 3 September, ◇ : 9 September). 76
- Figure III-1 Location of mesocosm experiments (black arrow) in Havre-aux-Maisons lagoon in the Magdalen Islands, Québec, Canada. 93
- Figure III-2 Abundance of plankton communities (10^3 cells l^{-1} ; mean \pm SD) in control and experimental mesocosms during the spring (12 -16 June, 14 – 15 August, and 6 October) at the end of the 2 hours of experiment 105
- Figure III-3 Bacteria clearance rate ($l\ h^{-1}\ g\ DW^{-1}$; mean \pm SD) during mesocosm experiments with mussel socks. 116
- Figure III-4 Ratio of autotrophic to heterotrophic communities (A/H) in terms of carbon biomass determined in control and experimental (Exp) treatment at the beginning (t_0) and at the end (t_{2h}) of each mesocosm experiment. 123
- Figure IV-1 Location of the mussel farm (polygon) studied in Grande-Entrée Lagoon (GEL) in the Magdalen Islands, Canada. The farm is divided into two zones indicated in light grey. Sampling sites inside the mussel farm (M) are indicated by round symbols (●) and those outside the farm (O) are indicated by square symbols (■) (03 for 2003 and 04 for 2004). 136

- Figure IV-2 Seasonal changes in phosphate (dissolved reactive inorganic ortho-phosphate ion, HPO_4^{2-}), silicic acid (dissolved reactive ortho-silicic acid $\text{Si}(\text{OH})_4$), and nitrate concentrations ($\mu\text{mol l}^{-1}$) at 1 and 4 meters respectively at the mussel farm of GEL in 2003. 144
- Figure IV-3 Time series of suspended particulate matter (SPM in mg l^{-1}) and organic matter (in %OM) collected respectively at a depth of a) 1 m and b) 4 m in the mussel farm of GEL in 2003. 145
- Figure IV-4 Time series of particulate organic matter (POC in $\mu\text{g l}^{-1}$) collected in the mussel farm of GEL in 2003. 146
- Figure IV-5 Seasonal variations of the principal taxonomic groups at the mussel farm in GEL in terms of abundance (cell l^{-1}) and of carbon biomass ($\mu\text{g C l}^{-1}$) at a depth of 1 m and 4 m respectively in 2003. 150
- Figure IV-6 Seasonal changes in pigment concentrations at the mussel farm of GEL in $\mu\text{g L}^{-1}$ at 1 and 4 meters respectively in the mussel farm in 2003. 152
- Figure IV-7 Path diagram of GEL mussel farm food web showing the trophic relationships between the taxa used for the path analysis. Arrows indicate direction of causality assumed in the model. Magnitudes of path coefficients are adjacent to arrows designating that path. Bold arrows indicate path coefficients that are statistically significant (** $p < 0.01$). 158
- Figure IV-8 Seasonal changes in fucoxanthin ($\mu\text{g l}^{-1}$), ciliates carbon biomass ($\mu\text{g C l}^{-1}$) and phytoplankton particulate net production (PPNP, $\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$), inside and

- outside the mussel farm of GEL in 2003 and 2004. **a** : significant differences
between the two stations. 163
- Figure IV-9 Seasonal changes in the autotrophic to heterotrophic ratio (A / H) in terms
of carbon biomass inside and outside the mussel farm of GEL in 2003. 164
- Figure V-1 - Variations saisonnières du ratio ((A+H)/POC) de la biomasse
planctonique (autotrophes et hétérotrophes : A+H) par rapport à la matière
organique particulaire (POC) à l'intérieur et à l'extérieur de la ferme de moules
dans la lagune de Grande-Entrée en 2003. 185

LISTE DES TABLEAUX

Tableau I-1 Principaux groupes microbiens pélagiques dans les océans (d'après Sieburth et al., 1978)	4
Tableau I-2 Production des pêches et de l'aquaculture au niveau mondial en tonnes (FAO, 2007)	15
Tableau I-3 Production aquacole mondiale en volume (tonnes) et en valeurs marchandes (dollars US) en 2004 (FAO, 2006).	16
Tableau I-4 Production et valeur de l'aquaculture par province et pour le Canada en 2005 (source : Statistique Canada, 2006)	19
Tableau I-5 Production de <i>Mytilus edulis</i> au Québec et aux Îles de la Madeleine de 2000 à 2005 (B. Myrand, MAPAQ, communication personnelle)	23
Tableau I-6 Effets potentiels des moules d'élevage sur le milieu récepteur	25
Tableau I-7 Caractéristiques de la culture de moules dans la lagune de Grande-Entrée	44
Table II-1 Mean size (average dimension and volume) of the taxonomic groups considered in GEL	65
Table II-2 Carbon biomass (mg C m ⁻³) of autotrophic*, mixotrophic** and heterotrophic*** communities in 2003	72
Table II-3 Chemical and biological characteristics of GEL compared to the Gulf of St Lawrence and to other lagoons around the world.	83

- Table III-1 Average cell dimension, cell volume, carbon biomass per cell of taxonomic groups encountered in the water from the HAM lagoon during the mesocosm experiments. Volumes were calculated from standard geometric shapes (Hillebrand et al., 1999) and carbon content estimated from relationships described in Menden-Deuer & Lessard (2000). 100
- Table III-2 Concentrations of oxygen ($\text{mg O}_2\cdot\text{l}^{-1}$), chlorophyll *a* (Chl *a* in $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$) and nutrients (μM) in the control (empty mussels) and live mussels treatments at time 0 and 2 hours after, for all mesocosm experiments. 101
- Table III-3 Water temperature and mussel characteristics (number, length, and dry weight of meat) in 50 cm socks of the mesocosm experiments (2nd fix: secondary mussel fixation) 106
- Table III-4 Planktonic communities and phytoplanktonic pigments present during a) the 12 June and b) 16 June mesocom experiments. Cell abundance were converted into carbon biomass ($\mu\text{g C l}^{-1}$ and %) and multiplied by clearance rate ($\text{CR, l h}^{-1} \text{g}^{-1}$) to calculate the carbon biomass retained by mussels socks ($\mu\text{g C h}^{-1} \text{g}^{-1}$ and % of total). 107
- Table III-5 Planktonic communities and phytoplanktonic pigments present during a) the 14 August and b) 15 August mesocom experiments. Cell abundance were converted into carbon biomass ($\mu\text{g C l}^{-1}$ and %) and multiplied by clearance rate ($\text{CR, l h}^{-1} \text{g}^{-1}$) to calculate the carbon biomass retained by mussels socks ($\mu\text{g C h}^{-1} \text{g}^{-1}$ and % of total). 112

- Table III-6 Planktonic communities and phytoplanktonic pigments present during 6 October mesocosm experiment. Cell abundance were converted into carbon biomass ($\mu\text{g C l}^{-1}$ and %) and multiplied by clearance rate (CR, $\text{l h}^{-1} \text{g}^{-1}$) to calculate the carbon biomass retained by mussels socks ($\mu\text{g C h}^{-1} \text{g}^{-1}$ and % of total). 114
- Table III-7 Comparison of clearance rate of *M. edulis* in Magdalen Islands and other sites and between *M. edulis* and other filter-feeder bivalves. CR: Clearance rate ($\text{l h}^{-1} \text{gDW}^{-1}$); Water temp.: water temperature ($^{\circ}\text{C}$) 122
- Table IV-1 Summary of biotic and abiotic characteristics of Grande-Entrée lagoon, between June and October 2003. POC = particulate organic carbon, SPM = suspended particulate material (Trottet et al., 2007; Koutitonky & Tita, 2006). 135
- Table IV-2 Major plankton species present at the mussel farm site in GEL in summer 2003. Average dimension (diameter or length x width) in μm , volume in μm^3 and carbon per cell in pgC cell^{-1} . 148
- Table IV-3 Phytoplankton particulate net production (PPNP) at each depth (in $\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$, mean \pm SD) and integrated (in $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) and the PPNP per unit of chlorophyll a (P/B in $\text{mg C mg Chl a}^{-1} \text{h}^{-1}$) measured in June, August and October 2004 inside the mussel farm. 154
- Table IV-4 Microzooplankton grazing on total phytoplankton (Chl *a*), various phytoplankton groups and heterotrophic bacteria. *k* = growth coefficient (d^{-1}), *g* = grazing coefficient (d^{-1}), C_m = average concentration ($\mu\text{g C l}^{-1}$), *P* = production

($\mu\text{g C l}^{-1} \text{ d}^{-1}$), I = ingestion ($\mu\text{g C l}^{-1} \text{ d}^{-1}$), P_g = production grazed ($\% \text{ d}^{-1}$). Results are shown only when the coefficients of determination (r^2) of the regressions were significant and when the slope, g , was negative (indicating grazing). The number of data points used in the regressions is indicated by n . 155

Table IV-5 Results of repeated measures analysis of variance (rmANOVAs) testing the effect of stations (inside and outside the mussel farm), time of year (date) and their interactions on suspended particle matter (SPM), particulate organic matter (POC), nutrients, planktonic communities and phytoplankton particulate net production (PPNP). The p value is in bold when significant differences are observed between stations. 159

Table IV-6 Results of repeated measures analysis of variance (rmANOVAs) testing the effect of stations (inside and outside the mussel farm), time of year (date) and their interactions on pigments, autotrophic - heterotrophic ratio (A/H) and planktonic biomass - particulate organic carbon ratio ((A+H)/POC). The p value is in bold when significant differences are observed between stations. 160

Table IV-7 Estimation (in gC of extracted biomass d^{-1} and in $\%$) of the impact of the total mussel production (180 tons, or ~ 11 tons dry weight in a 2.5 km^2 farm) on phytoplankton and ciliates in the Grande-Entrée mussel farm at different seasons. The estimation of mussel removal is based on the average of daily clearance rate (CR) of mussels (in dry weight: dw) determined in mesocosm experiments from (Chap. 3). The biomass of phytoplankton is calculated from chlorophyll a 2003 values, using a C:Chl a ratio of 30. The fraction of primary production removed

by mussels is estimated from the ratio of mussel removal on the average phytoplankton particulate net production ($\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) in 2004. Spring, summer and autumn refer to the CR of mesocosm experiments in 2004, while the biomass of ciliates and phytoplankton are from 2003 estimates, averaged from the data available during June (Spring), August (Summer) and September (Autumn). 168

Tableau V-1 Comparaison entre la ferme de la lagune de Grande-Entrée et d'autres fermes aquacoles dans le monde 182

INTRODUCTION

1.1 - LES COMMUNAUTES PLANCTONIQUES PELAGIQUES

Le plancton joue un rôle essentiel dans le fonctionnement des écosystèmes marins pour plusieurs raisons : tout d'abord il constitue la base de la chaîne alimentaire pélagique dont se nourrissent différentes espèces animales d'intérêt commercial aussi bien pour l'industrie des pêches que pour l'aquaculture marine, et le phytoplancton joue un rôle primordial dans le cycle du carbone, car il est capable de synthétiser les composés organiques (production primaire) dont il a besoin par utilisation du dioxyde de carbone par photosynthèse.

1.1.1 - Classification des groupes planctoniques pélagiques

Dans les écosystèmes marins, les organismes les plus nombreux sont les micro-organismes qui regroupent aussi bien les procaryotes autotrophiques et hétérotrophiques (cyanobactéries, bactéries) que les eucaryotes autotrophiques et hétérotrophiques (algues et protistes phagotrophiques), ainsi que les virus (Sherr et Sherr, 2000). La différence de taille entre les cellules bactériennes les plus petites (environ 0,3 μm de diamètre) et les brouteurs ciliés les plus grands (environ 150 μm de longueur) est similaire à la différence entre le krill de 4 cm et une baleine de 20 mètres (Sherr et Sherr, 2000). Plusieurs classifications sont possibles, notamment par des critères de taille et de mode trophique :

- classification par des critères de taille

L'utilisation de la taille permet de séparer le plancton en plusieurs classes (Sieburth et al., 1978) (**Tableau I-1**) : le picoplancton (inférieur à 2 μm) est constitué de bactéries

hétérotrophes et de planctons autotrophes. Le nanoplancton (entre 2 et 20 μm) comprend notamment les petites diatomées, les coccolithophoridées et les silicoflagellés mais aussi des nanoflagellés hétérotrophes. Le microplancton regroupe les organismes compris entre 20 et 200 μm tels que les diatomées et les dinoflagellés dans le phytoplancton et, dans le microzooplancton, des flagellés et des protistes ciliés herbivores et bactérivores qui jouent un rôle essentiel pour l'écosystème pélagique. Le mésozooplancton (entre 200 et 2000 μm) comprend les herbivores de plus grande taille, et est essentiellement composé de formes juvéniles de groupes zooplanctoniques comme les nauplii de copépodes et les larves d'invertébrés aquatiques.

- classification par des critères de mode trophique

Outre la taille, des critères de mode trophique sont utilisés pour classifier le plancton. Les divisions métaboliques de base se font entre (i) l'autotrophie, qui permet aux organismes d'obtenir tout ce dont ils ont besoin pour vivre à partir de composés inorganiques et d'énergie lumineuse ou chimique (comprenant notamment les organismes photosynthétiques) et (ii) l'hétérotrophie, qui nécessite l'utilisation de composés organiques. On retrouve dans cette catégorie le zooplancton comme les flagellés hétérotrophes, les ciliés, les copépodes et autres larves zooplanctoniques ; et (iii) la mixotrophie, qui est constituée d'organismes capables d'être à la fois auto- et hétérotrophes comme chez les dinoflagellés.

Tableau I-1 Principaux groupes microbiens pélagiques dans les océans (d'après Sieburth et al., 1978)

Catégorie de taille	Groupe microbien	Intervalle de taille (μm)
Femtoplankton	Virus	0,01 – 0,02
Picoplankton	Procaryotes	0,2 - 2
	Bactéries	0,2 - 2
	Photoautotrophes	0,5 – 1,0
	Chemoautotrophes	0,3 – 1,0
	Hétérotrophes	0,3 – 1,0
	Archae	0,3 – 1,0
	Eucaryotes	1,0 – 2,0
Nanoplankton	Nano-algues	2 – 20
Microplankton	Protistes nano-hétérotrophiques	
	Micro-algues Protistes micro-hétérotrophiques	20 - 200

Des distinctions entre les modes métaboliques peuvent également être faites en terme de source d'énergie pour la production d'ATP : (i) les organismes phototrophiques obtiennent l'énergie par la lumière ; (ii) les organismes chémotrophiques tirent leur énergie de l'oxydation chimique de composés organiques et inorganiques (**Tableau I-1**).

1.1.2 - Le réseau trophique pélagique

Structure du réseau trophique pélagique

La conceptualisation du rôle joué par les divers groupes de micro-organismes hétérotrophiques dans les écosystèmes marins a beaucoup évolué au cours des trente dernières années (Sherr et Sherr, 2000). Avant le milieu des années 1970, le seul maillon microbien de la chaîne alimentaire pélagique auquel on portait attention était le phytoplancton de grande taille, c'est à dire les cellules planctoniques $> 20 \mu\text{m}$ qui pouvaient être récoltées par l'intermédiaire d'un filet à plancton. Ce phytoplancton recueilli au filet (« net phytoplankton » en anglais) était composé majoritairement par des diatomées centrales et des dinoflagellés, qui intervenaient dans le modèle de la chaîne alimentaire marine classique définie par Steele (1974) comme source de nourriture pour les copépodes, eux même consommés par de plus gros prédateurs. A la fin de la chaîne alimentaire se trouvaient les poissons d'importance commerciale.

Par la suite, des études menées par Pomeroy (1974), ont mis en évidence les lacunes du modèle de chaîne alimentaire de Steele par la découverte de nouvelles informations sur l'importance du phytoplancton de petite taille tel que le nanoplancton (2-20 μm) et le

picoplancton ($< 2 \mu\text{m}$) mettant ainsi en évidence l'existence d'un réseau trophique bien plus complexe. Ces travaux ont montré l'importance de la matière organique sous forme dissoute et particulaire comme source de nourriture pour les micro-organismes hétérotrophes. Ceux-ci font partie intégrante de ce qui a alors été appelé le réseau trophique microbien pélagique (Azam et al., 1983). Dans le réseau trophique pélagique, les micro-organismes hétérotrophes (bactéries, flagellés bactérivores, microzooplancton consommateurs de flagellés) servent de transition dans la régénération de l'azote inorganique, du phosphore et d'autres éléments nutritifs et représentent une réserve de carbone et d'énergie pour le reste du réseau alimentaire (**Figure I-1**) (Sherr et Sherr, 2000).

En tant que micro-organisme brouteur, le microzooplancton joue un rôle clé dans la structure des communautés planctoniques car il a la capacité de contrôler l'accumulation de biomasse végétale issue de la production primaire phytoplanctonique dans certaines conditions (Umani et Beran, 2003). Les principaux brouteurs du microzooplancton sont les flagellés et les ciliés hétérotrophes.

Durant les années quatre-vingts, beaucoup d'études ont été réalisées sur les protistes hétérotrophes, qui constituent la majorité du microzooplancton, mettant ainsi en évidence leur rôle dominant dans le broutage du phytoplancton et des bactéries (Sherr et Sherr, 1994). La principale technique utilisée pour mesurer le broutage du phytoplankton par le microzooplancton est la technique de dilution de Landry et Hassett (1982). Selon les résultats obtenus avec cette technique, les protistes consomment entre 25 et 100 % de la production phytoplanctonique journalière selon les régions océaniques considérées (Sherr et Sherr, 1994).

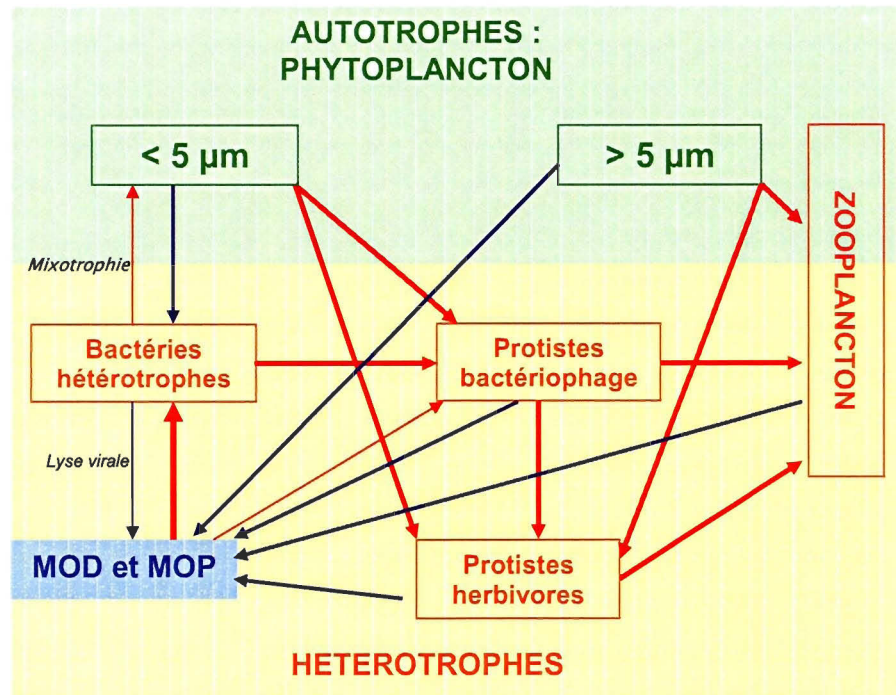


Figure I-1 Réseau trophique microbien pélagique (d'après Sherr et Sherr, 2000) – MOD : matière organique dissoute, MOP : matière organique particulaire ; \rightarrow consommation de MOD, \rightarrow décharge de MOD et MOP par les organismes vivants. Le phytoplancton $< 5 \mu\text{m}$ est consommé par les protistes et celui $> 5 \mu\text{m}$ est consommé par le zooplancton directement.

Par la suite, d'autres processus de contrôle des réseaux trophiques pélagiques ont été mis en évidence tels la lyse virale qui est une source significative de mortalité des bactéries (Fuhrman, 2001) et de régénération d'éléments nutritifs (Legendre et Rassoulzadegan, 1996). La consommation de matière organique dissoute à haut poids moléculaire par des flagellés hétérotrophes constitue un autre lien (Sherr, 1988). Ces flagellés servent eux même de ressource alimentaire importante pour les copépodes, les larves de poissons et autres zooplanctons (Stoecker et Capuzzo, 1990).

Réseau microbien versus chaîne trophique « classique »

Le réseau trophique microbien est rencontré majoritairement dans les milieux à faible concentration en sels nutritifs (milieux oligo- et mesotrophiques) limitant directement la croissance du phytoplancton, et favorisant les espèces de petite taille. Ce petit phytoplancton est brouté par de petits protistes hétérotrophes. Les éléments nutritifs sont reminéralisés à partir de la matière organique par l'intermédiaire des bactéries. Le réseau trophique microbien est donc caractérisé par une production de type régénérée (**Figure I-2**). La chaîne trophique « classique » herbivore se rencontre elle dans les milieux plus riches en sels nutritifs, c'est-à-dire des milieux eutrophes. Les cellules planctoniques sont de grande taille ($> 20 \mu\text{m}$) et elles constituent la source de nourriture principale pour les herbivores eux aussi de grande taille.

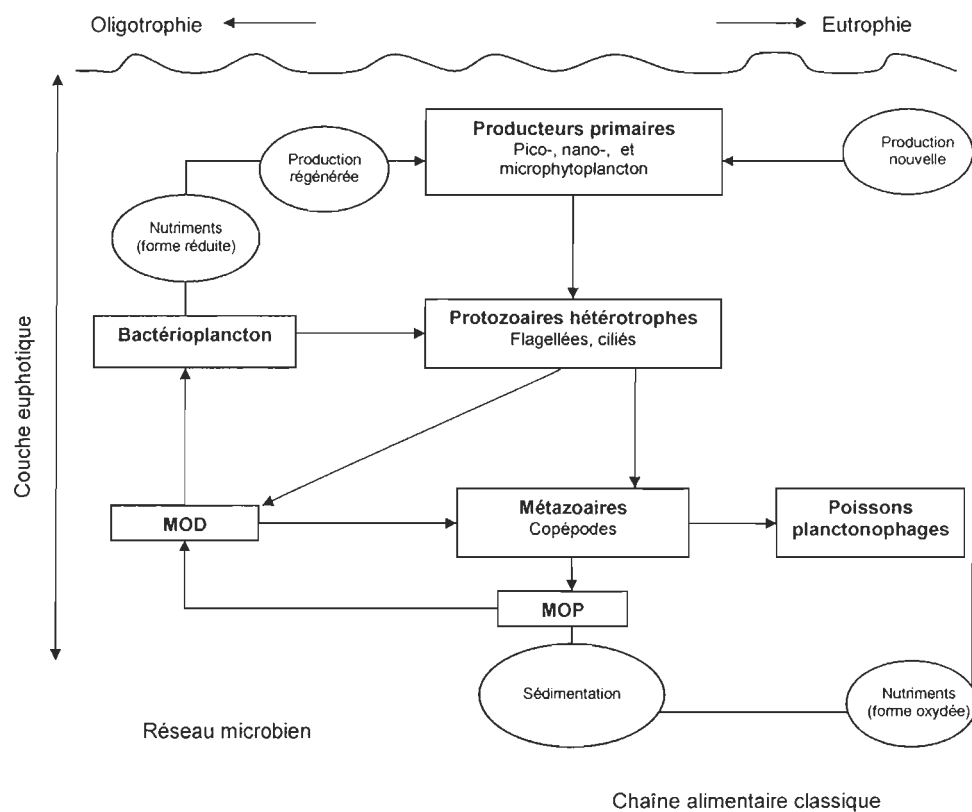


Figure I-2 Diagramme illustrant les relations entre le réseau trophique microbien et la chaîne trophique « classique » selon les apports en sels nutritifs (adapté de Knox, 2006). MOD : matière organique dissoute, MOP : matière organique particulaire.

La chaîne trophique « classique » est caractérisée par une production dite « nouvelle », basée notamment sur des apports de forme oxydée de nutriments tels que les nitrates (**Figure I-2**).

1.1.3 - Caractérisation des eaux du Saint Laurent et du plateau

madelinien

Le Golfe du Saint-Laurent (GSL) constitue une mer semi-fermée d'une superficie d'environ 200 000 km². Le Saint-Laurent est caractérisé par la présence d'un estuaire par l'intermédiaire duquel les eaux en provenance des Grands-Lacs se déversent dans le Golfe. Celui-ci offre un grand choix de conditions hydrodynamiques : couverture de glace saisonnière, polynies, gyres, fronts d'eaux douces et variations saisonnières de stratification verticale (Savenkoff et al., 2000) (**Figure I-3**).

Les études menées par le projet Canadian Joint Global Ocean Flux Study (CJGOFS) (Savenkoff et al., 2000) dans différentes régions du Saint-Laurent dont le plateau madelinien ont mis en évidence des contrastes entre les périodes de faible (hiver et printemps) et forte (été et automne) stabilité verticale. La période hiver/printemps voit se développer une chaîne alimentaire pélagique autotrophique caractérisée par la dominance des grosses cellules phytoplanctoniques, le zooplancton de grande taille, et un fort potentiel de transfert direct de la production primaire vers le mésozooplancton herbivore (broutage). À l'inverse, la période été/automne voit se développer un réseau alimentaire à prédominance hétérotrophique : dominance du petit phytoplancton, remplacement des

grosses cellules phytoplanctoniques par des dinoflagellés de grande taille et des ciliés hétérotrophiques, zooplancton plus petit, et dominance des transferts d'énergie vers des groupes de mésozooplancton omnivores (prédation). Pendant la période hiver/printemps, les biomasses d'autotrophes et de bactéries ($3,3 \text{ g C m}^{-2}$) sont similaires à la biomasse des hétérotrophes ($3,9 \text{ g C m}^{-2}$). À l'inverse, dans la période été/automne, la biomasse des hétérotrophes ($6,4 \text{ g C m}^{-2}$) est 5 fois plus élevée que celle des autotrophes et bactéries ($1,2 \text{ g C m}^{-2}$) (Savenkoff et al., 2000).

Les biomasses de micro- et mésozooplancton sont élevées tout au long de l'année (Savenkoff et al., 2000). Les protozoaires ciliés sont dominés par le genre *Laboea* sp., *Strombilidium* sp., *Tintinnopsis* sp. et ils jouent un rôle important comme brouteurs dans le contrôle de l'abondance saisonnière du phytoplancton (Savenkoff et al., 2000). Des observations effectuées dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent (Sime-Ngando et al., 1995) ont mis en évidence le rôle majeur de ces ciliés comme intermédiaires trophiques entre le phytoplancton et le mésozooplancton.

Les copépodes calanoides représentent entre 20 et 70 % de l'abondance totale du mésozooplancton avec *Calanus finmarchicus* et *C. hyperboreus* (Roy et al., 2000). Les copépodes cyclopoïdes sont également présents dans le Golfe avec un maximum d'abondance rencontré au niveau du plateau madelinien à la fin de l'automne – début de l'hiver.

Sur le plateau madelinien, la composition des communautés zooplanctoniques est sensiblement différente de ce qu'on observe ailleurs dans le golfe. Parmi les copépodes, les grandes espèces de *Calanus* sont fortement représentées au nord du golfe tandis que dans

les eaux chaudes et peu profondes du plateau madelinien, on rencontre surtout des espèces plus petites telles que *Temora*, *Oithona* et *Pseudocalanus* (White et Johns, 1997; Roy et al., 2000).

Dans le GSL, la biomasse de carbone est généralement $< 5 \text{ g C m}^{-2}$ mais peut atteindre 20 g C m^{-2} en juin au niveau du plateau madelinien, les organismes supérieurs à $500 \mu\text{m}$ dominant la biomasse de carbone à toutes les saisons (Roy et al., 2000).

Le cycle saisonnier des concentrations de chlorophylle *a* est typique des océans de moyenne latitude (Doyon et al., 2000) avec des floraisons phytoplanctoniques au printemps et en automne (entre 25 et $125 \text{ mg Chl } a \text{ m}^{-2}$) associées avec de fortes concentrations en sels nutritifs ($\text{NO}_3 = 8 \mu\text{M}$; $\text{PO}_4 = 1,2 \mu\text{M}$; $\text{SiO}_4 = 15 \mu\text{M}$) et un été caractérisé par de faibles valeurs de chlorophylle *a* (entre 5 et $25 \text{ mg Chl } a \text{ m}^{-2}$) et de sels nutritifs ($\text{NO}_3 = 0,2 \mu\text{M}$; $\text{PO}_4 = 0,4 \mu\text{M}$; $\text{SiO}_4 = 2,5 \mu\text{M}$) (Savenkoff et al., 2000). Le plateau madelinien est caractérisé par une distribution saisonnière relativement uniforme des concentrations en chlorophylle *a* ($\sim 25 \text{ mg Chl } a \text{ m}^{-2}$) (Savenkoff et al., 2000).

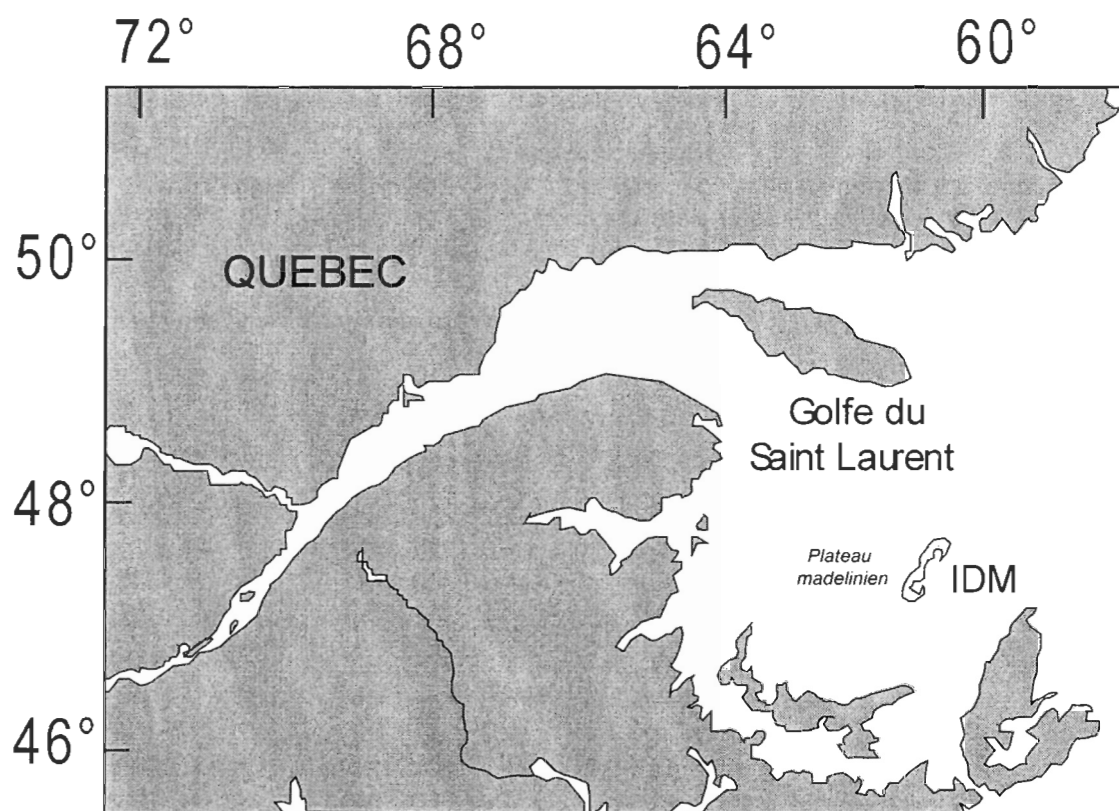


Figure I-3 Carte du Golfe du Saint Laurent (Canada) avec la localisation du plateau madelinien et des Îles de la Madeleine (IDM)

1.2 - PORTRAIT DE L'INDUSTRIE DE L'AQUACULTURE

L'environnement planctonique tel que décrit précédemment peut être affecté par des activités humaines, notamment les pratiques aquacoles. La section qui suit décrit succinctement la situation de l'aquaculture dans le monde et au Canada.

1.2.1 - Portrait de l'aquaculture à l'échelle mondiale

L'aquaculture est le terme générique qui regroupe toutes les activités de production animale ou végétale en milieu aquatique d'eau douce et salée. Depuis les cinquante dernières années, l'aquaculture est en croissance constante à l'échelle mondiale aussi bien par la diversité des types d'élevage que par sa production, tandis que les pêcheries marines, semblent plafonner partout dans le monde (**Tableau I-2**).

La contribution de l'aquaculture aux approvisionnements mondiaux de poissons, de crustacés, de mollusques et autres animaux aquatiques continue de progresser, passant de 3,9 % de la production pondérale totale en 1970, à 27,1 % en 2000, et 32,4 % en 2004. L'aquaculture poursuit son essor à un rythme plus rapide que celui de tous les autres secteurs de production alimentaire d'origine animale. Dans le monde, elle s'est développée à un taux annuel moyen de 8,8 % depuis 1970, contre seulement 1,2 % pour les pêcheries et 2,8 % pour les systèmes terrestres de production animale pendant la même période. L'expansion de la production aquacole a très largement dépassé la croissance démographique, l'offre moyenne par habitant de produits issus de l'aquaculture étant passée de 0,7 kg en 1970 à 7,1 kg en 2004, soit un taux de croissance annuel moyen de 7,1 % (FAO, 2007).

Tableau I-2 Production des pêches et de l'aquaculture au niveau mondial en tonnes (FAO, 2007)

	2000	2001	2002	2003	2004	2005*
	millions de tonnes					
Eau douce						
Capture	8,8	8,9	8,8	9,0	9,2	9,6
Aquaculture	21,2	22,5	23,9	25,4	27,2	28,9
Total eau douce	30,0	31,4	32,7	34,4	36,4	38,5
Marin						
Capture	86,8	84,2	84,5	81,5	85,8	84,2
Aquaculture	14,3	15,4	16,5	17,3	18,3	18,9
Total marin	101,1	99,6	101,0	98,8	104,1	103,1
Total Capture	95,6	93,1	93,3	90,5	95,0	93,8
Total Aquaculture	35,5	37,9	40,4	42,7	45,5	47,8
Total Production Mondiale	131,1	131,0	133,7	133,2	140,5	141,6

Note: A l'exclusion des plantes aquatiques

* : estimation

Tableau I-3 Production aquacole mondiale en volume (tonnes) et en valeurs marchandes (dollars US) en 2004 (FAO, 2006).

	Production Aquaculture			
	volumes		valeurs	
	10 ⁶ t	%	10 ⁹ \$ US	%
Chine	41,34	69,57	35,98	51,20
Reste de l'Asie	13,02	21,92	20,60	29,30
Europe de l'Ouest	2,10	3,54	5,43	7,72
Amérique latine et Caraïbes	1,34	2,26	5,25	7,47
Amérique du Nord	0,75	1,27	1,31	1,86
Afrique Nord Est	0,51	0,86	0,84	1,19
Europe Centrale et Est	0,25	0,42	0,64	0,91
Afrique Sub-saharienne	0,09	0,16	0,25	0,36
Total	59,40		70,31	

D'après les données de la FAO (2006), en incluant les données de production de plantes aquatiques, l'aquaculture a atteint une production de 59,4 millions de tonnes en 2004, ce qui représente une valeur économique de 70,3 milliards de dollars US. De cette production, 69,6% proviennent de la Chine et 21,9 % du reste de l'Asie et de la région Pacifique. Pour l'Amérique du Nord, la production est estimée à 750 000 tonnes soit 1,27 % de la production mondiale (**Tableau I-3**).

En terme de diversité, la pisciculture représente la principale production mondiale avec 47,4 % de la production mondiale. Les plantes aquatiques constituent le deuxième groupe cultivé (23,4 %) suivi par la production de mollusques (22,3 %) et celle de crustacés (6,2 %) (FAO, 2006).

1.2.2 - Portrait de l'aquaculture au Canada

L'aquaculture commerciale au Canada a commencé dans les années 70 et s'est depuis lors épanouie, devenant une importante industrie nationale.

A l'heure actuelle, les activités aquacoles canadienne portent principalement sur 10 espèces animales (6 poissons : saumons d'Atlantique, Chinook, Coho ; truites arc en ciel et anadrome ; omble de Fontaine ; et 4 bivalves : moule bleue, huîtres américaine et du Pacifique ; palourde de Manille). Chez les poissons, l'élevage de saumons est le plus important aussi bien en terme de production qu'au niveau financier avec 98 441 tonnes de saumon pour une valeur de 543 634 000 \$ canadiens en 2005, ce qui représente 85 % de la production canadienne (Statistique Canada, 2006 – **Tableau I-4**). Deux provinces se

partagent le monopole de cette production, la Colombie Britannique et le Nouveau Brunswick avec l'élevage de saumon. Pour les mollusques, la moule bleue est l'espèce la plus produite au Canada avec 22 842 tonnes pour une valeur financière de 33 168 000 \$ canadiens en 2005, ce qui représente respectivement 57 et 50% de la production fédérale (Statistique Canada, 2006 – **Tableau I-4**). Plusieurs provinces pratiquent la culture de moules, mais c'est l'Île du Prince Edouard qui domine, fournissant près de 70% de la production canadienne.

Au Québec, la production aquacole globale est très faible et représente à peine 1% de la production canadienne (**Tableau I-4**). L'aquaculture marine au Québec consiste principalement en la production de moule bleue (*Mytilus edulis*, L.).

1.2.3 - La mytiliculture au Québec

L'élevage des moules, tout comme celui des huîtres ou des pétoncles, présente deux avantages pour les mariculteurs. Tout d'abord, il s'agit d'une forme d'aquaculture extractive puisque les moules se nourrissent entièrement de particules présentes naturellement dans le milieu marin (Laird, 2001). Les moules ne nécessitent donc pas d'apports nutritifs exogènes à l'inverse de la pisciculture, où il est nécessaire de distribuer aux poissons des aliments artificiels, riches en protéines (Kaiser, 2001). Ensuite, les moules, sauf lors de leur stade larvaire, sont sessiles et elles restent à l'endroit où elles se sont fixées (Laird, 2001).

Tableau I-4 Production et valeur de l'aquaculture par province et pour le Canada en 2005 (source : Statistique Canada, 2006)

	Terre- Neuve-et- Labrador	Île-du- Prince- Édouard	Nouvelle- Écosse	Nouveau- Brunswick	Québec	Ontario	Manitoba	Colombie- Britannique	Canada
Production	tonnes								
Poissons	5 006	10	5 704	35 300	300	4 000	11	63 553	115 800
Mollusques	3 157	18 911	3 213	2 357	915	0	0	9 730	38 283
Aquaculture totale	8 163	18 921	8 917	37 657	1 215	4 000	11	73 283	154 083
% de l'aquaculture totale	5.30	12.28	5.79	24.44	0.79	2.60	0.01	47.56	100
Valeur	milliers de dollars								
Poissons	26 600	1 900	29 551	228 000	1 854	15 500	43	319 307	639 641
Mollusques	6 900	26 900	10 867	2 500	2 170	0	0	17 603	66 940
Aquaculture totale	33 500	28 800	40 418	230 500	4 024	15 500	43	336 910	706 581
% de l'aquaculture totale	4.74	4.08	5.72	32.62	0.57	2.19	0.01	47.68	100

L'élevage demande donc peu d'investissement au niveau des infrastructures et de l'alimentation comparativement aux élevages de poissons (Kaiser, 2001).

Trois grandes stratégies de culture sont utilisées jusqu'à maintenant (Richard et Myrand, 1983): (i) la culture sur le fond où les jeunes moules, qui ont été cueillies sur les gisements naturels, sontensemencées sur des fonds assez fermes pour permettre la fixation des moules (Pays-Bas); (ii) la culture sur bouchot où les moules sont captées et élevées sur des pieux de bois (bouchots) enfoncés dans le sédiment de la zone intertidale ce qui permet de diminuer l'attaque des prédateurs (France); et (iii) la culture en suspension où les moules sont suspendues en dessous d'une structure flottant en surface (Espagne, Chili, Norvège, Nouvelle-Zélande, Danemark, Canada). Au Québec, la faible amplitude des marées, la présence de glace l'hiver et l'abondance des prédateurs benthiques (crabes, homards, étoiles de mer) ont amené les producteurs à privilégier l'élevage en suspension, soit sur des filières flottantes (Îles-de-la-Madeleine) ou des filières de subsurface (Gaspésie et Côte-Nord).

L'élevage en suspension se traduit par un changement d'habitat des moules, celles-ci vivant à l'origine dans des environnements benthiques, et occupant désormais la zone pélagique. Cette technique entraîne donc des modifications du mode de vie de ces bivalves, notamment au niveau des interactions entre les moules et leur ressource alimentaire. Les moules se situent en plein dans la colonne d'eau, ce qui permet l'utilisation maximale des trois dimensions du milieu marin. L'accès à la nourriture étant favorisé, la croissance des moules s'en trouve accentuée, ce qui améliore la productivité du site de culture (Richard et Myrand, 1983 ; Ogilvie et al., 2003).

La culture commerciale de *Mytilus edulis* (Linneaus, 1758) le long des côtes atlantiques du Canada s'est développée rapidement au cours des années quatre-vingts avec une production annuelle de plusieurs milliers de tonnes. Par contre, au Québec, la mytiliculture est une activité relativement nouvelle. Les premières phases expérimentales d'élevage de la moule se sont déroulées dans les années soixante-dix pour atteindre 752 tonnes en 2005 (**Tableau I-5**).

1.3 - INTERACTIONS ENTRE LA MYTILICULTURE ET L'ENVIRONNEMENT

1.3.1 - Interactions entre les bivalves filtreurs et l'environnement

marin : le cas de *Mytilus edulis* (Linneaus, 1758)

En Amérique du Nord, *M. edulis* a une répartition circumpolaire, on la retrouve tant sur la côte est, de l'océan arctique à la Caroline du Nord, que sur la côte Ouest, de la mer de Béring jusqu'au sud de la Californie. Elle peut vivre dans les estuaires peu profonds et légèrement saumâtres jusqu'en haute mer dans des milieux très profonds à forte salinité. Mais elle privilégie les baies et les estuaires qui ont un taux élevé de nutriments en raison du cycle des marées et des apports terrigènes qui favorisent la mise en suspension des particules et le développement du phytoplancton (Dame, 1996).

Les moules se nourrissent de matière en suspension et, comparativement à d'autres mollusques, elles sont les plus efficaces à cette activité (Beninger et al., 1999). Elles se nourrissent en filtrant activement les particules de l'eau qui entrent et qui sortent de la cavité du manteau en passant par les siphons dentelés inhalant et exhalant (**Figure I-4**).

Les cellules planctoniques, vivantes et mortes, constituent la principale source de nourriture, mais d'autres sources de carbone, comme des macrophytes en décomposition, de protozoaires non pigmentés ou des détritiques en suspension peuvent aussi compléter le régime alimentaire (Dame, 1996).

Les sédiments, les particules trop grosses pour être ingérées par la bouche ou celles que la moule rejette sont évacuées par le siphon exhalant sous forme de pseudo-fèces. Les aliments retenus sont acheminés à la bouche par les palpes labiaux puis passent par l'œsophage qui conduit à l'estomac où ils sont digérés. Les résidus de la digestion sont ensuite acheminés par l'intestin jusqu'à l'orifice anal qui débouche dans le siphon exhalant pour être rejeté et constituer les fèces.

Les moules filtrent de 0,5 à 9 litres d'eau de mer par heure selon la salinité, la température, la turbidité de l'eau, mais également selon la quantité et la qualité de la nourriture (Cranford, 2001 ; Riisgard, 2001a, 2001b ; Widdows, 2001). Si une croissance optimale n'est possible que dans un milieu où la nourriture est riche et abondante, il faut savoir que, quelle que soit la concentration des différentes particules nutritives en suspension, les moules ne retiennent que ce qui leur est nécessaire : l'excédent est rejeté sous forme de pseudo-fèces.

Pour répondre à la demande des marchés, il est inévitable que la mytiliculture se développe par l'expansion des surfaces cultivées. La viabilité à long terme de cette industrie repose sur la connaissance des effets des populations de moules sur l'écosystème (Smaal, 1991), ceci pour évaluer quelle est la capacité de support réelle du milieu récepteur.

Tableau I-5 Production de *Mytilus edulis* au Québec et aux Îles de la Madeleine de 2000 à 2005 (B. Myrand, MAPAQ, communication personnelle)

	<i>Mytilus edulis</i>	
	Québec	IDM
	tonnes	
2000	339	135
2001	493	161
2002	377	241
2003	499	347
2004	495	230
2005	752	280

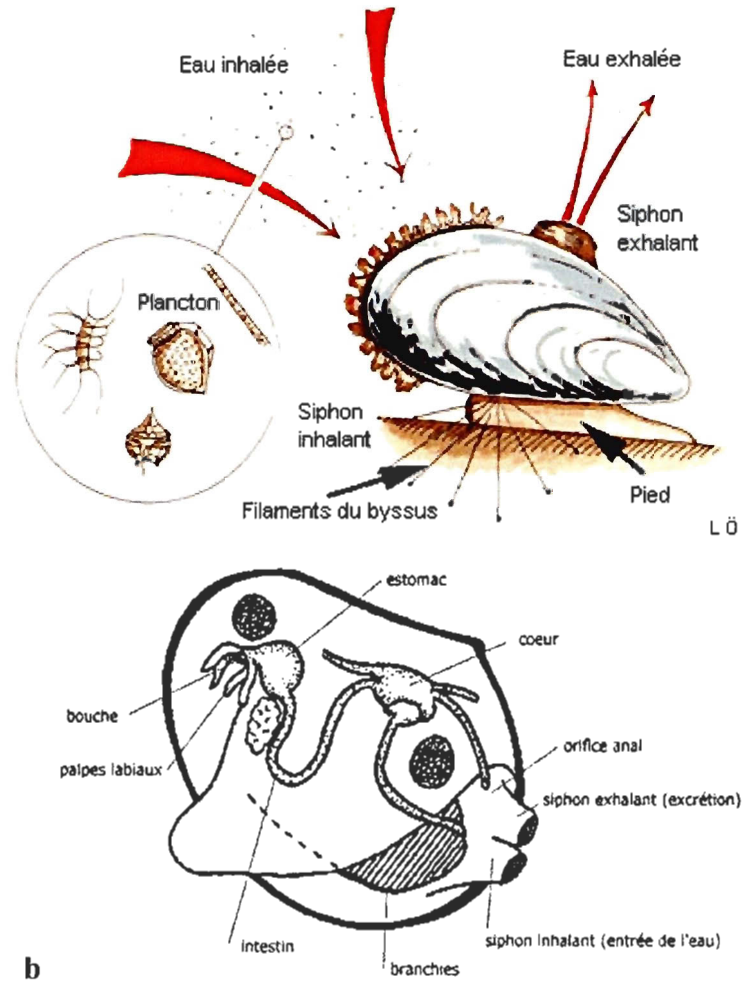


Figure I-2 Schéma du moule (a) pendant qu'elle se nourrit (source : www.glf.dfo-mpo.gc.ca); (b) appareil digestif (source : BIODIDAC)

Tableau I-6 Effets potentiels des moules d'élevage sur le milieu récepteur

Effets potentiels positifs	Effets potentiels négatifs
<ul style="list-style-type: none"> • Stimulation de la croissance des algues par l'excrétion de produits azotés (Sornin et al., 1990 ; Yamamuro et Koike, 1993 ; Arzul et al., 2001 ; Ogilvie et al., 2000 et 2003) • Augmentation de la production primaire (Prins et al., 1998) • Fixation de carbone (CO₂) dans leurs coquilles (réduction de l'effet de serre) (Gazeau et al., 2007) • Les larves de moules servent de nourriture pour des planctonophages (Lehane et Davenport, 2004) • Augmentation de la surface disponible pour les invertébrés sessiles (récifs artificiels) (Tenore et Gonzalez, 1976) • Chute de moules favorise l'alimentation des crustacés benthiques (crabes, homards) (Kaiser, 2001) • Augmentation de la productivité secondaire des macroinvertébrés benthiques (McKindsey et al., 2006) 	<ul style="list-style-type: none"> • Réduction de la concentration d'oxygène dans le milieu (Dame, 1993) • Ralentissement des courants peut provoquer sédimentation accrue (Kaiser, 2001) • Fèces et pseudofèces modifient la composition des sédiments (Kaiser, 2001) • Fèces et pseudofèces peuvent provoquer une concentration locale des kystes d'algues toxiques dans les sédiments (Asmus et Asmus, 1993) • Déplétion locale des algues planctoniques (Prins et al., 1998 ; Asmus et Asmus, 1991 ; Cloern, 1982 ; Officer et al., 1982) • Diminution potentielle du rendement en chair (Landry, 2002) lorsque la capacité de support est dépassée

La capacité de support peut se définir comme la production maximale de moules pouvant être soutenue par un apport naturel de nourriture par le milieu ambiant sans pour autant que cette production affecte les rendements futurs et l'intégrité de l'écosystème (Incze et al., 1981 ; Carver et Mallet, 1990 ; Dame et Prins, 1998).

Le Tableau I-6 regroupe les effets documentés, positifs et négatifs de la culture intensive de moules sur l'environnement marin.

1.3.2 - Interaction entre la culture des moules en suspension et les communautés microplanctoniques

M. edulis est un bivalve suspensivore sessile qui filtre l'eau pour prélever des particules de matière organique. Le volume d'eau qu'une moule doit filtrer pour se nourrir est important (Dame, 1996). Ainsi, il a été démontré expérimentalement qu'une moule d'une taille comprise entre 50 et 70 mm pouvait filtrer jusqu'à 70 litres d'eau de mer par jour (Davenport et al., 2000).

Ainsi, pour le phytoplancton, l'abondance et la composition des espèces déjà dépendantes des éléments nutritifs et de la lumière (« bottom up control »), doit faire face au broutage des moules, celui-ci s'ajoutant à la prédation du micro- et du mésozooplancton (« top down control ») (Bastviken et al., 1998). De nombreuses études ont été réalisées sur la filtration des moules en présence de phytoplancton, car on considère généralement qu'il joue un rôle prédominant dans l'alimentation des bivalves (Asmus et Asmus, 1993). L'impact de la filtration des moules d'élevage sur le réseau planctonique diffère selon les études. En

analysant des concentrations de chlorophylle *a*, Ogilvie et al. (2000) et Dame (1996) ont montré que les moules peuvent réduire la biomasse du phytoplancton, qui est moindre à l'intérieur des fermes d'élevage. Ceci n'est toutefois pas observé dans tous les cas. Ainsi Murdoch et Oliver (1995) n'observent pas cette réduction de chlorophylle *a* dans les zones de culture de Nouvelle Zélande contrairement à Ogilvie et al. (2000). Cela peut s'expliquer par la distance entre la zone de prélèvement des échantillons d'eau et les moules, ainsi que par la différence de densité des moules par unité de volume d'eau sur la ferme ou par des différences dans la vitesse de renouvellement de l'eau au site d'élevage. Puisque les expériences qui montrent une diminution ont été faites à proximité des moules (environ 10 cm), la réduction du phytoplancton semble être un effet local, circonscrit à l'espace occupé par les structures d'élevage (Ogilvie et al., 2000).

Il est également intéressant de voir que chez *M. edulis*, les taux d'ingestion, de filtration et de croissance diffèrent d'une part selon l'état du milieu (température, courant, pollution), et d'autre part selon le type de phytoplancton qui domine dans le seston (Dame, 1993). Il semble que la taille et la forme des cellules phytoplanctoniques jouent un rôle important, la rétention des particules étant maximum à partir de 4 μm (Winter, 1978). Les moules peuvent également retenir des particules de taille inférieure à 1 μm avec une efficacité de rétention de 20-30% (Gosling, 1992),

La composition chimique des algues semble également influencer leur filtration par les moules (Ward et Targett, 1989 ; Soudant et al., 1996 ; Pernet et al., 2003). Par exemple, en réponse à l'exposition expérimentale à des algues toxiques, la croissance mais aussi le taux de filtration des moules diminuent (Shumway, 1990). Rouillon et Navarro (2003) ont aussi

mis en évidence une utilisation différente de deux espèces phytoplanctoniques, *M. edulis* sélectionnant les cellules de la diatomée *Phaeodactylum tricorutum* de préférence au flagellé *Tetraselmis suecica*.

Les microalgues benthiques peuvent également intervenir dans la nutrition des moules car certaines espèces n'adhèrent pas au sédiment et peuvent ainsi être remises en suspension (Asmus et Asmus, 1993).

Dans les environnements marins, le phytoplancton constitue le producteur primaire dominant (Kreeger et Newell, 1996). Par conséquent, la majorité des recherches effectuées sur la nutrition des bivalves filtreurs se sont intéressées uniquement à la disponibilité de la biomasse phytoplanctonique. Cependant, des études récentes montrent que d'autres particules organiques du seston telles que les micro-hétérotrophes, peuvent représenter une source potentielle non négligeable de nourriture pour les bivalves. Par exemple, Dupuy et al. (2000 a) ont mis en évidence des concentrations en chlorophylle *a* très faibles dans la lagune de Thau, alors que c'est une zone importante d'élevage d'huîtres. Cela suppose donc que ces bivalves puisent leurs ressources énergétiques à partir d'autres cellules organiques que le phytoplancton.

Dans les écosystèmes côtiers, les communautés microbiennes jouent un rôle important dans les chaînes alimentaires marines (Pomeroy, 1974 et section 1.1). Si le rôle du phytoplancton pour la nutrition des moules est bien documenté, celui du plancton hétérotrophe l'est beaucoup moins. Certains travaux ont clairement démontré que les bivalves ne sont pas seulement herbivores mais également omnivores. Bactéries, protistes, et microzooplancton, tel que les flagellés hétérotrophes et les ciliés, peuvent être ingérés et

assimilés chez différentes espèces de bivalves (**Figure I-9**) : *M. edulis*, *Geukensia demissa* (Kreeger et Newell, 1996 ; 2001) et *Crassostrea gigas* (Le Gall et al., 1997). De plus, des études réalisées avec *Dreissena polymorpha* (Pace et al., 1998 ; Wong et al., 2003), ont démontré l'assimilation de micro- et de mésozooplancton par ce bivalve permettant ainsi la mesure quantitative d'un lien trophique entre les mollusques bivalves et ces communautés zooplanctoniques. L'assimilation du mésozooplancton par *M. edulis* a aussi été mise en évidence par les expériences de Davenport et al. (2000), avec ingestion de larves de mollusques et de crustacés de taille inférieure à 3-6 mm. Ces résultats ont été confirmés par des études réalisées directement dans les sites de mytiliculture (Lehane et Davenport, 2006 ; Alfaro, 2006). Par ailleurs, les expériences menées par Kreeger et Newell (1996), montrent que les bactéries ne représentent qu'une faible part des cellules ingérées (19%) par *M. edulis*. Cela s'explique par la petite taille des bactéries ($< 1 \mu\text{m}$), trop petites pour être retenues efficacement par les branchies des moules lorsque les bactéries sont isolées. Cependant, lorsque les bactéries sont regroupées en agrégats comme par exemple dans les estuaires eutrophiques où l'abondance bactérienne peut excéder $1.10^7 \text{ cellules.mL}^{-1}$, cette observation peut être contredite (Crosby et al., 1990).

Les flagellés hétérotrophes constituent dans certains cas plus de la moitié du nombre de cellules ingérées par des moules (58% dans l'étude de Kreeger et Newell, 1996), soulignant leur rôle potentiellement important mais souvent négligé dans les travaux qui n'examinent que le phytoplancton comme source de nourriture.

1.3.3 - Les flux biogéochimiques entre les moules d'élevage et le benthos

Les bivalves filtreurs regroupés en grand nombre, notamment en élevage en suspension, jouent un rôle majeur dans le transfert de matériel particulaire de la colonne d'eau vers le benthos (Dame, 1993). Tout d'abord, les filières de moules peuvent ralentir des courants provoquant ainsi une sédimentation accrue au niveau du site d'élevage (Kaiser, 2001). De plus, par leur activité de filtration, elles agissent directement sur le réseau trophique microplanctonique pélagique. Une fois qu'elles ont sélectionné la nourriture, elles rejettent les déchets sous forme de fèces et pseudo-fèces, qui forment des biodépôts qui sédimentent.

Une étude de Kautsky et Evans (1987) menée dans un écosystème côtier dans la mer Baltique, conclut que les moules augmentent la quantité de matériel sédimentaire. Par l'utilisation de pièges à sédimentation, ils ont mis en évidence l'impact des moules dans la sédimentation des petites particules à fort contenu organique, qui en absence de moules, resteraient en suspension dans la colonne d'eau. Ils ont donc déduit que les moules jouaient un rôle important dans le couplage benthos-pélagos au sein de leur écosystème côtier, augmentant également la biodéposition de 10% (Kautsky et Evans, 1987). La biodéposition des déchets rejetés par les moules change la composition des sédiments benthiques en les enrichissant, ce qui provoque le développement d'organismes adaptés à ce type de milieu. Dans certains milieux, la majorité des biodépôts sont re-suspendus et certains sont re-filtrés.

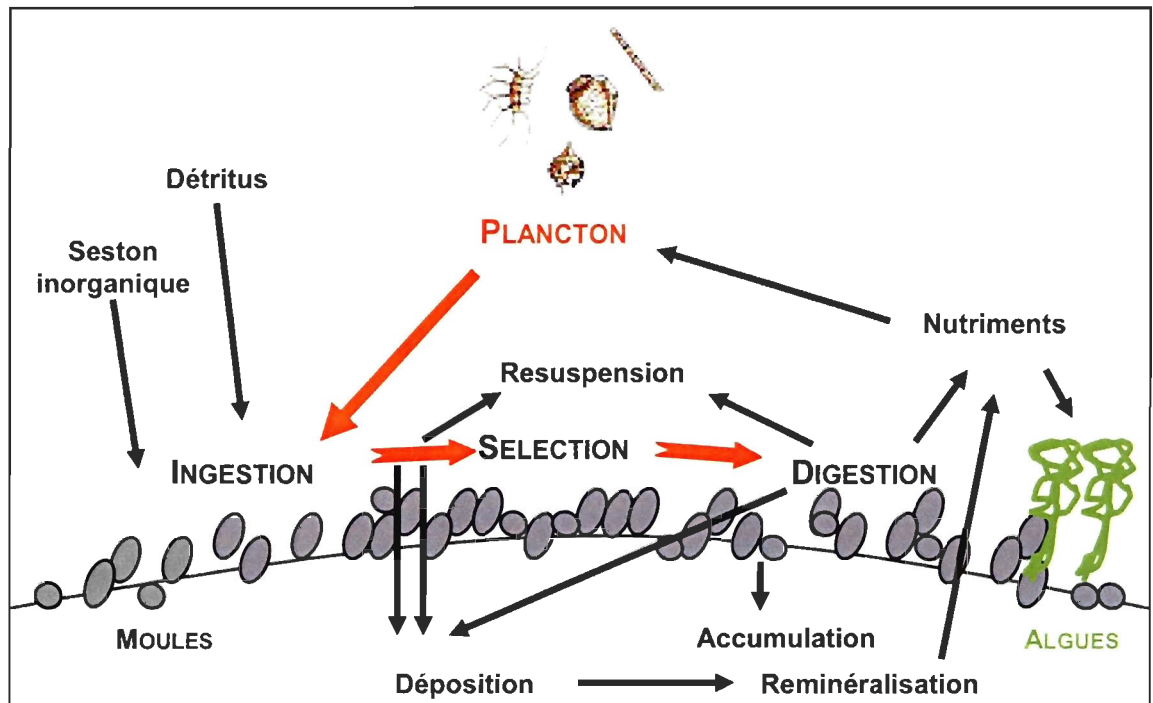


Figure I-3 Schéma simplifié montrant les interactions entre un lit de moules, le seston inorganique, les débris (flèches noires) et le plancton (flèches oranges) ainsi que les processus biotiques impliqués (d'après Asmus et Asmus, 1993)

Lorsque les bivalves forment des lits denses, leurs biodépôts entraînent à long terme des changements géomorphologiques des écosystèmes côtiers (Dame, 1993 ; Chamberlain et al., 2001).

De plus, entre le sédiment et la colonne d'eau, il existe une régulation des flux de matière au niveau de l'interface sédiment-eau et les moules jouent un rôle majeur dans ce phénomène. En effet, les moules consomment le plancton de la colonne d'eau et rejettent des éléments nutritifs dissous (ammonium, phosphates) provenant de leurs excréments, ces éléments pouvant être ensuite utilisés par le phytoplancton (Dame, 1993). Les biodépôts accumulés influencent également les processus de régénération des nutriments qui ont lieu dans le sédiment en dessous du lit de moules (Dame, 1993) (**Figure I-5**).

1.4 - IMPACTS DE LA MYTILICULTURE SUR LES COMMUNAUTES MICROPLANCTONIQUES DANS LA LAGUNE DE GRANDE-ENTREE AUX ÎLES DE LA MADELEINE

1.4.1 - Les lagunes des Îles de la Madeleine : état des lieux

L'archipel des Îles de la Madeleine est localisé sur le Plateau Madelinien dans la région Sud/Sud-Ouest du Golfe du Saint Laurent ($61^{\circ}13'$ - $62^{\circ}13'$ Ouest/ $47^{\circ}12'$ - $47^{\circ}51'$ Nord). Six îles de l'archipel se trouvent reliées entre elles par des flèches sableuses et constituent une unité allongée d'approximativement 70 kilomètres de longueur orientée en direction Sud-Ouest/Nord-Est (Navarro, 1991) (**Figure I-6**). Des bassins d'eau sont encerclés par ces cordons dunaires, formant des lagunes. Les lagunes côtières sont définies comme des corps d'eau intérieurs, reliées à l'océan par une ou plusieurs ouvertures restreintes, aux profondeurs qui excèdent rarement quelques mètres et caractérisées par des phénomènes écologiques et physiques particuliers qui les distinguent des autres écosystèmes marins (Gilabert, 2001).

Le milieu lagunaire des Îles-de-la-Madeleine se distingue par trois bassins principaux : la lagune de Havre aux Basques (HAB), la lagune de Havre aux Maisons (HAM) et la lagune de la Grande-Entrée (GE), lieu de notre étude. La lagune de GE, située au nord-est de l'archipel des Îles de la Madeleine, a une longueur de 25 km pour une superficie d'environ 58 km² et un volume d'eau d'environ 0,173 km³ à la mer la plus basse (Koutitonsky et al., 2002) (**Figure I-7**). La profondeur moyenne est d'environ 3 mètres, mais la lagune est caractérisée, d'après les relevés bathymétriques, par deux zones bien distinctes : (i) la première est un bassin de 5 à 6 mètres de profondeur située à l'est du

chenal de navigation où se situe la majorité des sites mytilicoles; (ii) la seconde zone est constituée de hauts-fonds d'environ 1,5 à 3 mètres de profondeur et se situe à l'ouest du chenal de navigation (Mayzaud et al., 1992).

Cette lagune effectue des échanges d'eau avec le Golfe du St Laurent principalement par la passe de Grande-Entrée et avec la lagune de Havre aux Maisons (Koutitonsky et al., 2002) (**Figure I-7**).

Une exploitation à grande échelle visant à mettre en place une base industrielle de production commerciale de *Mytilus edulis* (majoritaire à plus de 97 % aux Îles par rapport à *M. trossulus* : Tremblay et al., 1998a) a débuté aux Îles de la Madeleine en 1984. Pour ce faire, des études de milieu (caractéristiques physiques, chimiques et biologiques) ont été menées dans les années soixante-dix au niveau des lagunes de HAM et de GE et des essais d'élevage ont également été réalisés.

Ainsi pour la lagune de GE, les études les plus récentes ont permis d'établir un portrait aussi bien sur les plans de l'hydrodynamisme que de la chimie ou de la biologie.

Hydrodynamisme de la lagune de Grande-Entrée

Les eaux du Golfe du Saint-Laurent se propagent dans la lagune de GE par le chenal de navigation et bifurquent rapidement vers l'ouest, dans la direction du pont du Déroit vers la lagune de HAM. D'après Koutitonsky et al. (2002), les marées de la lagune sont principalement semi diurnes (type M2). La lagune possède une embouchure suffisamment ouverte pour ne provoquer qu'un faible changement d'amplitude des marées entre l'extérieur et l'intérieur.

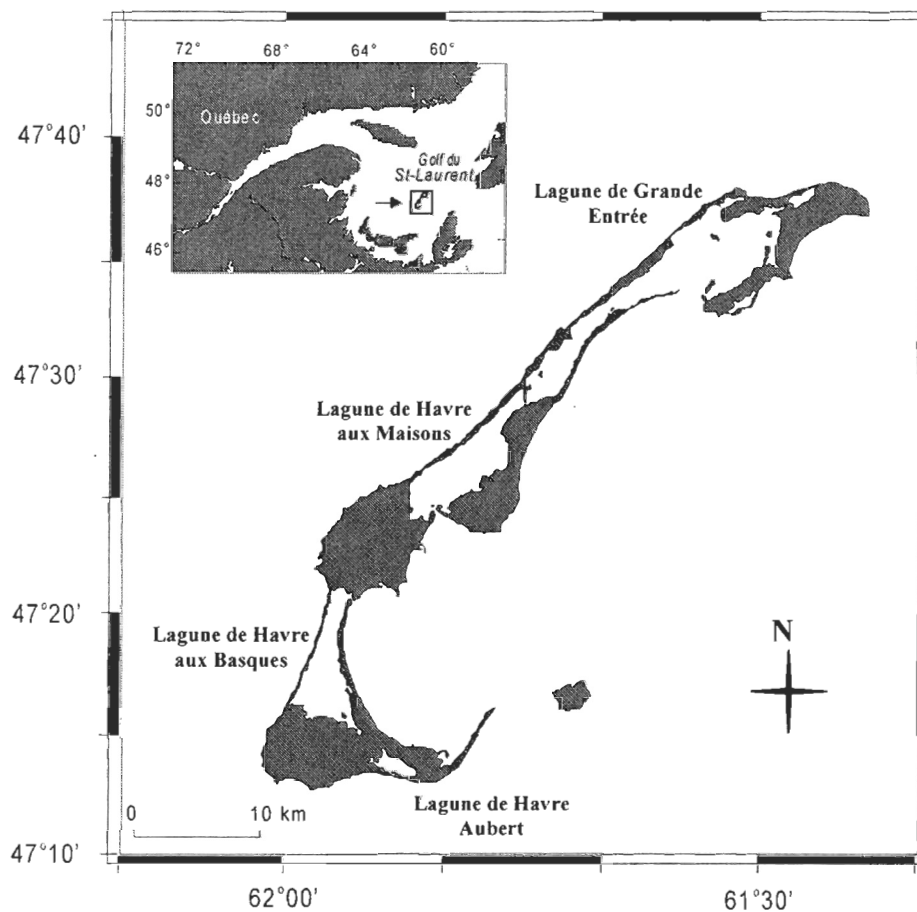


Figure I-6 Localisation des Îles-de-la-Madeleine dans le Golfe du Saint-Laurent. Elles sont caractérisées par 3 lagunes principales : Lagune de Grande-Entrée (LGE) ; Lagune de Havre aux Maisons (HAM) ; et Lagune de Havre aux Basques (HAB)

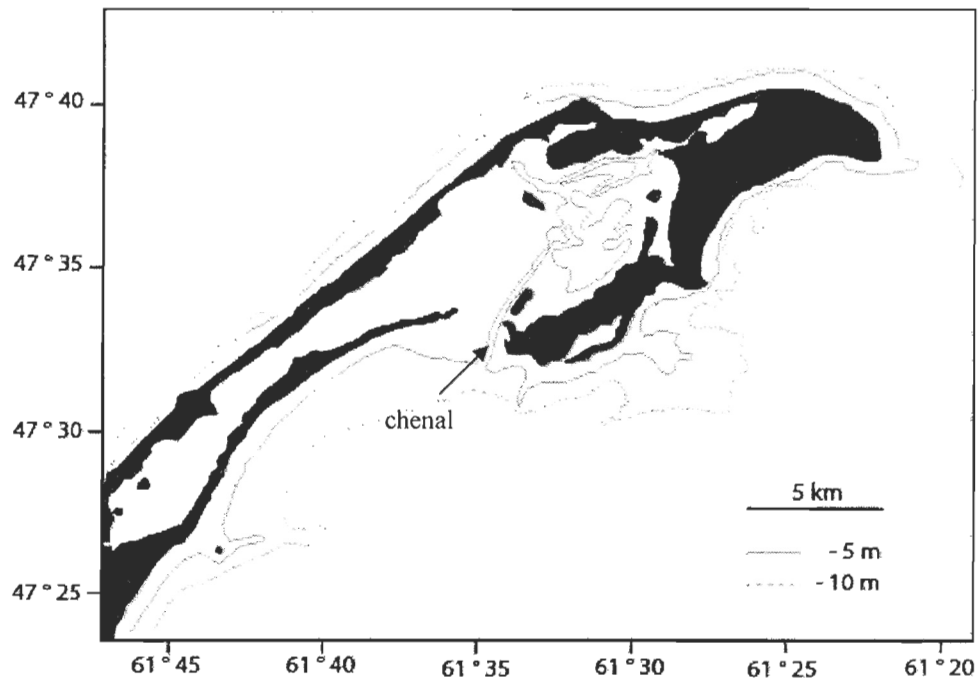


Figure I-7 Lagune de Grande-Entrée aux Îles de la Madeleine

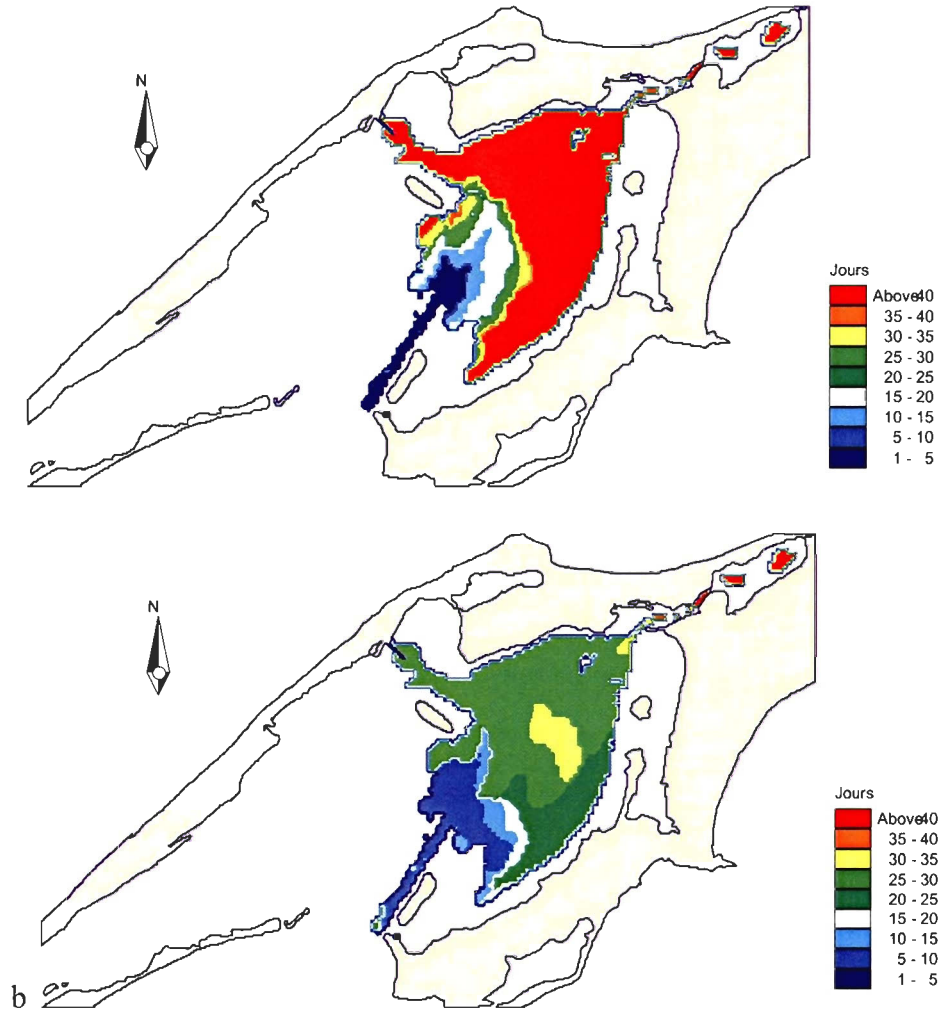


Figure I-4 Distribution spatiale du temps de renouvellement local des eaux dans la couche intermédiaire 3.5 - 4.5 m de la lagune de Grande-Entrée pour la période du 24 mai 2001 au 9 juillet 2001, sous l'effet de : (a) les marées observées et (b) les marées et les vents observés (source : Koutitonsky et Tita, 2006).

La présence quasi-permanente de vent joue un rôle prépondérant dans le temps de renouvellement des eaux de la lagune. En effet, une étude de Koutitonsky et Tita (2006) a mis en évidence que ce temps de renouvellement estimé à environ 40 jours en considérant uniquement les marées, diminue à une vingtaine de jours lorsqu'on inclut l'effet des vents (**Figure I-8**). Bien sûr, cette distribution spatiale des eaux varie en fonction des saisons et des années selon les systèmes météorologiques en place.

Caractéristiques physico-chimiques de la lagune de Grande-Entrée

Les études menées du printemps à l'automne 1988 sur la composition physico-chimique des eaux de la lagune (Souchu et al., 1991) montrent l'absence de stratification et une bonne oxygénation du milieu. En absence de rivières, les pluies constituent la source principale de nitrates du printemps à l'automne (Souchu et Mayzaud, 1991). L'azote inorganique dissous est quasi absent et les phosphates comme les sels du silicium sont faibles (De Sève et Dunbar, 1991). Par contre, l'azote et le phosphore organiques dissous se distinguent par des concentrations élevées. De plus, aucun enrichissement significatif en sels nutritifs provenant du golfe ou de sources telluriques ou anthropiques (lessivage des sols et rejets domestiques) n'a été observé lors de cette étude. Le système lagunaire des Îles est donc peu fertilisé et il présente des caractéristiques de type oligotrophe. L'essentiel des apports en sels nutritifs semble reposer sur le recyclage, et pour l'azote et le phosphore sur la reminéralisation bactérienne dans le sédiment et l'excrétion par les hétérotrophes.

Caractéristiques biologiques de la lagune de Grande-Entrée

Colonne d'eau - Pour ce qui est de la composition floristique, les études de Roy et al. (1991) dans la lagune à l'été 1987, montrent une nette prédominance des algues de taille inférieure à 10 μm , c'est à dire du nanoplancton et une augmentation de la diversité spécifique au cours de l'été. Il n'y a pas d'évidence de déficience nutritive chez le phytoplancton, malgré l'absence virtuelle d'azote minéral dissous tout au long de l'été, ce qui suggère un rôle actif de la reminéralisation et l'utilisation immédiate des nutriments régénérés, caractéristique généralement rencontrée dans les systèmes dominés par des réseaux microbiens.

Les observations de Roy et al. (1991) ne permettent pas de conclure à un effet marqué de la ferme de moules sur la lagune car les valeurs en chlorophylle et en activité photosynthétique recueillies en 1987 sont comparables entre un site situé dans la ferme mytilicole et un site de contrôle adjacent. Ces valeurs sont également semblables à celles récoltées en 1975 avant l'établissement de la mytiliculture commerciale (Auclair, 1977).

Peu d'études ont été effectuées en hiver à cause de la présence d'un couvert de glace, cependant De Sève et Dunbar (1991) ont mis en évidence la présence d'algues de glace, principalement des diatomées ($12.9 \text{ mg Chl } a \text{ m}^{-3}$), ce qui se traduit par une forte augmentation des concentrations de chlorophylle (jusqu'à $8 \text{ mg Chl } a \text{ m}^{-3}$) à la fonte des glaces dans la colonne d'eau au début mars (G. Tita, observations non publiées).

Benthos – Des données historiques ont mis en évidence que la zone profonde de la lagune, là où se situe la ferme mytilicole était un milieu naturellement riche (Callier et al.,

sous presse). Cependant la ferme contribue certainement à l'enrichissement organique local. Des études récentes ont permis de mettre en évidence une augmentation significative du taux de sédimentation dans la ferme mytilicole : $11 \text{ mg m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ de matière organique dans la ferme contre $5 \text{ mg m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ à l'extérieur (Callier et al., 2006). De plus, des changements significatifs dans les communautés benthiques entre l'extérieur et l'intérieur de la ferme ont été mis en évidence mais aussi dans la ferme selon l'âge des moules cultivées. Ainsi, le benthos sous les filières de moules de un an, où les apports organiques sont plus modérés, est caractérisé par une très forte abondance de déposivores tels que *Polydora ciliata*, *Pectinaria granulata* et des juvéniles *Nereis* sp., alors que pour les filières dont les moules sont plus âgées, l'apport en matière organique est maximal et on retrouve des espèces caractéristiques d'un milieu anoxique tel que *Capitella capitata* ou *Macoma calcera* (Callier et al., sous presse).

Flux biogéochimiques – L'étude de l'influence de la mytiliculture sur les flux biogéochimiques benthiques a mis en évidence le rôle des moules de deux ans et de leurs biodépôts dans l'augmentation des concentrations d'acide silicique, d'ammonium, de phosphate et de nitrate dans la colonne d'eau, contrairement aux moules de un an (Richard et al., 2006). De plus, les filières de moules entraînent également des variations des concentrations en oxygène et en sels nutritifs des eaux adjacentes (quelques centimètres). Les filières agissent comme une source de nutriments et un puits à oxygène : les moules consomment l'oxygène et libèrent majoritairement de l'ammonium (Richard et al., 2007).

Technique et cycle d'élevage de la moule bleue aux Îles de la Madeleine

La méthode d'élevage des Îles de la Madeleine est basée sur une technique importée de Nouvelle Zélande et qui consiste à attacher à chaque ligne flottante un seul boudin, très long (200 mètres) au lieu d'y suspendre une centaine de boudins plus courts. Le boudin continu, qui est attaché à intervalles réguliers à la filière flottante, forme une série d'anses horizontales. Cette technique présente l'avantage d'être mécanisée, ce qui rend les opérations plus rapides et demande moins de personnel que l'élevage en boudins discontinus conventionnels. Le boudin néo-zélandais est recouvert d'un filet de coton biodégradable qui se dégrade en quelques semaines, les moules restant accrochées par le byssus à un câble de polypropylène placé au centre du boudin (**Figure I-9**).

Aux Îles de la Madeleine, la ponte des moules débute fin mai ou début juin lorsque la température de l'eau atteint 10-12°C. On observe entre juin et octobre une à trois périodes selon les années où l'activité reproductrice atteint une plus grande intensité, soient les mois de juin, juillet et septembre. Ceci est révélé par les variations saisonnières des rendements en chair, de la maturité des adultes et par l'abondance saisonnière des jeunes larves (Poirier et Myrand, 1982). Quelques heures après la fécondation apparaît une larve mobile et herbivore. La coquille se forme, le tube digestif devient fonctionnel, cette larve véligère mesure alors 90 µm. Pendant sa phase planctonique, la larve de moule se maintient près de la surface. A la taille de 250 µm et après la formation du pied, elle cherche un support pour se fixer et se métamorphoser en jeune moule (post-larve ou naissain).

Le captage de naissain de moules sauvages s'effectue au cours de l'été dans le bassin de Havre Aubert sur des substrats artificiels appelés collecteurs (câbles de polypropylène), suspendus dans la colonne d'eau. Au cours de l'automne (i.e. octobre), lorsqu'il atteint une taille de 20-25 mm, le naissain de moules est récolté et transféré dans les lagunes de grossissement (GE et HAM) où il est placé dans des boudins continus, suspendus à des lignes flottantes ancrées dans le sédiment (**Figure I-9**). Les moules restent suspendues jusqu'à ce qu'elles atteignent leur taille commerciale, soit 50 mm. Le cycle complet de grossissement des moules aux Îles est de 18 à 24 mois (Grant et al., 1993). Pour des raisons pratiques, les mytiliculteurs séparent les filières de moules de 1 an (0+) et les filières de moules de 2 ans (1+) dans deux zones distinctes de la ferme (**Tableau I-7**). La production de moules dans la LGE était de 180 tonnes sur 2,5 km² dans la lagune de Grande-Entrée (2003, C. Eloquin, producteur, com. pers.) et de 160 tonnes dans la lagune de Havre-aux-Maisons (2004) pour une surface de 1,25 km² (A. Huet et M. Fournier, producteurs, com. pers.).

Depuis plusieurs années, de nombreux épisodes de mortalité massive de moules (Poirier et Myrand, 1982 ; Tremblay et al., 1998b) associés à la chute de ces dernières sur le fond, sont observés dans le courant du mois d'août aux Îles de la Madeleine. Ces épisodes de mortalité massives seraient liés aux conditions défavorables de l'environnement (température élevée de l'eau, faible disponibilité en nourriture) ainsi qu'au stress physiologique des moules (épuisement post-ponte ; Tremblay et al., 1998b). Cette tendance contraint donc les producteurs à récolter l'essentiel de leur production avant cette période.

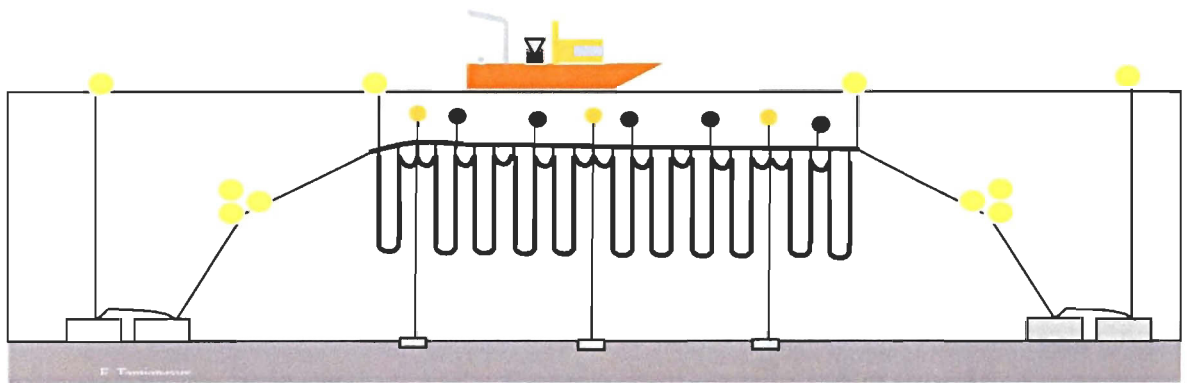


Figure I-5 Schéma d'une filière flottante

Tableau I-7 Caractéristiques de la culture de moules dans la lagune de Grande-Entrée

Caractéristiques	
• Surface de la ferme	2,5 km ²
• Nombre de filières de moules de 1 an	159
• Nombre de filières de moules de 2 ans	159
• Longueur d'une filière (m)	100 m
• Longueur utile d'une filière (m)	91 m
• Longueur de boudin par filière (m/filière)	1,64 m / m de filière
• Espacement des filières (m)	20 m
• Densité initiale de boudinage (nbr ind/pied)	125 moules / pied
• Taille initiale des moules à la mise en boudin	20 à 25 mm
• Densité finale dans les boudins à la récolte	
1 an	200 moules / pied soit 38 160 000 / 159 filières
2 ans	100 moules / pied soit 19 080 000 / 159 filières
• Taille finale des moules à la récolte	50 mm
• Rendement en chair à la récolte	26-30 % (décembre - mai)
• Poids sec chair / poids vif chair (%)	20 %
• Poids frais moyen en chair à la récolte (g/moule)	10,3 ± 2,0 (mi-décembre) 12,9 ± 2,5 (début juin)
• % de moules commerciales à la récolte	50 %
• Production annuelle de la ferme (2003)	180 tonnes de moules de 50 mm

1.4.2 - Objectifs et hypothèses de recherche

Le cadre d'étude de ce doctorat est un programme de recherche sur la capacité de support de la lagune de GE pour la mytiliculture sous la responsabilité du professeur V.G. Koutitonsky (ISMER). Ce programme, mis en place en 2002, visait à étudier les effets de la mytiliculture sur l'écosystème de la lagune de GE et à modéliser ces effets au moyen d'un modèle numérique couplant les effets de l'hydrodynamisme, la dynamique planctonique et la croissance des moules cultivées. Ce modèle pourrait ultimement fournir un estimé de la capacité de support de cette lagune pour la mytiliculture. Deux thèses de doctorat étaient associées à ce programme : la première, qui fait l'objet du présent document, portait sur l'influence de la mytiliculture sur l'environnement planctonique de la lagune de GE, et la seconde portait sur les aspects de modélisation numérique. L'objectif principal de ce doctorat est donc de déterminer **l'impact de la mytiliculture sur les communautés planctoniques de la lagune de Grande-Entrée**. Pour ce faire, nous avons entrepris au cours de ce doctorat de :

- (i) **documenter la composition, l'abondance et la dynamique saisonnière estivale et automnale des communautés planctoniques (phytoplancton, microphytobenthos, protistes hétérotrophes et microzooplancton) dans la lagune de Grande-Entrée,**
- (ii) **déterminer en mésocosme quelle est l'influence de l'activité d'alimentation des moules sur les communautés planctoniques et**

- (iii) **déterminer l'impact *in situ* de la ferme aquacole sur les communautés planctoniques de la lagune de Grande-Entrée en étudiant les facteurs de contrôle des populations planctoniques locales dans la lagune de Grande-Entrée, incluant l'effet des moules cultivées en suspension.**

Pour répondre à ces objectifs, différentes hypothèses de recherche ont été testées. Dans le cas de la composition planctonique de la lagune de GE, les travaux de la fin des années quatre-vingt suggéraient la présence de réseaux microbiens dans cet environnement. Ceci a mené à l'élaboration de notre première hypothèse de recherche :

Hypothèse 1 : les communautés planctoniques hétérotrophes représentent une part importante de la biomasse planctonique dans la lagune de Grande-Entrée.

Un point important ici est de savoir si la mesure du plancton autotrophe à travers un indice comme la chlorophylle *a* est un bon indicateur de la biomasse planctonique (autotrophe + hétérotrophe) dans le milieu considéré et de comparer les caractéristiques de la lagune de GE avec celles des eaux du Golfe et de d'autres lagunes.

Les travaux antérieurs (Roy et al., 1991) n'ont pas montré de différences significatives entre les concentrations de chlorophylle *a* du site mytilicole et de la zone contrôle, ne permettant pas alors de mettre en évidence une influence de la mytiliculture sur les communautés phytoplanctoniques. Plusieurs suggestions peuvent expliquer cette absence d'impacts : (i) soit la quantité de moules est trop faible pour affecter le milieu, (ii) soit les moules ne se nourrissent pas uniquement de phytoplancton, et l'analyse des pigments chlorophylliens n'est pas suffisante pour mettre en évidence un impact éventuel,

(iii) soit les conditions hydrodynamiques de la lagune favorisent le mélange et l'homogénéisation de la matière en suspension dans l'ensemble de la lagune empêchant de mettre en évidence une déplétion locale limitée au site mytilicole. Notre seconde hypothèse portait sur l'influence des moules sur leur environnement planctonique sans l'interférence du mélange physique :

Hypothèse 2 : en l'absence du mélange physique relié aux conditions hydrodynamiques naturelles, la présence de moules sur des boudins suspendus cause une réduction significative des communautés planctoniques : les cellules de plus grande taille étant prélevées en plus grand nombre par l'activité nutritionnelle des moules que les cellules de petite taille.

Afin de tester ceci, une approche expérimentale utilisant des mésocosmes a été réalisée, visant à déterminer l'évolution des communautés planctoniques en présence de moules mais sans l'interférence du mélange physique. Un intérêt important ici est de mettre en évidence l'impact de la filtration des moules en déterminant s'il existe une déplétion sélective des espèces planctoniques et de déterminer si l'impact est le même sur le plancton autotrophe et hétérotrophe.

Les travaux antérieurs mentionnés plus haut ont été effectués il y a 20 ans, et la production mytilicole a augmenté significativement ($\sim \times 10$) depuis ce temps dans la lagune de GE. Nous voulions donc vérifier si la présence de la ferme mytilicole entraînait présentement une réduction *in situ* du plancton autotrophe ou hétérotrophe dans l'eau de la lagune à proximité de la ferme.

Hypothèse 3 : il existe une différence dans la composition et l'abondance des communautés planctoniques entre la zone mytilicole et un site contrôle adjacent dans la lagune de GE.

L'intérêt majeur ici est de vérifier s'il existe présentement un effet significatif de la présence de la ferme mytilicole sur les communautés planctoniques, tant autotrophes qu'hétérotrophes. L'influence relative d'autres facteurs de contrôle des populations planctoniques, telle que le broutage par le microzooplancton, est également considérée.

Chacun de ces objectifs et hypothèses de recherche correspond à un chapitre de cette thèse, où la méthodologie employée, les résultats obtenus ainsi que les éléments de discussion sont présentés sous forme d'articles scientifiques rédigés en anglais. Le premier chapitre a été publié dans le numéro 151 du mois de mars 2007 du journal *Marine Biology*. Le deuxième chapitre sera soumis très prochainement au *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. Le troisième chapitre a été soumis au mois de juillet 2007 au journal *Aquaculture*.

CHAPITRE 1

Importance of heterotrophic planktonic communities in a mussel culture environment: the Grande Entrée Lagoon, Magdalen Islands (Québec, Canada)

Aurore Trottet, Suzanne Roy, Eric Tamigneaux and Connie Lovejoy

Publié en 2007 dans la revue *Marine Biology* 151 : 377-392

RESUME

La culture de moule dans les environnements côtiers repose sur la disponibilité de la nourriture, celle-ci devant être en qualité et en quantité suffisantes. Pour déterminer cette disponibilité et pour examiner les impacts que la mytiliculture peut avoir sur l'environnement, il est important d'avoir de bonnes connaissances sur les communautés planctoniques présentes dans les zones de culture. Le phytoplancton est considéré habituellement comme principale source de nourriture dans le régime alimentaire des moules dans plusieurs sites aquacoles. Ici nous montrons que la lagune de Grande-Entrée (Îles de la Madeleine, Golfe du St Laurent, Canada), où la culture commerciale de moule existe depuis les années 1980, diffère de ce modèle. Les protistes hétérotrophes dominent pour la majeure partie de la saison d'été-début d'automne (sauf lors des courts pics de diatomées), avec une biomasse moyenne élevée de 160 mgC.m^{-3} . L'abondance des cellules phytoplanctoniques de petite taille (notamment les algues vertes), les faibles concentrations en sels nutritifs (par exemple $0.3 \mu\text{M NO}_3^-$ en moyenne) et la biomasse élevée des protistes hétérotrophes (la plupart du temps des ciliés et des tintinnides) soulignent l'importance du réseau microbien dans cet environnement marin peu profond. La culture soutenue des moules en suspension dans la lagune suggère que ces protistes hétérotrophes pourraient être une source importante de nourriture pour les moules, complétant ainsi la faible quantité de phytoplancton.

ABSTRACT

Mussel culture in coastal environments relies on the availability of food of sufficient quality and quantity. Both to determine this availability and to examine impacts that this aquaculture practice may have on the environment, it is important to have good knowledge of the type of plankton communities present in aquaculture sites. It is usually thought that phytoplankton make up the bulk of mussel diet in many of these sites. Here we show that the Grande-Entrée lagoon (Magdalen Islands, Gulf of St. Lawrence, Canada), where commercial mussel culture has been on-going since 1980, differs from this pattern. Heterotrophic protists dominate for most of the summer-early fall season (apart from short diatom bursts), with a high average biomass of 160 mgC.m^{-3} . The dominance of small-sized phytoplankton cells (notably green algae), low nutrient concentrations (e.g. $0.3 \text{ } \mu\text{M NO}_3^-$ on average) and high biomass of heterotrophic protists (mostly naked ciliates and tintinnids) all point to the importance of the microbial food web in this shallow marine environment. Sustained cultivation of suspended mussels in the lagoon suggests that these heterotrophic protists could be an important source of food for the mussels, supplementing the small amount of phytoplankton present.

2.1 - INTRODUCTION

Coastal lagoons are defined as inland waterbodies, connected to the ocean by one or more restricted inlets, with depths that seldom exceed a few meters (Gilabert, 2001a). They are attractive sites for extensive mussel culture, which is economically important for several regions and increasing worldwide (FAO, 2004). The sustainability of this industry depends on our ability to forecast the impacts of cultured mussels on the surrounding ecosystem (Smaal, 1991). These impacts need to be assessed based on a knowledge of local conditions and vulnerability. Grande-Entrée lagoon (GEL), defined as a leaky lagoon (Koutitonsky et al., 2002), is located within the Magdalen Islands, in the middle of the Gulf of St. Lawrence, Canada (**Figure II-1**). Part of this lagoon has been used for mussel culture since the beginning of 1980. However, little is known of the local planktonic communities that serve as food for these mussels. A preliminary study, undertaken in 1988-89, suggested nanoplankton (2–20 μm) and microplankton (20–200 μm) dominated phytoplankton biomass (Roy et al., 1991). Recent studies (Gilabert, 2001a, b; Dupuy et al., 1999) highlight the importance of heterotrophic planktonic organisms in such environments, likely fuelled by the availability of organic material from benthic debris. Heterotrophic protists are an important component of nanoplankton and microplankton assemblages in the marine pelagic ecosystem, including in particular, heterotrophic and mixotrophic ciliates, dinoflagellates, and nanoflagellates (Stoecker and Capuzzo, 1990; Sherr and Sherr, 1994). With their small size, rapid metabolism, and high growth rates, ciliates and heterotrophic flagellates may contribute significantly to trophic flux and nutrient cycling (Sheldon et al., 1986). Heterotrophic protists ingest a broad size spectrum of prey, from bacteria to

microphytoplankton, and are themselves important prey items for mesozooplankton (Duarte and Cebrian, 1996; Karl et al., 2003). It is therefore possible that heterotrophic plankton are a significant part of the diet of filter feeding bivalves. This raises the question of their role as food for suspended bivalves under cultivation.

Previous studies in GEL suggested that the microbial food web could be relatively important, based on the small size of phytoplankton, low nitrate concentrations and moderate photosynthetic production (Roy et al., 1991). However, a comprehensive description of the microplankton communities present in this lagoon, including both autotrophs and heterotrophs, was lacking. This information is required to assess both the influence of mussel culture on the planktonic environment, and the carrying capacity of this environment for mussel culture. Carrying capacity is frequently based on a phytoplankton biomass index, which could be misleading if a significant fraction of the diet of bivalves in suspended culture includes heterotrophic protists. Therefore, our main objective was to describe the autotrophic and heterotrophic components of the microplankton populations of GEL, examine their temporal variability from late spring to early fall, which corresponds to the maximum growth period for local mussels (Myrand et al. 2000), and to determine the size structure of these populations. We were unable to sample between January and April in this environment because of sea ice cover in the lagoon (De Sève and Dunbar, 1991). During the winter, the longlines carrying the cultured mussels remained suspended in the water column but were lowered deeper to protect culture gear from drifting ice.

2.2 MATERIAL AND METHODS

2.2.1 Location and sampling

GEL is located at the south west tip of Grosse Île, Magdalen Islands, in the middle of the Gulf of St. Lawrence, Canada (47°12'-47°51'North; 61°13'-62°13'West). The lagoon is ca. 25 km long, with a surface area of 58 km² and a mean depth of 3 m at low tide (Mayzaud et al., 1992; Koutitonsky et al., 2002). A navigation channel (9-10 m deep), used by large ships to reach a salt mine on the northern shore, separates the lagoon into a shallow (1 to 3 m) sandy area to the west leading to the adjacent Havre-aux-Maisons Lagoon (HAM) and a relatively deep (5 to 6.5 m) muddy basin to the east (Koutitonsky et al., 2002) where the mussel culture sites are located. GEL exchanges waters with the Gulf through the Grande-Entrée pass. Winds over GEL blow predominantly from the west. As the longitudinal axis of GEL is oriented along the SW-NE direction (Koutitonsky et al., 2002), local winds play a significant role in the mixing and renewal of the waters (renewal times around 20-25 days, Koutitonsky & Tita, 2006).

In 2003, we sampled from a fixed station in the deeper basin of the GEL. To avoid direct influence of mussel production, the station was about one km from the major mussel production zone. The station was visited weekly in 2003 between 26 June and 9 September and on 18 October (**Figure II-1**). Water samples were taken from two depths (1 m and 5 m from the surface). All samples were collected in the middle of the day using a 5 l Niskin bottle. Sub-samples were taken for phytoplankton pigments, nutrient concentrations, and taxonomic identification.

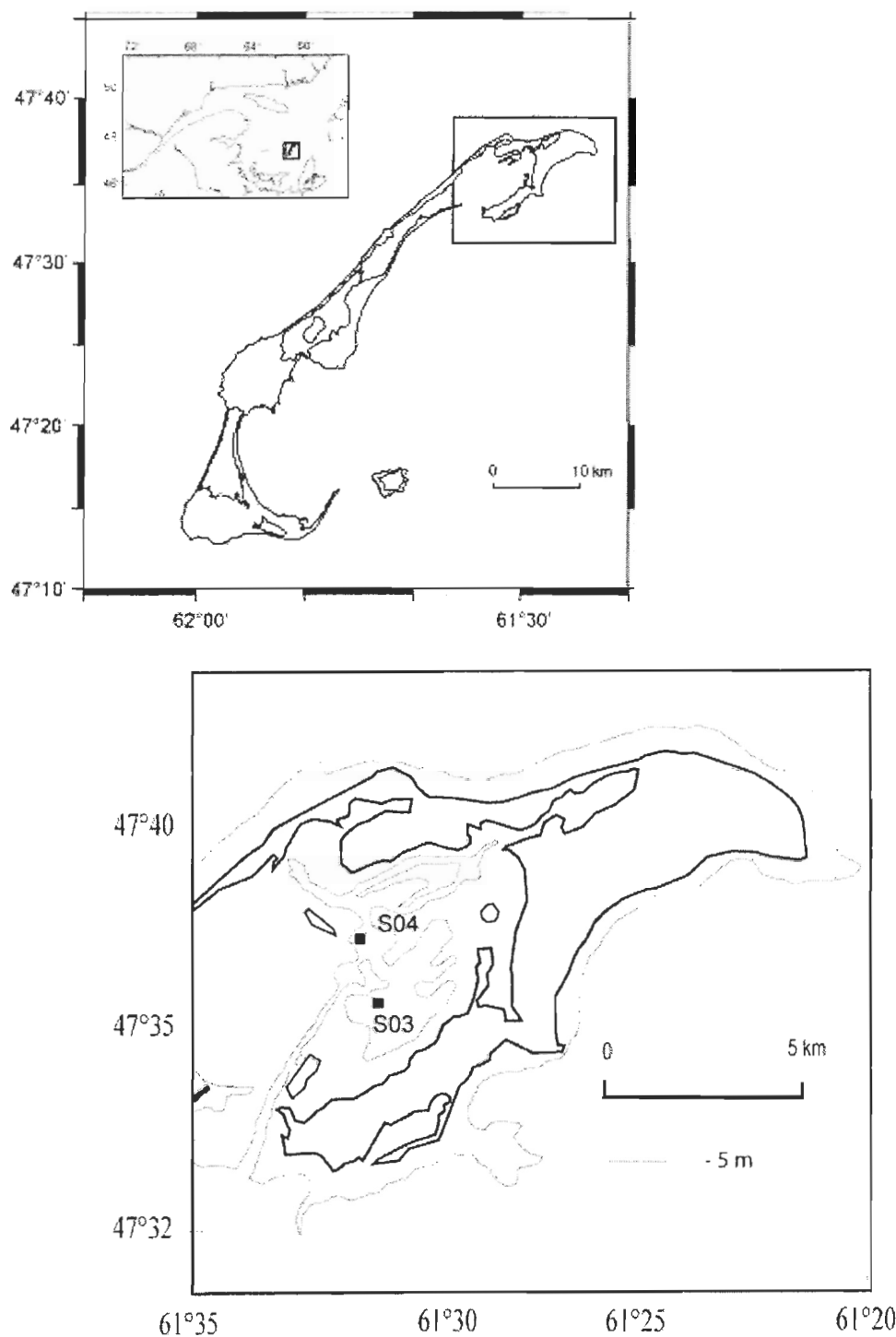


Figure II-1 Localisation of Grande Entrée lagoon in Magdalen Islands and sampling stations (S03: 2003 station and S04: 2004 station).

Additional data were collected in 2004, when we sampled in June, August and October, to estimate primary production. These measurements enabled us to determine the patterns of size-fractionated photosynthetic production, on the assumption that these patterns were similar for both years. These measurements were taken from the station on the other side of the navigation channel (West GEL) (**Figure II-1**), since the mussel production zone had moved closer to the 2003 station and we wished to avoid the influence of mussel production on primary productivity measurements.

2.2.2 Physical and chemical variables

At each station, temperature and salinity were determined at 20 min intervals with a YSI environmental monitoring probe (6600EDS model) at 5 m from the surface. Water samples for nitrate (NO_3^-), nitrite (NO_2^-), phosphate (PO_4^{3-}) and silicate ($\text{Si}(\text{OH})_4^-$) concentrations were frozen for subsequent analysis with an Alpkem FS III Autoanalyzer using standard methods of Strickland and Parsons (1972) modified following the JGOFS protocols (1994).

2.2.3 Microscopic counts for autotrophic and heterotrophic protists

All samples for phytoplankton and heterotrophic protist identification were fixed in acid iodine Lugol solution at 2% final v/v concentrations. Species were identified and enumerated using a modification of procedures from Lovejoy et al. (1993) with a combination of fluorescence and Utermohl sedimentation (Lovejoy et al., 1993, 2000). For

each sample, plankton communities were counted at two magnifications: 400X for cells > 10 μm and 1000X for cells < 10 μm , with an inverted phase-contrast microscope (Zeiss Axiovert 100). At least 350-400 cells were counted in each case. For Lugol-preserved samples, we followed the procedure of Strüder-Kypke et al. (unpublished) to bleach the dark lugol stain in the cells and then added DAPI (4',6-diamino-2-phenylindole dihydrochloride) to visualize the nucleus. At the beginning of sample sedimentation (50 ml for 24 h), 100 μl of saturated sodium thiosulphate, the bleaching agent, was added followed by 50 μl (0.0007 % final v/v) of DAPI enhancing the brightness of the fluorescence. Phytoplankton taxa examined here fell into the following main groups: diatoms, dinoflagellates and other flagellates sized 2-20 μm (nanoflagellates). This last group had representatives from many different classes including the Cryptophyceae, Chrysophyceae, Prasinophyceae, Prymnesiophyceae, and Chlorophyceae. Species were identified using standard references (Bérard-Therriault et al., 1999; Horner, 2002; Tomas, 1993). It was possible to simultaneously view the DAPI-stained nuclei (blue) and chlorophyll *a* autofluorescence (red) and thereby locate and differentiate colorless protists from photosynthetic species. Ciliates were separated by their characteristic macro- and micronuclei (Lovejoy et al., 1993).

Cells were measured using an ocular micrometer. Their volumes were calculated from standard geometric shapes (Hillebrand et al., 1999) and their carbon content was estimated from relationships described in Menden-Deuer and Lessard (2000). For convenience, hereinafter, the term biomass refers to carbon biomass.

2.2.4 Pigment analysis

HPLC-based chlorophyll and carotenoid signatures were used as a taxonomic complement to cell identification (Roy et al., 1996; Jeffrey et al., 1997; Ansotegui et al., 2001), to assess the relative importance of delicate or small phytoplankton, which are frequently underestimated with microscopy. Seawater samples were filtered through 25 mm Whatman GF/F glass fiber filters and 3 μm Osmonics Nuclepore filters. These size fractions were chosen because particle retention by mussels is maximum at 4 μm (Winter, 1978), hence the 3 μm filters collected all food potentially available to mussels, while the GF/F filters collected all particles $> 0.7 \mu\text{m}$. Filters were frozen in liquid nitrogen, then stored at -80°C prior to analysis to improve extraction efficiency and minimize pigment alterations. Filters were placed in 3 ml (GF/F) or 1 ml (3 μm) 95:5, methanol:water (v/v) solution. The cells were subsequently disrupted by sonication (0°C , in the dark) and pigment extracts were centrifuged to remove cell and filter debris. Samples were analysed for pigments by HPLC chromatography following the method described by Zapata et al. (2000).

2.2.5 Primary productivity

Primary productivity was estimated in 2004, twice in June and once each in August and October. Four depths (1, 2, 3 and 4 m), were routinely used for carbon fixation rate estimates, except in October when production was measured only at two depths, 2 and 4 m. Aliquots were dispensed into 500 ml Whirlpak bags and inoculated with 5 $\mu\text{Ci NaH}^{14}\text{CO}_3$.

Duplicate clear bags and one dark bag for each depth were suspended on a line and incubated at their original sampling depth for 24 h. After incubation, samples were filtered through 25 mm Whatman GF/F glass fiber and 3 μm Osmonics Nuclepore filters. To purge $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ that was not photosynthetically fixed, filters were placed in 20-ml scintillation vials with 0.5 ml of 10% HCl for 12 hours. Scintillation cocktail (10 ml EcoLume) was then added to each vial, and the radioactivity determined with a Beckman LS-5000 scintillation counter. Primary productivity values ($\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) were estimated as in Parsons et al. (1984), subtracting the carbon uptake in the dark bags.

2.2.6 Statistical analysis

For microscopic counting, one sample was available for each depth. To compare the two depths sampled, multi-dimensional scaling (MDS) was performed on the taxonomic observations over time using the PRIMER v5 program by PRIMER-E Ltd (Plymouth, UK) (Clarke and Gorley, 2001; Clarke and Warwick, 2001). For pigment analyses, triplicate measurements were made at each sampling depth and time. In order to determine whether there was specific variation between both depths throughout time, repeated-measures analyses of variance (rmANOVA) tests were performed using Statistica by Statsoft. Univariate *F*-tests (ANOVA) were performed for each date when multivariate tests were significant. We considered *p*-values < 0.05 as significant.

2.3 RESULTS

2.3.1 Temperature, salinity

Between 26 June and 9 September 2003, water temperature in the lagoon at 5 m ranged from 12.8–20.2°C with a maximum on 21 July and a minimum on 26 June (**Figure II-2**). Salinity varied between 31.05 (June) and 30.40 (October) with a general decrease throughout summer (**Figure II-2**). Temperature and salinity were similar to those reported from the 1988 and 1989 multidisciplinary field study (Souchu et al., 1991; Roy et al., 1991). The salinity decrease during summer is attributed to the progressive arrival of low-salinity spring freshet waters from the St. Lawrence Estuary (Koutitonsky et al., 2002).

2.3.2 Nutrients

Inorganic nitrogen concentrations were extremely low, with a mean concentration of 0.3 $\mu\text{mol NO}_3^- \cdot \text{L}^{-1}$ (**Figure II-3**). Identically, phosphate and silicate concentrations were low with mean concentrations of respectively 0.3 $\mu\text{mol PO}_4^{3-} \cdot \text{L}^{-1}$ and 1.1 $\mu\text{mol Si(OH)}_4^- \cdot \text{L}^{-1}$. Ammonium was not determined in 2003, but the range of values observed during the summer of 2004 was 0.2 to 0.8 $\mu\text{mol NH}_4^+ \cdot \text{L}^{-1}$ (unpublished data). No significant correlation was found between weekly cumulative rainfall and nutrient concentrations in the water (unpublished data).

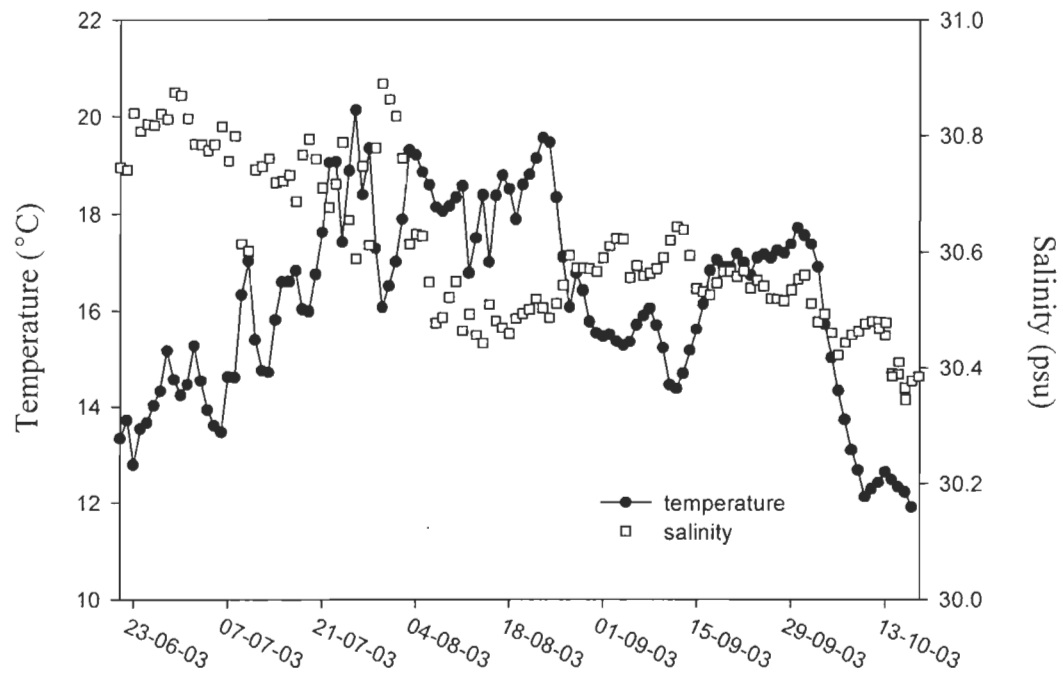


Figure II-2 Seasonal variations of temperature and salinity in GEL in 2003.

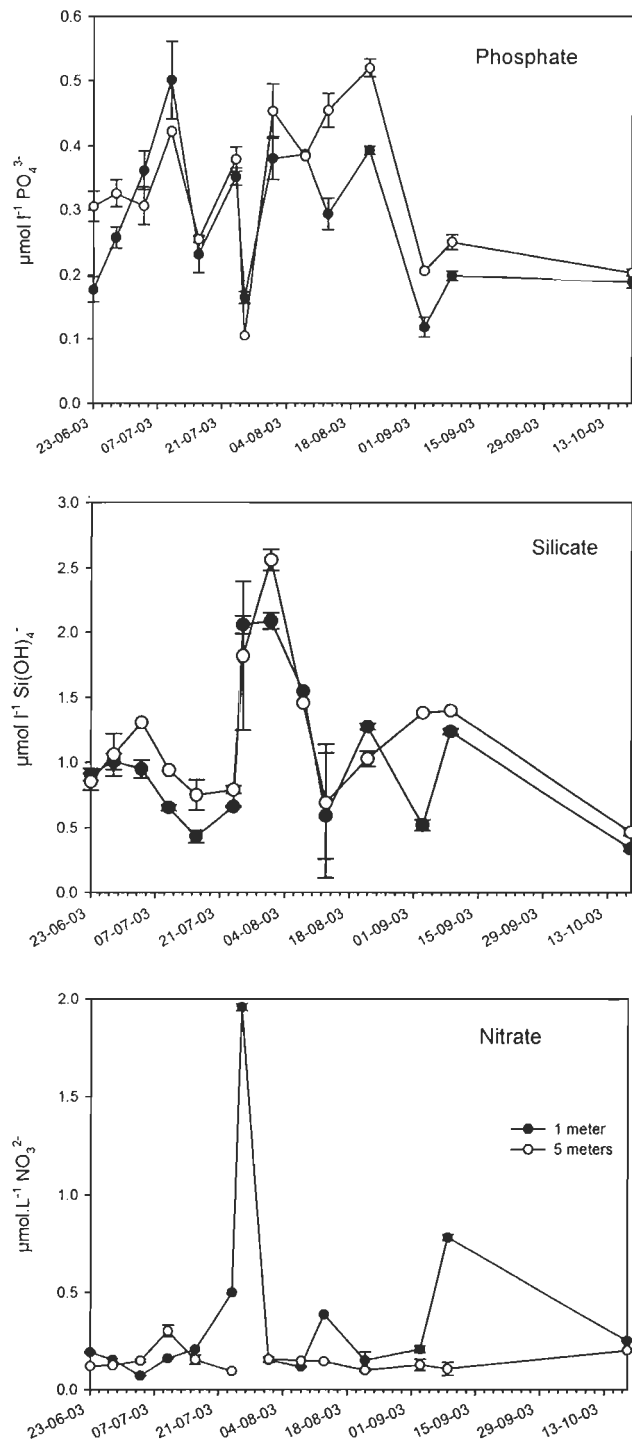


Figure II-3 Seasonal variations of phosphate, silicate and nitrate concentrations at 1 and 5 meters in 2003 in $\mu\text{mol l}^{-1}$.

2.3.3 Taxonomy

The phytoplankton assemblage in the GEL was diverse both taxonomically and in terms of size (**Figure II-4**). All major groups of marine phytoplankton were found in GEL (**Table II-1**), and the majority of cells (~75%) were < 20 μm . Small unidentified flagellates and small Dinophyceae (*Gymnodinium* spp. and *Gyrodinium* spp. < 10 μm) were numerically the most abundant (**Figure II-4a**). Summer peaks in cell abundance (July, August and September) were mainly due to blooms of Bacillariophyceae with a clear dominance of *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve ($7.3 \cdot 10^5$ cells l^{-1} in July and $2.35 \cdot 10^5$ cells l^{-1} in September) and *Leptocylindrus minimus* Gran ($9 \cdot 10^5$ cells l^{-1} in August). Benthic pennate diatoms were almost always present in GEL water, the most common species being *Licmophora gracilis* (Ehrenberg) Grunow, *Navicula* spp. and *Tabularia* spp. Prasinophyceae, mainly *Pyramimonas* Schmarida spp., and Prymnesiophyceae, mainly *Chrysochromulina* spp., were also constantly present over the sampling period with highest abundance in mid summer (8 and 13 August).

Although the numerical abundance of unidentified heterotrophic flagellates was higher than other phytoplankton groups, their biomass was small compared to the biomass of diatoms, and, in general, large cells made up the bulk of carbon biomass (**Table II-1**, **Figure II-4b**). The presence of large *Chaetoceros decipiens* Cleve (diameter > 20 μm) contributed significantly to the biomass peak in August.

The microzooplankton assemblage in the GEL was characterised by ciliates and heterotrophic nanoflagellates (**Table II-1**). Mean concentrations of microzooplankton in the GEL waters were > $30 \cdot 10^3$ cells l^{-1} at 1 m and over $15 \cdot 10^3$ cells l^{-1} at 5 m and the mean

biomass was respectively $> 165 \text{ mg C m}^{-3}$ and $> 70 \text{ mg C m}^{-3}$ at 1 and 5 m. The largest numbers of heterotrophic protists (equivalent to classic protozoans) occurred following the diatom bloom in July. The large protists (mean size: $50 \mu\text{m}$) dominated the microplankton biomass throughout this study. Ciliates represented up to 90% of the total biomass of microzooplankton. They were numerically dominated by the phytovorous subclass Choreotrichia. Particularly dominant were the naked choreotrichs *Strombidium* species and *Laboea strobila* Lohmann. Loricated choreotrichs were dominated by *Helicostomella* sp. Laachmann and *Tintinnopsis* sp. Stein.

The heterotrophic flagellates *Leucocryptos marina* (Baarud) Butcher and *Leucocryptos remigera* Vørs were abundant with up to $1.7 \cdot 10^5 \text{ cells l}^{-1}$ at 1 m in the lagoon, but in terms of biomass *Leucocryptos* spp. were less important with values of 4 mgC m^{-3} at 1 m.

The Shannon-Weaver index of diversity (H') computed for plankton assemblages varied between 2.01 and 3.63 during the sampling period, with lowest values in July and highest values in August. Specific H' of autotrophic and heterotrophic species showed that specific diversity of autotrophs was inversely related to that of heterotrophs.

Table II-1 Mean size (average dimension and volume) of the taxonomic groups considered in GEL

Organism	Average dimension (μm)	Volume (μm^3)
Bacillariophyceae		
<u>Centric</u>		
<i>Attheya decora</i> West	29	9500
<i>Chaetoceros</i> cf. <i>affinis</i> Lauder	13.5	1525
<i>Chaetoceros brevis</i> Schütt	27.5	2670
<i>Chaetoceros convolutus</i> Castracane	15.5	1805
<i>Chaetoceros decipiens</i> Cleve	28.5	9250
<i>Chaetoceros radicans</i> Schütt	12.5	4110
<i>Chaetoceros</i> cf. <i>simplex</i> Ostenfeld	10	1525
<i>Leptocylindrus minimus</i> Gran	25x1.8	105
<i>Rhizosolenia setigera</i> Brightwell	123x3.8	6850
<i>Rhizosolenia</i> sp.	38x1	3065
<i>Skeletonema costatum</i> (Greville) Cleve	8.5x4.5	564
<u>Pennal</u>		
<i>Cylindrotheca clasterium</i> (Ehrenberg) Lewin & Reimann	60x2.5	89
<i>Gyrosigma fasciola</i> (Ehrenberg) Griffith & Henfrey	134x31	4915
<i>Lennoxia faveolata</i> Thomsen	70x1.5	129
<i>Licmophora gracilis</i> (Ehrenberg) Grunow.	43x17.5	16800
<i>Navicula</i> spp.	25x8.4	495
<i>Tabularia</i> sp.	7.4x2.1	165
<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i> (Cleve) Heiden in Heiden and Kolbe	50x1.5	58
Dinoflagellates		
<i>Gymnodinium/Gyrodinium</i> spp. (5–10 μm)	7x5.5	141
<i>Gymnodinium/Gyrodinium</i> spp. (10–20 μm)	15x9	1001
<i>Gymnodinium/Gyrodinium</i> spp. (20–50 μm)	33x21	14117
Ciliates		
<u>Aloricat</u>		
<i>Balanion comatum</i> Wulff	8x6.3	211
<i>Laboea strobila</i> Lohmann	84.5x47	177337
<i>Lohmanniella oviformis</i> Leegaard	24x22	7238
<i>Mesodinium rubrum</i> Leegaard	31.5x26	13940
<i>Strombidium conicum</i> (Lohmann) Wulff	52x42	54664
<i>Strombidium constrictum</i> (Meunier) Wulff	48x37	45815
<i>Strombidium acutum</i> Leegaard	26x23	9425
<i>Strombidium</i> sp.	50x45	51710
<u>Tintinnids</u>		
<i>Tintinnopsis beraidea</i> Stein	93x46	56968
<i>Helicostomella kiliensis</i> Laackmann	92x23.5	24290
<i>Eutintinnus tubulosus</i> Ostenfeld	28x24	32869
Prasinophyceae		
<i>Pachysphaera pelagica</i> Ostenfeld	5.7x4.5	77
<i>Pseudoscurfieldia marina</i> (Thronsen) Manton	5.4x3	59
<i>Pterosperma undulatum</i> Ostenfeld	15	905
<i>Pyramimonas</i> Schmarda spp.	7.3x5	48
Cryptophyceae		
<i>Hemiselmis virescens</i> Droop.	5.5x2.5	40
<i>Plagioselmis prolonga</i> var. <i>nordica</i> Novarino, Lucas and Morall	8x4.4	63
<i>Teleaulax amphioxeta</i> Hill	8x7.5	228
Euglenophyceae		
<i>Eutreptiella eupharyngea</i> Moestrup and Norris	45x6.5	398
Prymnesiophyceae		
<i>Chrysochromulina</i> spp. (3–7 μm)	6x4.5	85
Chrysophyceae		
<i>Dinobryon balticum</i> (Schütt) Lemmermann	10x3.5	25.5
Katablephariaceae		
<i>Leucocryptos marina</i> (Braarud) Butcher	9x5.8	130
<i>Leucocryptos remigera</i> Vørs	7x5.4	95
Incertae Sedis Taxa		
<i>Telonema subtile</i> Griessmann	7.2x4	108

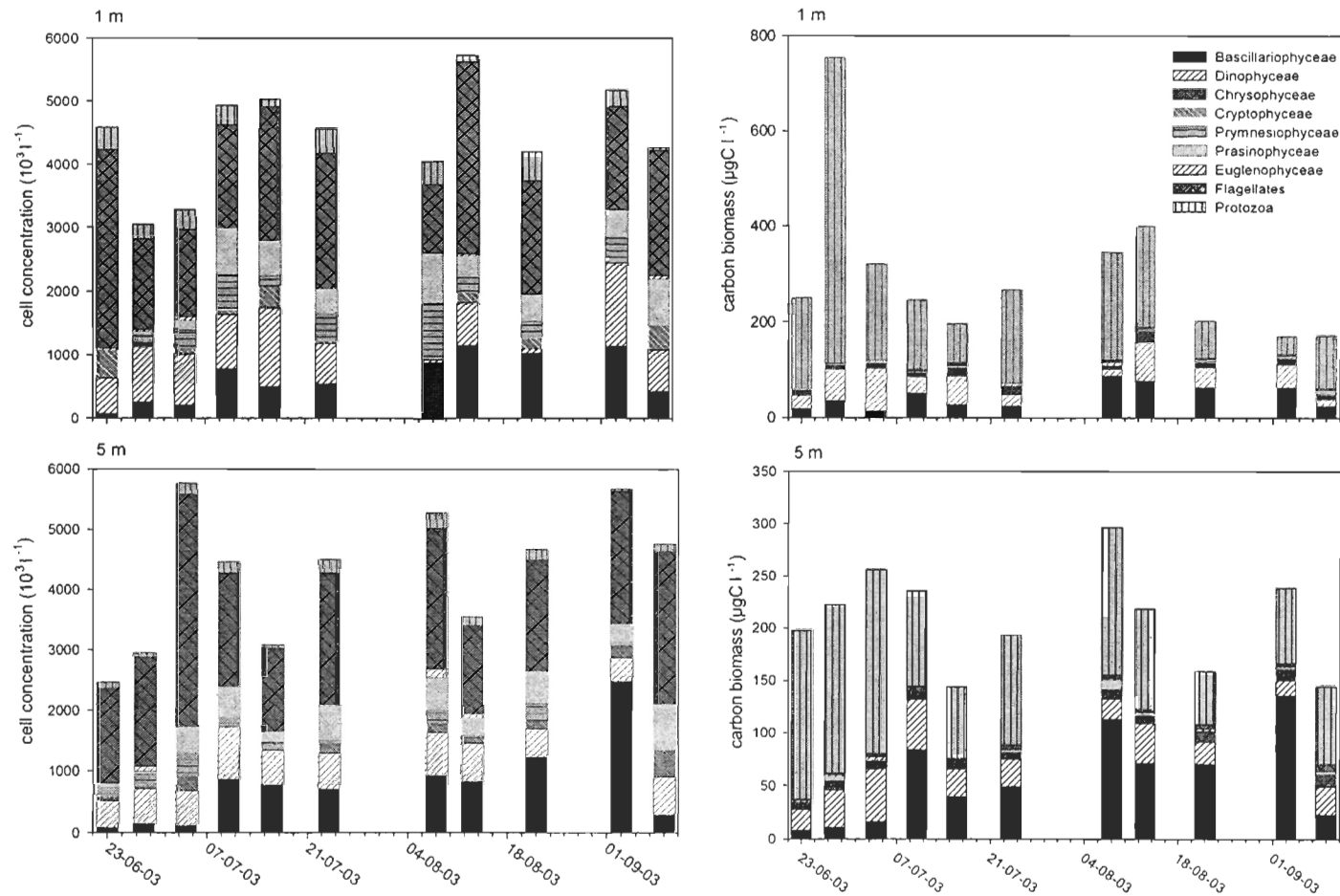


Figure II-1 Seasonal variations of the principal taxonomic groups in terms of abundance (cells l^{-1}) and of carbon biomass ($mg C l^{-1}$) at 1 and 5 meters in 2003.

2.3.4 Pigments

Chlorophyll *a*, a general indicator of phytoplankton biomass, ranged between 0.80-3.11 $\mu\text{g l}^{-1}$, with highest concentrations during diatom summer blooms (July, August and September, **Figure II-5a**). Concentrations of chlorophyll *b* (**Figure II-5b**), a biomarker for all green algae, were relatively low throughout the summer (0.36-1.14 $\mu\text{g l}^{-1}$), except during a bloom at the beginning of August.

The concentration of class-specific carotenoids reflects the dominant phytoplankton classes that contribute to the major peaks in chlorophyll *a*. The highest concentration of fucoxanthin, a diatom biomarker (but also present in other groups such as Prymnesiophyceae and Chrysophyceae), occurred in July (0.90 $\mu\text{g l}^{-1}$, **Figure II-5e**). Peridinin, a biomarker for most dinoflagellates, ranged from undetectable to 0.19 $\mu\text{g l}^{-1}$ (**Figure II-5d**). Highest concentrations of peridinin occurred in mid July, with much smaller peaks in mid-August and mid-September. Maximum concentrations of alloxanthin, a marker for Cryptophyceae, were in mid-August (**Figure II-5c**). Zeaxanthin, present in cyanobacteria, Chlorophyceae and Prasinophyceae, had highest concentration on 1 August (0.23 $\mu\text{g l}^{-1}$, **Figure II-5f**). Chlorophyll *c*₃ and 19'-hexanoyloxyfucoxanthin were also present (unpublished data). These pigments are found in Prymnesiophyceae, and their temporal patterns resembled that of fucoxanthin.

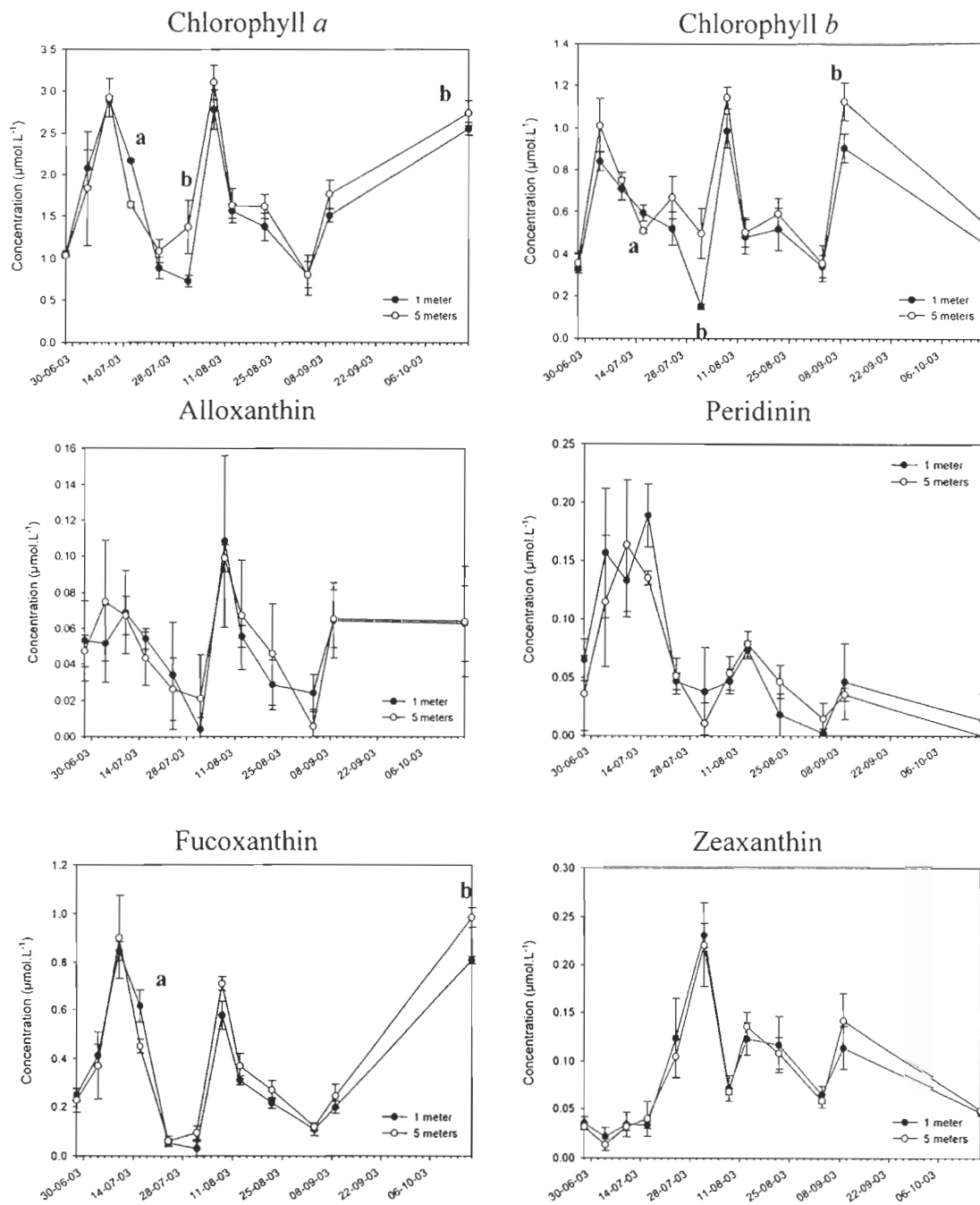


Figure II-5 Seasonal variations of pigment concentrations in $\mu\text{g l}^{-1}$ at 1 and 5 meters in 2003, (a, b: statistically significant differences between both depths).

2.3.5 Size structure of phytoplankton

The contribution of small-sized ($< 3 \mu\text{m}$) phytoplankton was examined by comparing the concentration of specific pigments collected on $3 \mu\text{m}$ filters with total concentration on GFF filters (**Figure II-6**). On average, cells $< 3 \mu\text{m}$ contributed up to 66% to total chlorophyll *a*. Chlorophyll *b*, the dominant secondary pigment in small cells, showed an even higher contribution, with 80% of chlorophyll *b* in the small-sized green algae. In contrast, microscopic cell count data showed a lesser importance of cells $< 3 \mu\text{m}$ (**Figure II-6**). From 23 June to 9 September, the proportion of small autotrophs (relative to total autotrophs) ranged between 21 % (1 m) and 70 % (5 m) with a general decrease throughout the summer. The smaller contribution of small cells from microscopy estimates reflects the difficulty of distinguishing small cells with inverted microscopy. These cells were thus underestimated in the counts while they contributed to the pigments.

2.3.6 Autotrophs versus heterotrophs

Cells observed by microscope were classified by functional group on the basis of presence or absence of chloroplasts. Non-chloroplast containing cells comprised mostly ciliates, and unidentified nanoflagellates were considered as heterotrophs, whereas diatoms, Cryptophyceae, and Prasinophyceae were considered autotrophs along with likely mixotrophic cells in the Chrysophyceae, Euglenophyceae, Prymnesiophyceae, and Dinophyceae (**Table II-2**).

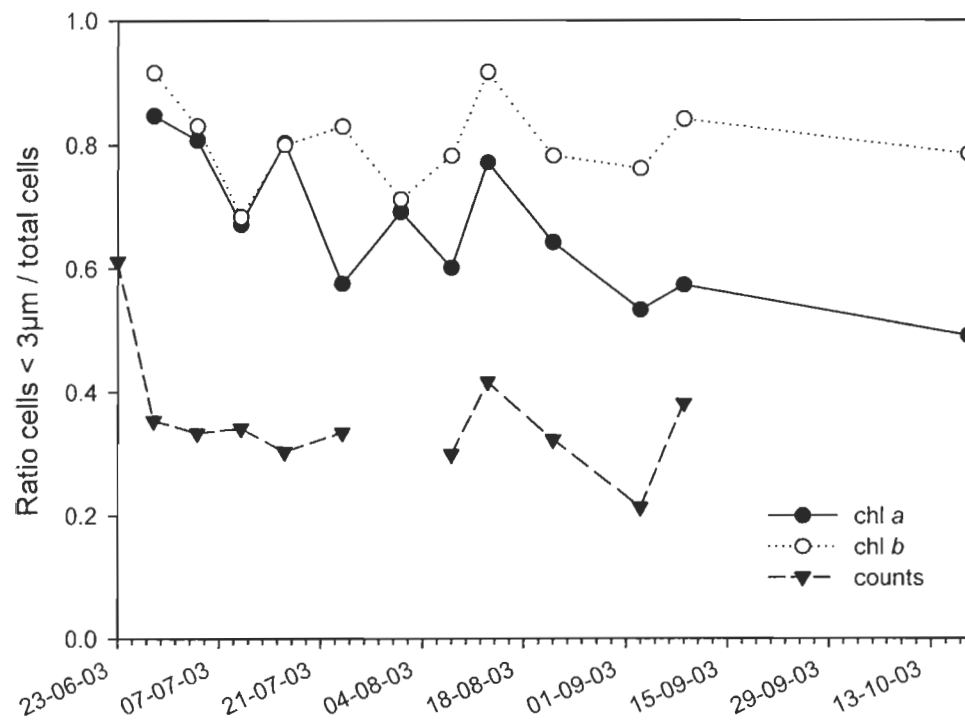


Figure II-6 Seasonal variations of the small-sized (< 3 μm) fraction of chlorophyll *a*, *b* and microscopic counts of cells < 3 μm in 2003.

Because of the previously mentioned difficulty classifying small cells by microscopy alone, we used GFF-filtered chlorophyll *a* (Chl *a*) concentrations as an index of all photosynthetically-competent cells (autotrophs and mixotrophs). To compute the carbon biomass ratio of autotrophic to heterotrophic organisms (A:H) these Chl *a* values were transformed into carbon (C) equivalents using a C : Chl *a* ratio of 55 (Sinclair, 1978). Apart from a few peaks where autotrophs dominated (generally matching with diatom blooms from microscopic observations), the A:H ratio was mostly < 1, indicating a dominance of heterotrophs (**Figure II-7**). At 5 m, near the bottom, peaks of autotrophs were observed more frequently than at 1 m, suggesting an input of resuspended microphytobenthos.

2.3.7 Primary productivity

The rate of photosynthetic carbon fixation was greater in August compared to June and October (**Figure II-8**). While there was no difference with depth in June, in August values were greater near the surface. The chlorophyll-specific production rate ranged between a mean value of 0.88 mg C mg Chl *a*⁻¹ h⁻¹ in June and 13.28 mg C mg Chl *a*⁻¹ h⁻¹ in August. The contribution of cells < 3µm varied between 7 and 66 %, with the highest contribution in June.

Table II-2 Carbon biomass (mg C m⁻³) of autotrophic*, mixotrophic** and heterotrophic*** communities in 2003

	Autotrophs		Mixotrophs		Heterotrophs	
	1 m	5 m	1 m	5 m	1 m	5 m
21 June	22.02	9.31	27.83	21.43	199.49	167.08
27 June	37.06	12.11	67.49	41.38	650.24	168.88
4 July	14.97	21.01	96.26	52.00	208.12	182.96
10 July	55.96	90.09	36.89	48.21	152.60	96.92
16 July	38.09	42.10	60.10	25.94	98.16	75.82
24 July	28.35	54.74	29.11	27.41	209.20	111.15
8 August	94.36	117.15	19.06	29.75	231.06	149.82
13 August	84.03	74.19	83.11	41.76	230.39	102.54
22 August	68.27	76.20	44.74	22.66	90.20	59.81
3 September	66.62	140.64	50.75	15.01	51.27	82.79
9 September	35.19	32.37	16.65	26.66	120.63	85.52

* Autotrophs: Diatoms, Cryptophyceae, Prasinophyceae

** Mixotrophs: Dinophyceae, Chrysophyceae, Prymnesiophyceae, Euglenophyceae

*** Heterotrophs: Protozoa, flagellates

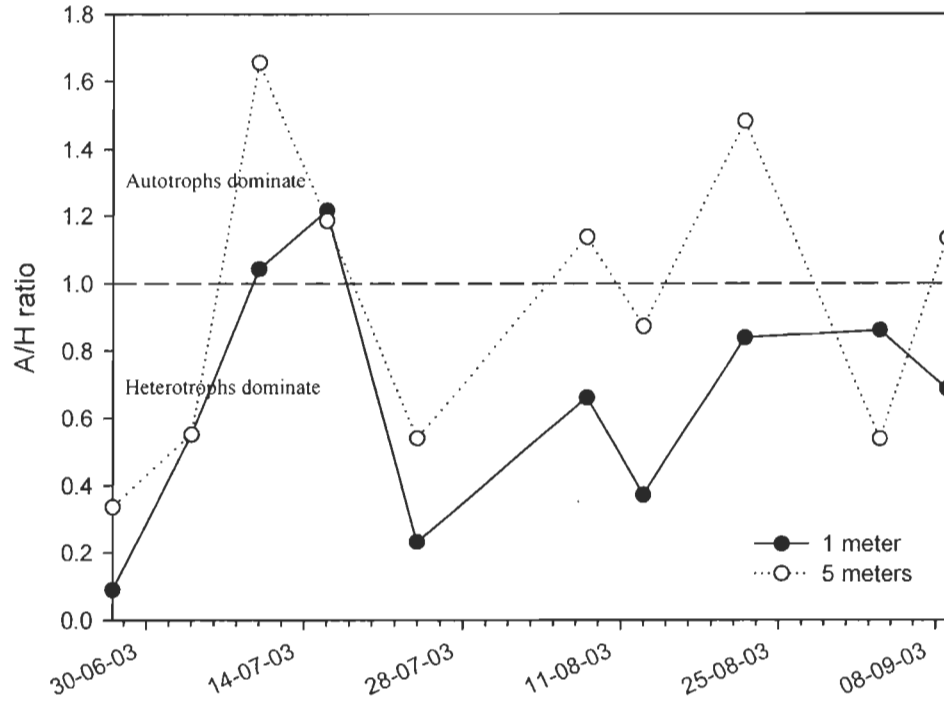


Figure II-7 Seasonal variations of the ratio of autotrophic to heterotrophic communities (A/H) in terms of carbon biomass, at 1 and 5 meters, in 2003.

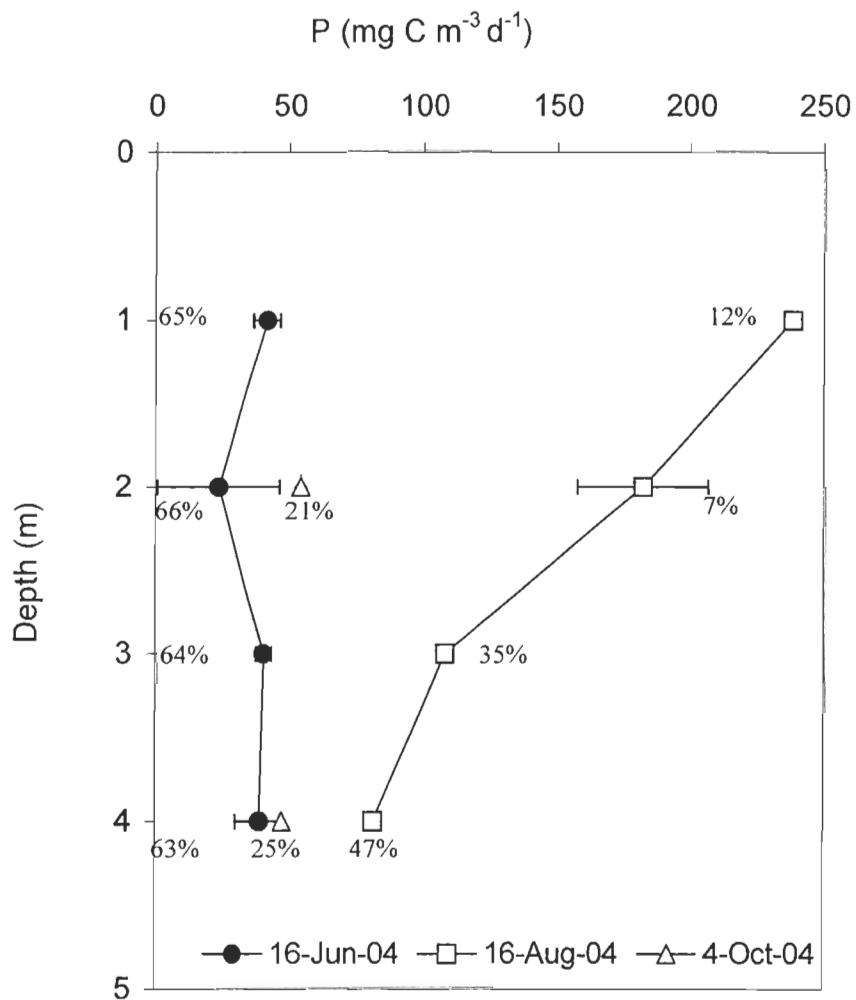


Figure II-8 Primary production rates in GEL in June, August and October 2004 - %: fraction of primary productivity for cells $< 3 \mu\text{m}$.

2.3.8 Statistical analyses

Taxonomy

Multi-dimensional scaling (MDS) was performed with non-transformed cell abundance data. The Bray-Curtis similarity coefficient was used for the abundance samples and the Euclidian Distance coefficient was used for the carbon biomass data. For cell abundance, results from the MDS (stress = 0.09, **Figure II-9**) show similarity between depths (except on 9 September) and three major groups corresponding to (1) early summer when dinoflagellates were present, diatom abundance was lowest ($2 \cdot 10^5$ cells l^{-1}), and heterotrophic protist biomass was highest ($>2 \cdot 10^5$ cells l^{-1}), (2) most of July and late-summer when dinoflagellate abundance was lowest ($6.5 \cdot 10^5$ cells l^{-1}) and *Skeletonema costatum* abundance was highest, and (3) a mid-summer bloom (8 and 13 August) when dinoflagellates were more abundant and diatom abundance was highest ($95 \cdot 10^5$ cells l^{-1}). This mid summer peak of diatoms was composed of *Leptocylindrus minimus* and *Rhizosolenia* sp. along with some benthic species, but no *Skeletonema costatum* which was more common at the beginning and at the end of summer.

For biomass observations (stress = 0.12, unpublished data), homogeneity was greater among sampling dates, but with more difference between depths, particularly for 8 and 13 August. In contrast with cell abundance, groups could not be distinguished when the MDS analysis was run on the biomass data, since ciliate biomass was dominant most of the time.

Stress: 0.09

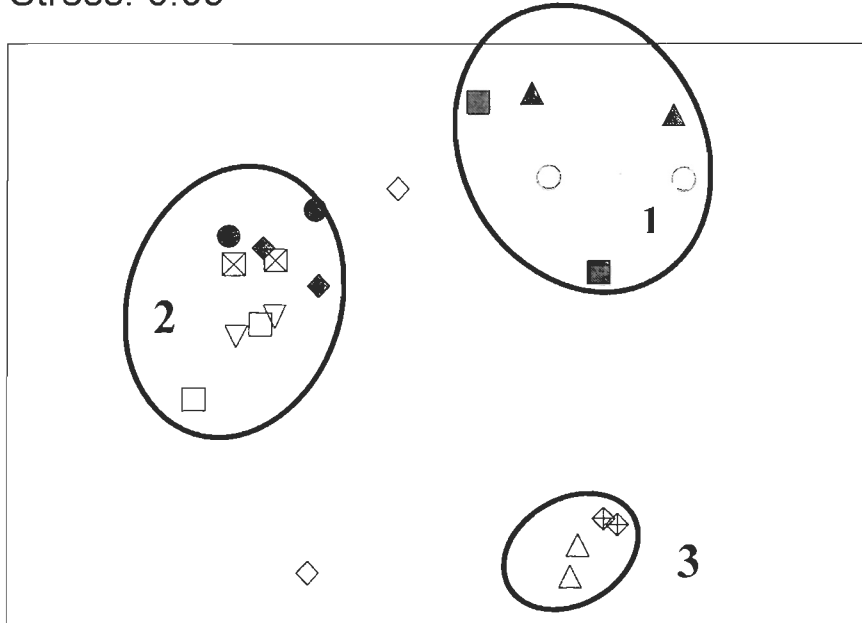


Figure II-9 Multi-dimensional scaling (MDS) results for cell abundance (non transformed data) (▲ : 23 June, ○ : 28 June, ■ : 4 July, ◆ : 10 July, ● : 16 July, ☒ : 24 July, ⊕ : 8 August, △ : 13 August, ▽ : 22 August, □ : 3 September, ◇ : 9 September).

Pigments

While overall, there was no significant difference between the two depths sampled (based on a repeated-measures ANOVA for chlorophyll *a*, with days as the repeated factor, $F_{1,40} = 5.77$, $p = 0.07$), the interaction between days and depth was significant for chlorophyll *a*, *b* and fucoxanthin (**Figure II-5**), and led to a test of the depth effect on a day-by-day basis. Based on these single-day ANOVAs, the concentration of all pigments was found to be significantly higher at the surface on 16 July 2003 (chlorophyll *a* $F_{1,4} = 63.37$, $p = 0.013$; chlorophyll *b* $F_{1,4} = 13.26$, $p = 0.024$; fucoxanthin $F_{1,4} = 15.51$, $p = 0.017$). In contrast, pigment concentrations were higher at depth for fucoxanthin ($F_{1,4} = 51.48$, $p = 0.002$) and chlorophyll *a* ($F_{1,4} = 22.60$, $p = 0.009$) on 18 October 2003, for chlorophyll *a* ($F_{1,4} = 12.63$, $p = 0.024$) and *b* ($F_{1,4} = 26.26$, $p = 0.007$) on 1 August, and for chlorophyll *b* on 9 September 2003 ($F_{1,4} = 11.56$, $p = 0.027$) (**Figure II-5**). Hence, in general pigment concentrations were homogeneous with depth, except on specific dates, likely related to particular hydrodynamic conditions on these days.

2.4 DISCUSSION

2.4.1 GEL: an oligotrophic lagoon, dominated by heterotrophs

Nutrient measurements indicated a virtual absence of inorganic nitrogen and low values of phosphate and silicate, as previously reported (Souchu et al., 1991). One of the characteristics of the Magdalen Islands lagoons is the absence of rivers, which limits nutrient inputs. Even in winter, total nitrogen and silicate concentrations are low (e.g. <

2 μM of nitrate in the sea ice and $< 1 \mu\text{M}$ in seawater: De Sève and Dunbar, 1991). Our data suggest that, over the last decade, increased mussel culture and tourism had little influence on nutrient concentrations in that lagoon. During the present study, nutrient concentrations were measured on a few occasions at a station just outside GEL, in the Gulf of St. Lawrence (GSL, unpublished data). We found similar concentrations inside and outside of GEL, which suggests that water exchange with the GSL would not have influenced nutrient concentrations in the lagoon. Hence, nutrients responsible for maintaining production are derived mostly from organic matter recycling in the water column and the surface layers of the sediments, notably from bacterial remineralization and excretion by heterotrophic organisms as suggested by Souchu et al. (1991) and Souchu and Mayzaud (1991). This notion is supported by the higher silicate and phosphate concentrations measured at 5 m (**Figure II-3**). Nutrient renewal processes dominated by regeneration are typical of oligotrophic lagoons (Le Borgne et al., 1997; Sakka et al., 2002; Mazzola et al., 2001). Hence, the conditions observed in GEL indicate a relatively oligotrophic environment.

Even though nutrients were low, primary productivity was relatively high, suggesting rapid turnover of nutrients. Primary productivity measurements were not made the same year as the taxonomic study, but the concordance with measurements made in 1987 (Roy et al., 1991) indicates that the general seasonal pattern has not changed. This high productivity can be explained by access to light (shallow environment), and rapid access to recycled nutrients, helped by water column mixing by winds (Koutitonky et al., 2002). Coastal lagoons are among the marine habitats with highest primary production rates

(Gilabert, 2001a), even when their waters are oligotrophic as is the case in French Polynesian lagoons (Charpy, 1996) (**Table II-3**). In cold temperate environments, sea ice in winter provides an additional environment for the growth of ice algae. Their average concentration in Magdalen Islands (12.9 mg Chl *a* m⁻³; De Sève and Dunbar, 1991) is however one to two orders of magnitude lower than for higher latitudes, notably because of a shorter ice season and instability of the ice substrate. The release of ice algae from melting ice may explain increases in Chl *a* concentrations in seawater, observed in early March in HAM lagoon (G. Tita, unpublished observation).

Marine ecosystems which rely mostly on nutrient regeneration are generally characterised by small planktonic cells which utilise ammonium (Chisholm, 1992). Small cells represent an important fraction of phytoplankton production and biomass in the GEL lagoon, with values ranging between roughly 15 and 65% of the photosynthetic carbon fixation and between 50 and 85% of chlorophyll *a* for the period of time considered in the present study. The small cell fraction tends to decrease with time as summer progresses, indicating the growing importance of diatoms (**Figure II-4**). This may be related to increased nitrification rates as summer progresses and temperature increases, resulting in more nitrate available to the algae. The lack of nitrate detection may be due to its rapid uptake by large cells (Chisholm, 1992).

The taxonomic analysis highlighted, in addition to small flagellates, the importance of 2 species of pelagic diatoms, *Skeletonema costatum* and *Leptocylindrus minimus*, and the small (< 10 µm) athecate dinoflagellates *Gymnodinium* spp. and *Gyrodinium* spp. *S. costatum* and *L. minimus* are cosmopolitan diatom species and naked small dinoflagellates

are common in other marine lagoons (Gilabert, 2001a; Acri et al., 2004; Facca et al., 2004; Schumann et al., 2005). Both groups are also frequently reported in the Gulf of St. Lawrence (GSL) (Sévigny et al., 1979; Dunbar et al., 1980; Therriault & Levasseur, 1985; Bérard-Therriault et al., 1999).

Ciliates dominated the plankton biomass over much of the study in particular two loricate ciliates *Tintinnopsis* sp., *Helicostomella kilensis* and one aloricate ciliate, *Strombidium* sp.. These large protists prey on diatoms, dinoflagellates and smaller ciliates including tintinnids (Capriulo, 1990) and are frequently reported in the GSL (De Lafontaine et al., 1991; Sime-Ngando et al., 1992, 1995; Tamigneaux et al., 1997; Bérard-Therriault et al., 1999) and other coastal waters (Smetacek, 1981; Dolan, 1991a, b). The ciliate biomass in the GEL was particularly high with a mean value of 84 mg C m^{-3} during our study. This is in the same range as values reported for the Baie des Chaleurs (western Gulf of St. Lawrence) in summer (mean value $<100 \text{ mg C m}^{-3}$: Tamigneaux et al., 1997). In the St. Lawrence estuary, ciliates contribute on average 52 mg C m^{-3} (Sime Ngando et al., 1995) and, in French Atlantic coastal ponds, their contribution amounts to 63.5 mg C m^{-3} in June (Dupuy et al., 1999). In contrast, ciliates represented only 3 mg C m^{-3} in August in the Thau lagoon (Dupuy et al., 2000a). The abundance of these ciliates, along with heterotrophic nanoflagellates such as *Leucocryptos marina*, indicates the importance of the microbial food web (*sensu* Azam et al., 1983) in GEL during summer.

Mixotrophic groups were also common in the GEL. Mixotrophs can act as both producers and consumers of organic carbon; their prey includes bacteria and other phytoplankton. We included mixotrophs into the autotroph category to get a conservative

estimate of the seasonal pattern of autotroph to heterotroph biomass ratio in GEL. Even when including mixotrophs, the autotrophs were dominant only during a few bloom events (**Figure II-7**), with A:H values generally less than 1 over the whole study period. Bacterial biomass was not taken into account in our calculations. Since bacteria can sometimes contribute significantly to heterotrophic biomass, our assessment of the heterotrophic nature of the GEL is therefore highly conservative. We had no measures of bacterial abundance during the present study, but bacterial counts were obtained from flow-cytometry in 2004. Bacteria had then a mean abundance of $19.10^9 \pm 10.10^9$ cells l^{-1} , and a mean biomass of 20 ± 10 mg C m^{-3} (Sakka et al. 2000). Including bacteria in our estimate of heterotrophs would have increased the mean carbon biomass of heterotrophs by approximately 11 % using these values. Computing these data in our A/H ratio would only strengthen the importance of heterotrophs in GEL.

Our results imply that scaling plankton processes only to autotrophic production or biomass is inappropriate, because it ignores much of the energetic subsidies to the community including a heterotrophic microbial pathway. Persistent low values of A/H in GEL lagoon suggest that additional sources of energy such as a detrital pathway or low carbon export from the system due to an efficient microbial food web, are needed to sustain the high heterotrophic biomass (Del Giorgio & Gasol, 1995).

2.4.2 Comparison with the Gulf of St Lawrence and other marine

lagoons

Table II-3 provides a series of comparisons between GEL and neighbouring GSL, as well as other marine lagoons around the world, particularly where bivalve aquaculture takes place. The concentrations of nutrients in the present study were similar to earlier summer data from the Magdalen Shallows and the GSL (Souchu et al., 1991; De Sève and Dunbar, 1991; Mayzaud et al., 1992; Savenkoff et al., 2000). Chlorophyll *a* concentrations in the GSL in summer, with values between 1 and 3 $\mu\text{g l}^{-1}$ (Doyon and Ingram, 2000), were also similar. In contrast, primary production rates in GSL are somewhat lower than in GEL (Savenkoff et al., 2000). The plankton composition in GEL corresponds well with previous summer-autumn observations in the GSL, which showed the presence of a heterotrophic food web (Savenkoff et al., 2000) characterized by a dominance of small phytoplanktonic cells in the euphotic zone associated with large ciliates as was reported by Lovejoy et al. (2000), Savenkoff et al. (2000) and Tian et al. (2000). Pomquet Harbour (Nova Scotia), in southern GSL, is also characterized by small diatoms and dinoflagellates like GEL, but cell numbers and biomass of nano- and microphytoplankton are lower than in GEL (Kim et al., 2004).

Contrary to GEL, most temperate lagoons are reported to have herbivorous food webs, for example the Venice Lagoon, where nanoflagellates and diatoms dominate in terms of abundance (Acri et al., 2004). This is thought to be a recent change brought on by eutrophication, with pelagic phytoplankton replacing macroalgae over the past 25 years due to anthropogenic processes (Acri et al., 2004; Sfriso et al., 2003).

Table II-3 Chemical and biological characteristics of GEL compared to the Gulf of St Lawrence and to other lagoons around the world.

Lagoon (or GSL)	Primary productivity		Chl <i>a</i>	Taxonomy		Nutrient Characteristic	Food web	Reference
	mgC.m ⁻³ .d ⁻¹	mgC.m ⁻² .d ⁻¹	mgChl.m ⁻³	Phytoplankton	Microzooplankton			
GEL	80	219	1.75	Small cells	Dominant *	Oligotrophic	microbial food web	This study
GSL summer - autumn		~ 300-350	1 – 3	Small cells	Dominant 88% of plankton organic carbon	Low concentrations		Savenkoff et al., 2000; Doyon and Ingram, 2000
Pomquet Harbour			3.5 – 55.6	Small diatoms cells , dinoflagellates	No information	Low concentrations		Kim et al., 2004
Bodden lagoon			135	Dominant* Chlorophyceae	No information	Eutrophic		Schumann et al., 2005
Dutch Wadden Sea		800	6 – 12			Eutrophic		Cadée et Hegeman, 2002 Beukema et al., 2002 De Jonge, 1997
Thau			< 2	Dominant* microphytoplankton	Ciliates low	Oligotrophic Mussels culture	microbial food web	Dupuy et al., 1999, 2000 Lam-Hoai et al., 1997
Venice			3.55	Dominant* Micro- and nanoflagellates Diatoms bloom	No information	Eutrophic Anthropogenic pressures		Acri et al., 2004 Facca et al., 2004
Uvea			0.23	Small cells Dominant* 3 µm< = 35-85% cyanobacteria	No information	Oligotrophic	microbial food web	LeBorgne et Rodier, 1997
Mar Menor			1.11	Small flagellates		Concentration increasing since 1988	microbial food web	Gilabert, 2001a Pérez-Ruzafa et al., 2002

Dominant* : in terms of carbon biomass

Temperate lagoons as the Wadden Sea are also eutrophic with higher primary production and higher chlorophyll *a* concentrations compared to GEL (Cadee & Hegeman, 2002; De Jonge, 1997).

Mar Menor, a Mediterranean hypersaline lagoon in Spain, shows more resemblance with GEL, with high densities of flagellates and ciliates, suggesting that the microbial web may be important in this ecosystem (Gilabert, 2001a). The biovolume of Mar Menor heterotrophs remained higher than that of autotrophs except occasionally, when large celled phytoplankton bloomed.

This survey (**Table II-3**) indicates that GEL has more in common with tropical lagoons such as Takapoto (French Polynesia) or Uvea (New-Caledonia) than with temperate lagoons. These tropical lagoons are oligotrophic and dominated by microbial food-webs with a low phytoplankton biomass and fairly high primary production rates, and the primary grazers are protists (Niquil et al., 2001; Le Borgne & Rodier, 1997) as in GEL. Ciliate concentrations are nevertheless lower than those found in GEL (ciliate biomass in Takapoto lagoon varies between 1 and 24 mgC m⁻³: Loret et al., 2000).

In conclusion, the GEL lagoon is characterized in summer by: (i) low nutrient concentrations; (ii) fairly high primary productivity; (iii) dominance by small phytoplankton cells (<10µm); and (iv) high biomass of heterotrophic microplankton. This indicates that, except during the short diatom blooms, the dominant trophic pathway in GEL is the microbial food web. This is somewhat surprising since GEL has supported intensive mussel suspension culture for 25 years. Bivalves were often assumed to be herbivorous and phytoplankton was considered as their primary source of food (Page &

Hubbard, 1987). However, it has been argued that because of temporal variations in production, phytoplankton abundance may be insufficient to maintain bivalve growth and reproduction (Asmus and Asmus, 1991). Adult bivalves can assimilate many kinds of food, including dissolved organic material (Gorham, 1988; Roditi et al., 2000), bacteria (Crosby et al., 1990, Langdon & Newell, 1990; Kreeger & Newell, 1996, 2001), heterotrophic nanoflagellates (Sherr et al., 1986, Langdon & Newell, 1990; Kreeger & Newell, 1996, 2001), rotifers (Wong et al. 2003), and larger zooplankton such as small copepods and nauplii (Davenport et al. 2000; Lehane & Davenport, 2006). Our study shows that mussels can be cultivated on an industrial scale in an oligotrophic lagoon, characterized by a high biomass of heterotrophic microplankton. This suggests that heterotrophic protists could constitute a significant part of the diet of these mussels.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank O. Pitre for his help with sampling, F. Blouin and S. Leblanc for technical advice and help in the field and in the laboratory, G. Tita for his help. This study was funded by an Action concertée en Sciences et Technologies de la Mer (Fonds Québécois de la Recherche sur la Nature et les Technologies) grant to V. Koutitonsky, S. Roy et al., by ISMER, by RAQ (Réseau Aquaculture Québec) and by SODIM (Société de Développement de l'Industrie Maricole). We also thank Québec Océan for financial support of A. Trottet.

CHAPITRE 2

**Impact of suspended mussels (*Mytilus edulis* L) on plankton communities in a Magdalen Islands lagoon (Québec, Canada):
A mesocosm approach**

Aurore Trottet, Suzanne Roy, Eric Tamigneaux, Connie Lovejoy, Réjean Tremblay

RESUME

Bien que les bivalves soient généralement considérés herbivores, des études récentes ont prouvé qu'ils peuvent assimiler différentes sources de nourriture, y compris des bactéries, des nanoflagellés hétérotrophes et du zooplancton. La lagune de Grande Entrée (Îles de la Madeleine, Canada) abrite la culture de moule (*Mytilus edulis*) depuis les 25 dernières années. Cette lagune est caractérisée par une biomasse phytoplanctonique relativement faible tandis que les hétérotrophes sont abondants. Nous avons émis l'hypothèse que les hétérotrophes constituent une source potentielle de nourriture pour les moules. Des expériences *in situ* en mésocosme ont été entreprises à différentes saisons en utilisant des morceaux de boudin de la même cohorte de moules provenant de la ferme mytilicole, afin de déterminer l'impact des moules cultivées sur les communautés planctoniques locales et évaluer le rôle des hétérotrophes. La filtration des moules et des épibiontes associés a été exprimée en taux de filtration (CR). Le CR moyen de tous les taxa était faible en juin et élevé en octobre. Les diatomées, les dinoflagellés et les protistes hétérotrophes constituent le carbone planctonique le plus prélevé par les moules. Alors que les taxa de petite taille contribuent peu (< 5%) à la prise de carbone des moules, les hétérotrophes ciliés représentent entre 69 et 88 % de la biomasse totale retenue par les moules. Les analyses pigmentaires confirment généralement ces observations pour les groupes phototrophiques. La forte biomasse d'hétérotrophes retenue par les moules indique qu'ils constituent une source importante de nourriture et devraient être considérées dans l'évaluation de l'alimentation et la détermination de l'influence des moules cultivées sur les communautés planctoniques locales.

ABSTRACT

Although bivalves are generally considered herbivorous, recent studies have shown that they are able to feed on and assimilate many kinds of food, including bacteria, heterotrophic nanoflagellates and zooplankton. The Grande Entrée Lagoon (Magdalen Islands, Canada) has supported mussel (*Mytilus edulis*) cultivation for the last 25 years. Algal biomass in this lagoon is relatively low whereas heterotrophic plankton biomass is high. We hypothesize that along with phytoplankton, heterotrophs constitute a potential source of food for mussels. *In situ* mesocosm experiments were undertaken at different seasons using short socks filled with the same mussel cohort taken from an aquaculture farm, in order to determine the impact of cultured mussels on local plankton communities and assess the role of heterotrophs. Filtration activity by the mussels and associated epibionts present in the socks was expressed as clearance rates (CR). The average CR over all taxa was lowest in June and highest in October. Diatoms, dinoflagellates and heterotrophic protists constituted the bulk of planktonic carbon removed by mussels. While smaller-sized taxa contributed little (< 5%) to mussel carbon intake, large-sized heterotrophs (namely ciliates) contributed 69 to 88 %. Taxon-marker pigment analyses generally confirmed these observations for groups containing phototrophic pigments. The high heterotrophic biomass retained by mussels indicates they are a major food source for mussels in this environment and should be considered both in the evaluation of mussel feeding and in assessing the influence of cultured mussels on local plankton ecosystems.

3.1 INTRODUCTION

For over 25 years, the blue mussel *Mytilus edulis* has been cultivated using longlines suspended below surface in the marine lagoons of Magdalen Islands, eastern Canada. This industry has been expanding over the last decade (MAPAQ, 2002) and there is a need to know the carrying capacity of these lagoons, which if surpassed would result in a shortage of food for the cultured bivalves and environmental deterioration. Carrying capacity can be defined as the total bivalve biomass supported by a given ecosystem without significant disturbance of the ecosystem (Dame & Prins, 1998). Determining carrying capacity thus requires an assessment of the impact of mussel filtration activity on plankton communities. Studies to date that have addressed this impact have shown mixed results. Most of these reports, used chlorophyll *a* (Chl *a*) as a proxy for plankton, and compared Chl *a* concentrations inside and outside of mussel farms. Several studies found that mussel filtration affected Chl *a* concentrations (Cadee & Hegemann, 1974; Asmus & Asmus, 1991; Ogilvie et al., 2000) while others found no such effect (Murdoch and Oliver, 1995). These differences were attributed to local characteristics, such as the distance between the sampling location and the mussel farm, differences in mussel densities inside the farm, or differences in the residence time of the water masses within the mussel culture site. For example, in a large scale survey, Prins et al. (1996) noted no decrease in Chl *a* concentration in water passing across a mussel farm in the Oosterschelde estuary, suggesting that advection may be the dominant process in determining Chl *a* concentrations in systems with strong tidal currents.

In the semi-enclosed, shallow marine environment of Grande Entrée Lagoon (GEL), Magdalen Islands, measurements and physical modelling have shown that tidal currents are relatively weak ($<0.05 \text{ m s}^{-1}$) (Koutitonsky et al., 2002) and that local winds drive the mixing with slow renewal of the waters ($\sim 20\text{-}25$ days) (Koutitonsky & Tita, 2006). Wind mixing is however sufficient to homogenize the vertical distribution of particles in these shallow lagoons (Roy et al., 1991). In such environments with relatively long residence time, mussel farms could have an important impact on the local plankton communities. An earlier study in the GEL examined phytoplankton communities inside and outside of mussel farms to gauge the potential impact of cultivated mussels within the lagoon (Roy et al., 1991). At that time, phytoplankton monitoring showed that there was no difference between the two areas (Roy et al., 1991). Recently, Trottet et al. (2007) showed that microzooplankton communities including heterotrophic protists were important in the GEL and suggested that Chl *a* may not be the best variable to measure the overall effect of mussels on planktonic communities.

Mussels are usually assumed to be microphagous with a maximum retention efficiency for particles $> 4 \mu\text{m}$ (Møhlenberg & Riisgård, 1978) and $< 110 \mu\text{m}$. Mussel food in this size range includes diatoms, dinoflagellates, small auto- and heterotrophic flagellates, and other protists (previously referred to as proto-zooplankton) (Davenport et al., 2000; Lehane & Davenport, 2006), attached bacteria and other seston (Newell et al., 1989, 2000). Recent studies have shown that various heterotrophic protist groups could be potential prey of oysters (Le Gall et al., 1997; Dupuy et al., 1999). However, those results were from laboratory experiments where oysters were fed with either cultured heterotrophic

ciliates (Le Gall et al., 1997) or natural unfiltered water rich in flagellates and ciliates (Dupuy et al., 1999).

The aim of this study was to estimate the impact of farmed mussels on planktonic communities. We hypothesized that along with phytoplankton, heterotrophs constitute a potential source of food for mussels in Magdalen Islands. We employed a mesocosm (large bag) approach to examine the influence of mussels on their local planktonic environment avoiding the potential mixing effect by physical disturbance in the natural environment. Sections of longlines used in mussel farming, hereafter referred to as mussel socks, were added to floating mesocosms filled with raw seawater to test whether mussels selected specific planktonic taxa. The clearance rates (CRs) of mussels were calculated for each planktonic group and the importance of these groups was assessed in terms of carbon resource. Several experiments were carried out between June and October using mussels harvested on the same longline, to measure the impact on plankton communities of the same cohort of mussels at different growth stages. The results from the present study represent a first step required to portray the impact of the mussel farm on the lagoon ecosystem and will be integrated into a physical-biological model later on.

3.2 MATERIAL AND METHODS

3.2.1 Location and experimental design

The experimental site was located in Havre-aux-Maisons Lagoon (HAML), Magdalen Islands, Gulf of St. Lawrence, Canada (**Figure III-1**) at the MAPAQ facilities

(Ministère de l'Agriculture, de la Pêche et de l'Alimentation du Québec). Three sets of experiments were performed: (1) on 12 and 16 June 2004, (2) on 14 and 15 August 2004, and (3) on 6 October 2004. Mussels were respectively 11, 13 and 15 months-old during the three successive experiments. Mussel socks were collected randomly by SCUBA divers from the mussel farm of the neighbouring GEL the day before the experiment. The mussels were kept in an open-mesh basket in the lagoon until the time of the experiment. Six 50-cm long sections of longlines were cut. For three of these sections (control treatment) the soft body was extracted from the mussels, the mussel shells were cleaned and the socks were refilled with the empty shells. The experimental design consisted of two treatments in triplicate: (1) three enclosures containing a 50 cm mussel sock filled with live mussels; and (2) three enclosures containing a 50 cm mussel sock filled with empty mussel shells. The enclosures were made of clear polyethylene (200 μm thickness) bags (mesocosms). The open end of the bags was folded over a plastic steel hoop (110 cm diameter) and attached to a wooden structure. The hoop was kept above the surface of the water with a polystyrene float. The enclosure extended one meter down into the water column, and contained approximately 850 litres of seawater. All mesocosms were filled simultaneously with seawater pumped directly from the HAM lagoon. For laboratory analysis, water samples were collected using a manual pump from each mesocosm at the initial time (t_0 , when mussels were added) and after 2 hours (t_{2h}). The experiment lasted only 2 hours in order to maintain optimised living conditions for the mussels. Oxygen levels were continuously monitored in the bags with a Hanna Inst. DO meter (model HI 9142) to gage oxygen depletion over the experimental time course.

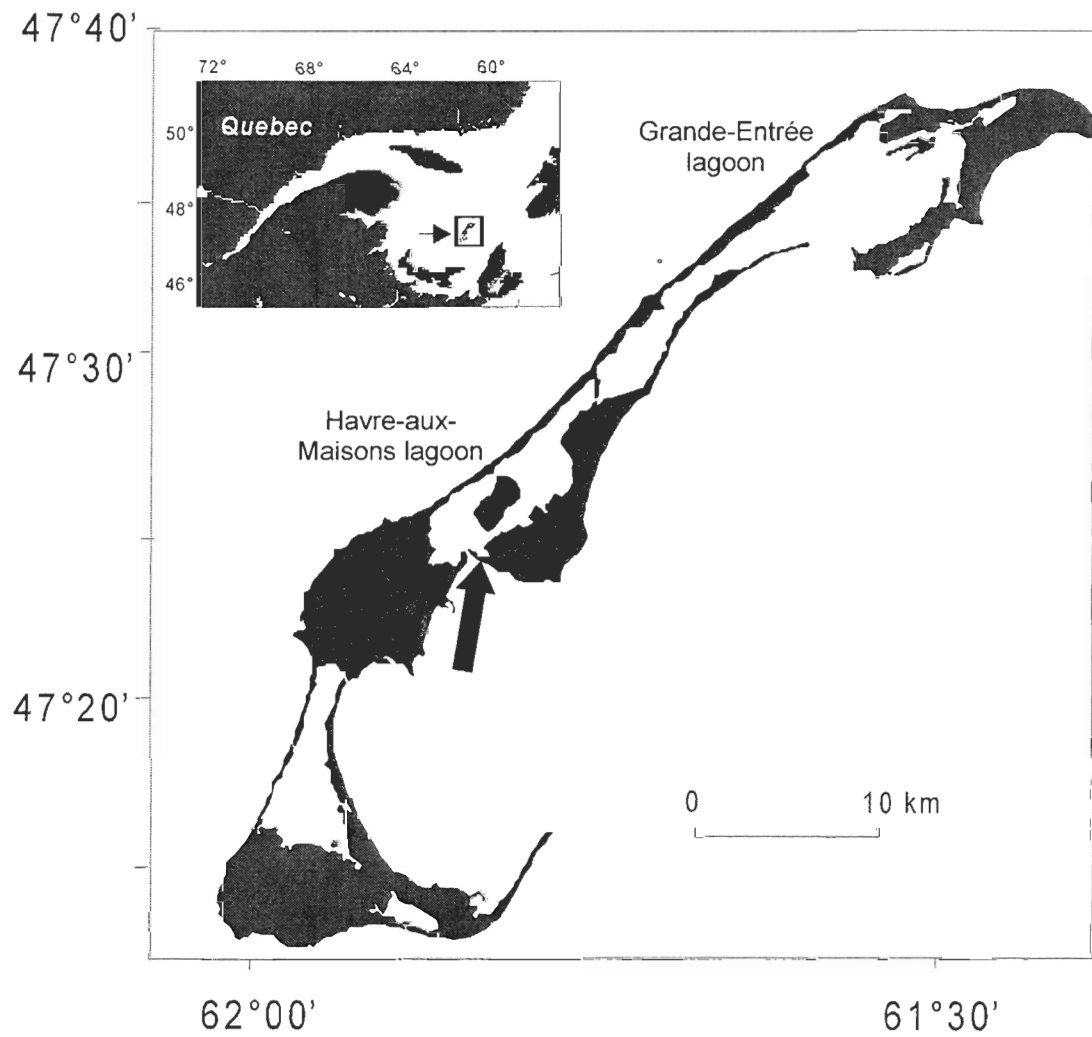


Figure III-1 Location of mesocosm experiments (black arrow) in Havre-aux-Maisons lagoon in the Magdalen Islands, Québec, Canada.

3.2.2 Nutrient analyses

Triplicate 5 ml water samples were frozen for subsequent nutrient analysis. Nitrate (NO_3^-), nitrite (NO_2^-), phosphate (dissolved reactive inorganic ortho-phosphate ion, HPO_4^{2-}) and silicic acid ($\text{Si}(\text{OH})_4$) concentrations were estimated within 6 weeks with a Technicon auto-analyzer using standard methods from Strickland & Parsons (1972), modified following the JGOFS protocols (1994). Ammonium concentrations were measured 2 hours after sample collection using the fluorometric method of Holmes et al. (1999).

3.2.3 Microscopic counts for autotrophic and heterotrophic protists

All samples for phytoplankton and heterotrophic protist identification were fixed in acid iodine Lugol solution at 2% final v/v concentration. Species were identified and enumerated as in Trottet et al. (2007) with a combination of fluorescence and Ütermohl sedimentation (Lovejoy et al., 1993, 2000). At the beginning of sample sedimentation (50 ml for 24 h), 100 μl of saturated sodium thiosulphate, a bleaching agent, was added followed by 50 μl (0.0007 % final v/v) of DAPI enhancing the brightness of the fluorescence. For each sample, plankton communities were counted at two magnifications: 400X for cells $>10 \mu\text{m}$ and 1000X for cells $<10 \mu\text{m}$, with an inverted phase-contrast microscope (Zeiss Axiovert 100). At least 300-350 cells were counted in each case. Plankton species were identified using standard references (Bérard-Therriault et al., 1999; Horner, 2002; Tomas, 1993). It was possible to simultaneously view the DAPI-stained nuclei (blue) and chlorophyll *a* autofluorescence (red) and thereby locate and differentiate colorless protists from photosynthetic species. Ciliates with their characteristic macro- and

micronuclei under epifluorescence (Lovejoy et al., 1993) were identified with reference to Bérard-Therriault et al., 1999 and the web site <http://www.liv.ac.uk/ciliate/intro.htm>.

Cells were measured using an ocular micrometer. Their volumes were calculated from standard geometric shapes (Hillebrand et al., 1999) and carbon content estimated from relationships described in Menden-Deuer & Lessard (2000). For convenience, hereinafter, the term biomass refers to carbon biomass.

3.2.4 Pigment analysis

HPLC-based chlorophyll and carotenoid signatures were used as a taxonomic complement to cell identification (Roy et al., 1996; Jeffrey et al., 1997; Ansotegui et al., 2001) and to assess the relative importance of delicate or small phytoplankton, which are frequently underestimated with microscopy. Seawater samples were filtered through 25 mm Whatman GF/F glass fiber filters. Details of the extraction protocol are as in Trottet et al. (2007). Samples were analysed for pigments by HPLC chromatography following the method described by Zapata et al. (2000).

Chl *a* values were transformed into carbon (C) equivalents using a C : Chl *a* ratio of 30 when diatoms were dominant (August) (Roy et al., 2000), 80 when dinoflagellates were dominant (16 June) (Roy et al., 2000) and 55 in other cases (12 June, 6 October) (Sinclair, 1978).

Carbon conversion was also calculated for fucoxanthin, a diatom biomarker (but also present in other groups such as Prymnesiophyceae and Chrysophyceae) using a

weight-specific ratio of 1.67 for Chl *a* : fucoxanthin. The same was done with peridinin, present in dinoflagellates, using a ratio of 0.57 for Chl *a* : peridinin (Roy et al., 1996). For 19'-hexanoyloxyfucoxanthin (HFU), present in Prymnesiophyceae, a ratio of 1.25 was used for Chl *a* : HFU and for zeaxanthin (present in "green algae"), a ratio of 2 was used for Chl *a* : zeaxanthin (Bidigare et al., 1989). Chl *a* for these various algal groups was then converted into carbon as described above.

3.2.5 Flow cytometry

Flow cytometry was used to determine the abundance of picoplankton including bacteria. Samples were fixed with a 1% final v/v paraformaldehyde solution and analyzed with a FACSort Analyser flow cytometer (FCM, Becton Dickinson, San Jose, CA, equipped with a 488 nm laser beam of 15 mW), following the addition of 2, 6 and 10 μm beads as internal standards (YG, Fluoresbrites, Polyscience, Inc., Warrington, PA). The following information were collected for each sample: (1) cell concentration was determined from both the pump flow rate (picoplankton: $60\mu\text{l min}^{-1}$; bacteria: $12\mu\text{l min}^{-1}$) and the sample run time, (2) cell size from the forward-angle light scatter (FSC, $\theta = 1-10^\circ$, size index), (3) cell "roughness" from the side-angle light scatter (SSC, $\theta = 90^\circ$, index of internal contents) and (4) chl fluorescence ($> 650\text{ nm}$). The data were collected and analyzed using the Cell Quest and Attractors (software from Becton-Dickinson).

3.2.6 Calculation of CRs and retained carbon resource

To estimate the effect of mussel filtration on the various taxa of phytoplankton, flagellates, and ciliate communities, the clearance rate (CR) was calculated. CR is defined as the theoretical water volume cleared of particles per unit time, per mussel tissue dry weight ($l\ h^{-1}\ g^{-1}$) (Bayne & Widdows, 1978). At the end of the incubation, the body mass of mussels was dried during 72 h at 65 °C, and weighed (g DW). This weight was transformed into that of a standard mass individual by using an allometric equation in order to normalize the results of CR calculation (Widdows & Johnson, 1988).

The CR of mussels was calculated using cell abundance and pigment concentration as in Coughlan (1969) with the following equation:

$$CR = [\ln (C_0/C_f) / (t_f - t_0) \times V] / m^\alpha$$

where C_0 is the initial cell or pigment concentration, C_f = final concentration, $(t_f - t_0)$ = duration (h) of the experiment, V = bag volume (l), m = dry tissue weight (g) and α = allometric coefficient of 0.72 as estimated in Riisgård & Møhlenberg (1979).

To take into account possible plankton growth or sedimentation in the bags during the experiments, the rate of change of each taxon in the control mesocosms ($\ln(C_0/C_f)/2h$) was subtracted from the rate of change measured in the mesocosms with live mussels following the approach adopted by Frost (1972) to determine copepod grazing rates.

The specific contribution of the various planktonic taxa to the particulate matter retained by mussel socks was expressed as living carbon biomass retained per unit time and

per g of mussel dry tissue ($\mu\text{g C h}^{-1} \text{g}^{-1}$). This was calculated by multiplying the estimated *in situ* carbon resource of each taxon ($\mu\text{g C l}^{-1}$) by the corresponding standardized CR ($\text{l h}^{-1} \text{g}^{-1}$).

3.2.7 Statistical analysis

All statistical analyses were performed using the Systat 11 software and we considered p -values < 0.05 as significant. In order to test whether nutrient concentrations were limiting in either treatments during the experiments, a 2-way partially nested analysis of variance (ANOVA) was used to estimate nutrient concentration differences due to time and treatments. Both time and the treatments represent fixed factors, with 2 levels (t_0 and t_{2h} ; live mussels *versus* control (empty mussels)) respectively.

Due to the absence of replicates for each sampling time inside the mesocosms, initial and final planktonic abundances and pigment concentrations from the three experiments with or without live mussels were compared using Student's t -test (data were previously tested for normality using the Kolmogorov-Smirnov test).

To compare the variations of Chl a concentrations, bacteria abundances, and CRs between the seasons, one way ANOVAs with experiment day as factor were used.

3.3 RESULTS

3.3.1 Initial experimental conditions for plankton, bacterial abundances and chlorophyll *a* for both treatments (t_0)

The plankton assemblage in the HAM seawater was diverse both taxonomically and in terms of size (**Table III-1**). All major groups of marine plankton were found and the majority of cells (~75% in terms of abundance) were <20 μm . However, large ciliates (mean size: 50 μm) dominated the plankton biomass throughout the study.

At the beginning of each experiment, the planktonic, bacterial abundances (data not shown) and Chl *a* concentrations were not significantly different between the control and live mussel treatments (t-test, $n=6$, $p > 0.05$; **Table III-2**) in keeping with the same start water in the six mesocosms.

3.3.2 Nutrient and oxygen concentrations during experiments

Nutrient samples were taken at t_0 and t_{2h} (**Table III-2**) in control and experimental treatments and no differences were observed between treatments for nitrate, phosphate, silicate and ammonium concentrations. Oxygen concentration remained constant in the controls, whereas it decreased by a maximum of 5 % in the live mussel treatment at the end of experiments (**Table III-2**).

Table III-1 Average cell dimension, cell volume, carbon biomass per cell of taxonomic groups encountered in the water from the HAM lagoon during the mesocosm experiments. Volumes were calculated from standard geometric shapes (Hillebrand et al., 1999) and carbon content estimated from relationships described in Menden-Deuer & Lessard (2000).

Organism	Average dimension (μm)	Volume (μm^3)	Carbon per cells ($\mu\text{gC cell}^{-1}$)	June		August		October
				12	16	14	15	6
Bacillariophyceae								
Centric								
<i>Chaetoceros</i> cf. <i>affinis</i> Lauder	9x15	636	93	+	+++		+++	
<i>Chaetoceros brevis</i> Schütt	17x11	1077	152		+++		+++	
<i>Chaetoceros radicans</i> Schütt	10x6.5	331	32					
<i>Chaetoceros</i> cf. <i>simplex</i> Ostenfeld	13x9	551	81		+++		+++	
<i>Chaetoceros minimus</i> (Levander) Marino Giuffrè Montresor & Zigone	4x3	22.5	4			+++	+++	
<i>Leptocylindrus minimus</i> Gran	25x1.8	105	13	+	++	+	++	
<i>Leptocylindrus danicus</i>	50x10.5	1896	131	+	++			
<i>Rhizosolenia setigera</i> Brightwell	123x3.8	6850	371			++		
<i>Rhizosolenia</i> sp.	38x1	3065	194				++	++
<i>Skeletonema costatum</i> (Greville) Cleve	5.5x4.5	262	26					+++
Pennal								
<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehrenberg) Lewin & Reimann	60x3.5	135	15	+	+		++	
<i>Gyrosigma fasciola</i> (Ehrenberg) Griffith & Henfrey	95x20.5	4869	282	+	+			+
<i>Lennoxia faveolata</i> Thomsen	70x1.5	129	19	+	++	++	+	++
<i>Licmophora gracilis</i> (Ehrenberg) Grunow.	27x8.5	5607	316	++	++	++	++	++
<i>Navicula</i> spp.	25x8.4	495	44	+	+	++	+	++
<i>Tabularia</i> sp.	7.4x2.1	165	18	+	+	++	+	+
<i>Thalassionema nitzschoides</i>	21x2	95	12	+	++	++		+
<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i> (Cleve) Heiden in Heiden and Kolbe	50x1.5	58	8	+	++	+		
Dinoflagellates								
<i>Gymnodinium</i> / <i>Gyrodinium</i> spp. (5–10 μm)	7x5.5	141	22	+++	+++	++	+++	+++
<i>Gymnodinium</i> / <i>Gyrodinium</i> spp. (10–20 μm)	15x9	1001	142	++	++	++	++	+
<i>Gymnodinium</i> / <i>Gyrodinium</i> spp. (20–50 μm)	33x21	14117	1702	+	+	+	+	++
Prasinophyceae								
<i>Pyramimonas</i> Schmarida spp.	7.3x5	48	8	++	++	+++	+++	+++
Cryptophyceae								
<i>Hemiselmis virescens</i> Droop.	5.5x2.5	40	7	++	++	+++	+++	+++
<i>Teleaulax amphioxeia</i> Hill	8x7.5	228	35	++	++	+++	+++	+++
Euglenophyceae								
<i>Eutreptiella eupharyngea</i> Moestrup and Norris	41x7.5	839	120	++	+	+	+	
Prymnesiophyceae								
<i>Chrysochromulina</i> spp. (3–7 mm)	6x4.5	85	14	+++	+++	++	+++	++
Chrysophyceae								
<i>Dinobryon balticum</i> (Schütt) Lemmermann	10x3.5	25.5	4		++			
Katablephariaceae								
<i>Leucocryptos marina</i> (Braarud) Butcher	9x5.8	130	21	++	+			
Ciliates								
Aloricatae								
<i>Balanion comatum</i> Wulff	8x6.3	211	33	+			+	+
<i>Laboea strobila</i> Lohmann	84.5x47	177337	18 326		+			
<i>Lohmanniella oviformis</i> Leegaard	24x22	7238	909			+		
<i>Mesodinium rubrum</i> Leegaard	31.5x26	13940	1 682	+	+		+	
<i>Strombidium constrictum</i> (Meunier) Wulff	48x37	45815	5 142					
<i>Strombidium acutum</i> Leegaard	26x23	9425	1 165	+	+		+	+
<i>Strombidium</i> sp.	50x45	51710	5 761			+		
Tintinnids								
<i>Tintinnopsis beroidea</i> Stein	93x46	56968	6 070	+	+	+		+
<i>Helicostomella kiliensis</i> Laackmann	92x23.5	24290	2 834		+	+		+
<i>Eutintinnus tubulosus</i> Ostenfeld	28x24	32869	3 765		+		++	++

+: < 10 000 cells l^{-1} ; ++: 10 000 – 100 000 cells l^{-1} ; +++: > 100 000 cells l^{-1}

Table III-2 Concentrations of oxygen ($\text{mg O}_2\cdot\text{l}^{-1}$), chlorophyll *a* (Chl *a* in $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$) and nutrients (μM) in the control (empty mussels) and live mussels treatments at time 0 and 2 hours after, for all mesocosm experiments.

		12 June				16 June			
		T 0		T 2h		T 0		T 2h	
		Control	Mussel	Control	Mussel	Control	Mussel	Control	Mussel
Oxygen	mean \pm SD	9.3 \pm 0.1	9.3 \pm 0.1	9.3 \pm 0.1	8.9 \pm 0.1	10.1 \pm 0.1	10.1 \pm 0.0	10 \pm 0.1	9.5 \pm 0.1
Chl <i>a</i>	mean \pm SD	0.29 \pm 0.12	0.35 \pm 0.01	0.28 \pm 0.08	0.17 \pm 0.02*	0.53 \pm 0.02	0.57 \pm 0.09	0.50 \pm 0.02	0.21 \pm 0.01*
Silicate	mean \pm SD	0.98 \pm 0.11	0.92 \pm 0.07	1.07 \pm 0.21	1.04 \pm 0.19	0.85 \pm 0.01	0.80 \pm 0.01	0.81 \pm 0.02	0.79 \pm 0.13
Phosphate	mean \pm SD	0.43 \pm 0.05	0.43 \pm 0.02	0.46 \pm 0.05	0.48 \pm 0.05	0.52 \pm 0.09	0.47 \pm 0.03	0.52 \pm 0.04	0.49 \pm 0.06
Nitrate	mean \pm SD	0.24 \pm 0.04	0.23 \pm 0.05	0.23 \pm 0.08	0.32 \pm 0.18	0.26 \pm 0.06	0.24 \pm 0.01	0.25 \pm 0.01	0.25 \pm 0.02
Ammonium	mean \pm SD	--	--	--	--	0.42 \pm 0.08	0.29 \pm 0.12	0.29 \pm 0.24	0.46 \pm 0.03
		14 August				15 August			
		T 0		T 2h		T 0		T 2h	
		Control	Mussel	Control	Mussel	Control	Mussel	Control	Mussel
Oxygen	mean \pm SD	9 \pm 0.1	9 \pm 0.0	9 \pm 0.1	8.6 \pm 0.1	8.3 \pm 0.2	8.3 \pm 0.1	8.4 \pm 0.1	7.8 \pm 0.1
Chl <i>a</i>	mean \pm SD	1.86 \pm 0.77	2.21 \pm 0.46	2.24 \pm 0.07	0.62 \pm 0.04*	3.75 \pm 0.08	4.14 \pm 0.25	3.64 \pm 0.22	2.16 \pm 0.18*
Silicate	mean \pm SD	1.21 \pm 0.32	1.01 \pm 0.07	0.90 \pm 0.02	1.20 \pm 0.33	1.23 \pm 0.07	1.57 \pm 0.46	1.19 \pm 0.17	1.67 \pm 0.40
Phosphate	mean \pm SD	0.74 \pm 0.04	0.67 \pm 0.10	0.67 \pm 0.03	0.78 \pm 0.03	0.62 \pm 0.04	0.70 \pm 0.14	0.64 \pm 0.05	0.80 \pm 0.03
Nitrate	mean \pm SD	0.32 \pm 0.18	0.27 \pm 0.05	0.27 \pm 0.04	0.26 \pm 0.09	0.37 \pm 0.06	0.35 \pm 0.04	0.31 \pm 0.09	0.38 \pm 0.04
Ammonium	mean \pm SD	0.75 \pm 0.12	0.39 \pm 0.33	0.56 \pm 0.10	0.35 \pm 0.08	0.12 \pm 0.1	0.21 \pm 0.07	0.23 \pm 0.05	0.36 \pm 0.28
		6 October							
		T 0		T 2h					
		Control	Mussel	Control	Mussel				
Oxygen	mean \pm SD	8.6 \pm 0.1	8.6 \pm 0.0	8.7 \pm 0.1	8.2 \pm 0.2				
Chl <i>a</i>	mean \pm SD	1.12 \pm 0.05	1.25 \pm 0.07	1.11 \pm 0.06	0.73 \pm 0.05*				
Silicate	mean \pm SD	1.10 \pm 0.04	1.05 \pm 0.06	1.09 \pm 0.00	1.08 \pm 0.01				
Phosphate	mean \pm SD	0.48 \pm 0.02	0.45 \pm 0.02	0.49 \pm 0.03	0.52 \pm 0.01				
Nitrate	mean \pm SD	0.50 \pm 0.07	0.46 \pm 0.01	0.45 \pm 0.09	0.43 \pm 0.03				
Ammonium	mean \pm SD	0.14 \pm 0.03	0.39 \pm 0.11	0.43 \pm 0.25	0.27 \pm 0.13				

* : chlorophyll *a* concentrations significantly lower inside the mussel treatment compared to the control treatment.

3.3.3 Impact of mussels on plankton communities

In all the bags with live mussels, a significant decrease of cell abundance was observed at the end of the 2-h incubation for all taxonomic groups whereas there was no significant decrease in the control treatments (**Figure III-2**). However, some differences were observed between seasons.

Spring

In late spring (12 and 16 June) temperatures were between 11 and 12°C and 11 month old mussels (mean size of 2.7 cm) were used, for a total of 330 mussels in the 50 cm socks (**Table III-3**). Total plankton cell abundance averaged $4.7 \cdot 10^6$ cells l^{-1} with slightly higher values during the second experiment (16 June) (**Table III-4a, 4b**). There was a significant increase in diatom abundance by ca. 10 times between dates ($F_{4,10} = 15.9$, $p = 0.007$) with concentrations of $0.5 \cdot 10^6$ cells l^{-1} on 16 June. Chl *a* concentrations were also significantly higher on 16 June ($0.57 \mu g l^{-1}$) than on 12 June ($0.35 \mu g l^{-1}$) ($F_{4,10} = 116.3$, $p = 0.048$). This diatom increase was associated with a decrease of silicate concentrations (12 June: $0.95 \mu M$; 16 June: $0.82 \mu M$) and suggests that a bloom was occurring. *Chaetoceros* cf *affinis* Lauder ($\sim 90 \cdot 10^3$ cells l^{-1}), and *C. cf simplex* Ostenfeld ($\sim 90 \cdot 10^3$ cells l^{-1}) were the dominant centric diatoms at that time. In addition, a significant increase of several pennate diatoms was observed ($F_{4,10} = 40.8$, $p = 0.0001$), the most common species being *Licmophora gracilis* (Ehrenberg) Grunow, *Tabularia* spp., and *Navicula* spp. Dinophyceae were also abundant with a significant increase of *Gymnodinium* - *Gyrodinium* spp. $<10 \mu m$

($F_{4,10} = 15.1$, $p = 0.006$). The microzooplankton assemblage in the HAM was dominated by ciliates ($\sim 50 \cdot 10^3$ cells l^{-1}) and unidentified heterotrophic nanoflagellates ($\sim 0.13 \cdot 10^6$ cells l^{-1}) with similar concentrations in both experiments. Phytovorous ciliates of the subclass Choreotrichia were numerically dominant, in particular the naked choreotrichs *Laboea strobila* Lohmann and *Strombidium* spp. The most common loricate choreotrich was *Helicostomella* sp. Laachmann. The majority of unidentified nanoflagellates displayed no autofluorescence, suggesting that they were mainly heterotrophs.

By multiplying the specific cell carbon content for each taxon by the *in situ* abundance, we estimated the relative contribution of each taxon to the total carbon content of the planktonic community (**Table III-4a, 4b**). In spite of their relatively low numerical abundance, heterotrophic protists constituted the most important carbon resource due to their larger biovolumes. In both experiments, ciliates represented respectively 56 and 70 % of the total biomass of plankton. Dinophyceae represented the second most important planktonic carbon resource with 19 % (12 June) and 11 % (16 June) followed by diatoms (12 %), which were composed mainly by benthic species. Although the numerical abundance of small-sized unidentified heterotrophic nanoflagellates, Cryptophyceae, and Prymnesiophyceae was high compared to other plankton groups, their individual biomass was small compared to protists or diatoms and, in general, large cells made up the bulk of carbon biomass (**Table III-1, Table III-4b**).

CR values ranged between 0.4 and 6.6 $l \cdot h^{-1} \cdot g^{-1}$ in June (**Table III-4**). Ciliate CR was one of the highest with 3.24 and 5.25 $l \cdot h^{-1} \cdot g^{-1}$. There was a trend, with an increase in CR

between the 12 June and the 16 June, for all planktonic taxa except Dinophyceae. However, this increase was significant only for picophytoplankton ($F_{4,10} = 15.58$, $p = 0.0001$) and Prymnesiophyceae ($F_{4,10} = 12.25$, $p = 0.017$).

The total plankton carbon retained by mussel socks ranged between 161 and 734 $\mu\text{g C h}^{-1} \text{g}^{-1}$. There was a significant increase in those values between 12 and 16 June ($F_{4,10} = 10.5$, $p = 0.047$). Ciliates, dinoflagellates and diatoms contributed the most to the living carbon retained by mussels since these taxa had the highest carbon biomass and were associated with high CR values (**Table III-4**). For their part, ciliates (110 μg - 585 $\mu\text{g C h}^{-1} \text{g}^{-1}$) represented 69 to 79 % of the total plankton carbon retained by mussels. Dinophyceae ranged between 3 and 14 %, while diatoms were between 10-11 % for both experiments in June (**Table III-4**).

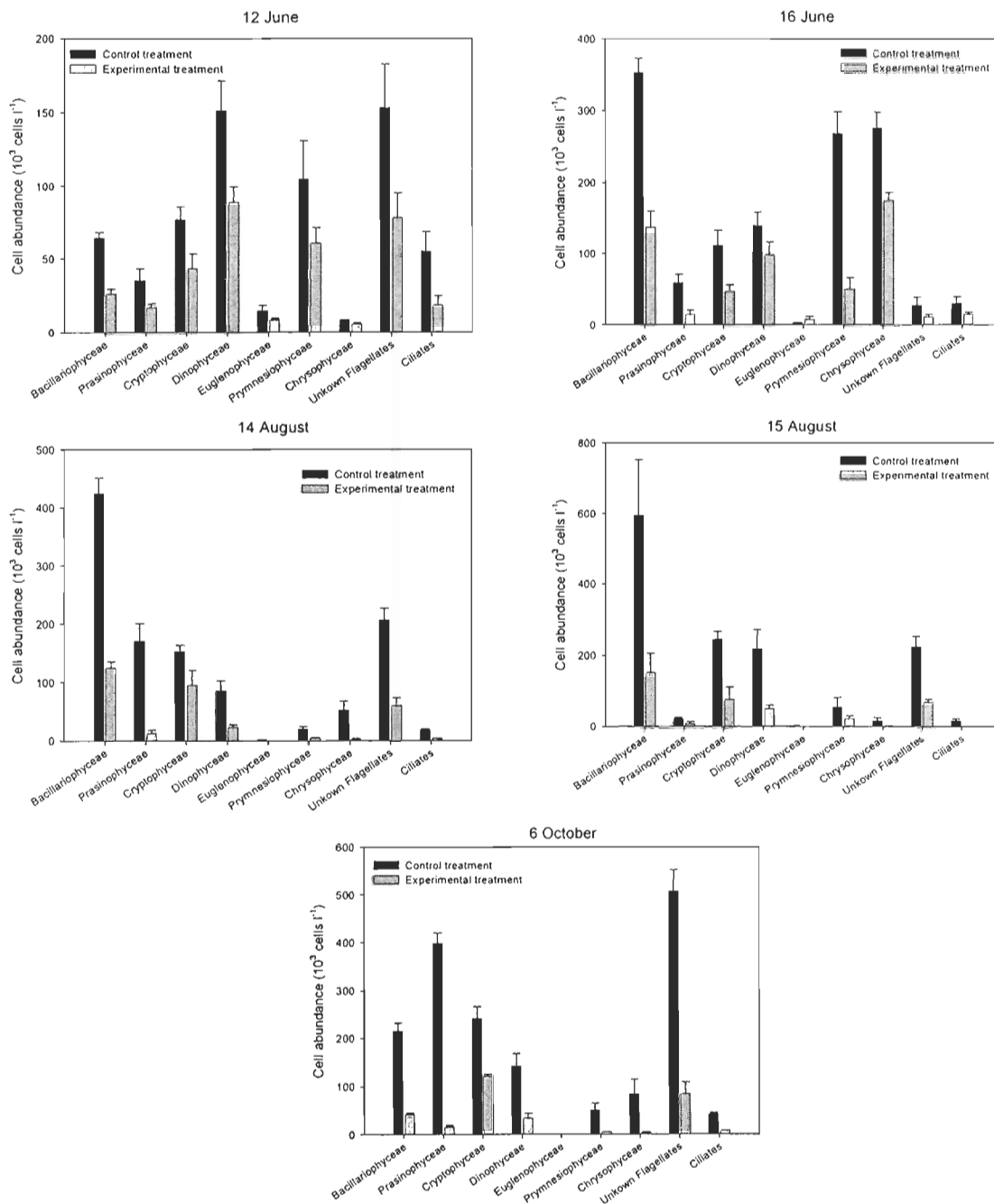


Figure III-2 Abundance of plankton communities (10^3 cells l^{-1} ; mean \pm SD) in control and experimental mesocosms during the spring (12 -16 June, 14 - 15 August, and 6 October) at the end of the 2 hours of experiment

Table III-3 Water temperature and mussel characteristics (number, length, and dry weight of meat) in 50 cm socks of the mesocosm experiments (2nd fix: secondary mussel fixation)

	12 June	16 June	14 August	15 August	6 October
Water temperature (°C)	11	12	20	20	9
Age of mussels (months)	11	11	13	13	15
Number of mussels	330	330	250	250	230 (2 nd fix)
Mean length of mussels (cm ± SD)	2.7 ± 0.9	2.7 ± 0.9	5.5 ± 0.6	5.5 ± 0.6	6.2 ± 0.7
Mean dry weight of meat (g ± SD)	59.1 ± 1.7	59.1 ± 1.7	86.4 ± 2.4	86.4 ± 2.4	89.3 ± 1.9

Table III-4 Planktonic communities and phytoplanktonic pigments present during a) the 12 June and b) 16 June mesocom experiments. Cell abundances were converted into carbon biomass ($\mu\text{g C l}^{-1}$ and %) and multiplied by clearance rate (CR, $\text{l h}^{-1} \text{g}^{-1}$) to calculate the carbon biomass retained by mussels socks ($\mu\text{g C h}^{-1} \text{g}^{-1}$ and % of total).

a

12 June							
TAXA	Mean size μm	Cell abundances at t_0 10^3 l^{-1} mean \pm SD	Carbon biomass at t_0 $\mu\text{gC l}^{-1}$ mean \pm SD	%	Standardized CR $\text{l h}^{-1} \text{g}^{-1}$	Plankton carbon biomass retained by mussels socks $\mu\text{g C h}^{-1} \text{g}^{-1}$ %	
Bacillariophyceae							
Centric	5-12	15.5 \pm 8.2	1.1 \pm 0.6	1.85	2.87 \pm 2.51	3.20	1.98
Pennate	10-30	48.8 \pm 6.5	5.9 \pm 0.7	9.70	2.18 \pm 0.07	12.82	7.91
Prasinophyceae	2-9	35.3 \pm 7.9	0.2 \pm 0.0	0.33	1.10 \pm 1.70	0.22	0.14
Cryptophyceae	2-7	76.9 \pm 9.0	1.6 \pm 0.2	2.64	1.66 \pm 1.31	2.66	1.65
Picoplankton	< 2	3 560 \pm 402	2.2 \pm 0.2	3.71	2.28 \pm 0.00	5.13	3.20
Dinophyceae	5-50	151.2 \pm 20.4	11.4 \pm 2.0	18.81	2.02 \pm 1.01	23.04	14.36
Euglenophyceae	5-15	14.8 \pm 3.8	2.2 \pm 0.5	3.63	0.91 \pm 1.47	2.01	1.25
Prymnesiophyceae	5-10	105.2 \pm 25.6	1.1 \pm 0.2	1.82	0.78 \pm 0.36	0.86	0.54
Chrysophyceae	5-10	9.0 \pm 0.0	0.1 \pm 0.0	0.08	0.39 \pm 0.00	0.02	0.01
Unknown Flagellates	3-10	153.2 \pm 29.6	0.9 \pm 0.1	1.49	2.28 \pm 1.44	2.05	1.28
Ciliates	20-90	55.2 \pm 13.2	33.9 \pm 5.4	55.94	3.24 \pm 1.98	109.98	68.53
Total		4 225.1 \pm 526.2	60.6 \pm 9.9	100.00		160.48	100.00
PIGMENTS		Concentration at t_0 μM	Carbon biomass at t_0 $\mu\text{gC l}^{-1}$ mean \pm SD		Standardized CR $\text{l h}^{-1} \text{g}^{-1}$ mean \pm SD	Plankton carbon biomass retained by mussels socks $\mu\text{g C h}^{-1} \text{g}^{-1}$ mean \pm SD	
Chlorophyll a		0.35 \pm 0.01	19.15 \pm 0.69		2.65 \pm 0.37	50.79 \pm 0.25	
Chlorophyll b		0.06 \pm 0.00	3.47 \pm 0.26		1.33 \pm 0.84	4.61 \pm 0.22	
Fucoxanthin		0.12 \pm 0.02	6.79 \pm 0.224		3.72 \pm 0.87	25.25 \pm 0.19	
Zeaxanthin		0.05 \pm 0.00	2.75 \pm 0.00		1.57 \pm 0.33	4.32 \pm 0.00	
Peridinin		0.02 \pm 0.00	0.98 \pm 0.13		1.79 \pm 0.90	1.75 \pm 0.12	
Alloxanthin		0.11 \pm 0.01	5.97 \pm 0.53		3.74 \pm 0.88	22.36 \pm 0.46	

A: autotrophs, M: mixotrophs, H:heterotrophs

b

16 June							
TAXA	Mean size μm	Cell abundances at t_0 10^3 l^{-1} mean \pm SD	Carbon biomass at t_0 $\mu\text{gC l}^{-1}$ mean \pm SD		Standardized CR $\text{l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$	Plankton carbon biomass retained by mussels socks $\mu\text{g C h}^{-1} \text{ g}^{-1}$	
				%			%
Bacillariophyceae							
Centric	5-12	352.3 \pm 10.3	9.1 \pm 1.1	5.69	5.10 \pm 1.59	46.4	6.30
Pennate	10-30	160.7 \pm 20.9	8.6 \pm 2.5	5.37	3.87 \pm 0.80	33.26	4.51
Prasinophyceae	2-9	56.3 \pm 6.3	0.3 \pm 0.1	0.19	4.48 \pm 1.47	1.34	0.18
Cryptophyceae	2-7	156.5 \pm 21.7	2.2 \pm 0.4	1.37	3.92 \pm 0.45	8.62	1.17
Picoplankton	< 2	3 810 \pm 1 470	2.4 \pm 0.3	1.51	1.04 \pm 0.65	2.51	0.34
Dinophyceae	5-50	235.2 \pm 23.5	18.1 \pm 0.8	11.31	1.31 \pm 0.66	23.75	3.23
Euglenophyceae	5-15	9.8 \pm 0.9	0.5 \pm 0.1	0.31	2.74 \pm 0.00	1.37	0.19
Prymnesiophyceae	5-10	331.7 \pm 81.9	4.1 \pm 0.7	2.56	6.64 \pm 1.91	27.20	3.70
Chrysophyceae	5-10	20.9 \pm 9.6	0.1 \pm 0	0.06	5.07 \pm 1.93	0.51	0.07
Unknown Flagellates	3-10	118.9 \pm 12.5	3.3 \pm 0.5	2.06	2.47 \pm 0.50	8.14	1.11
Ciliates	20-90	47.1 \pm 14.1	111.3 \pm 9.4	69.56	5.25 \pm 0.70	583.83	79.45
Total		5300.4 \pm 1 617.7	160.0 \pm 15.1	100.00		734.87	100.00
PIGMENTS		Concentration at t_0 μM mean \pm SD	Carbon biomass at t_0 $\mu\text{gC l}^{-1}$ mean \pm SD		Standardized CR $\text{l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ mean \pm SD	Plankton carbon biomass retained by mussels socks $\mu\text{g C h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ mean \pm SD	
Chlorophyll <i>a</i>		0.57 \pm 0.01	45.6 \pm 0.55		3.97 \pm 0.51	181.08 \pm 0.28	
Chlorophyll <i>b</i>		0.05 \pm 0.01	4.34 \pm 0.57		0.85 \pm 0.04	3.69 \pm 0.02	
Fucoxanthin		0.32 \pm 0.03	25.48 \pm 2.20		4.20 \pm 1.38	107.09 \pm 3.03	
HFU		0.07 \pm 0.00	5.60 \pm 0.00		0.47 \pm 0.10	2.63 \pm 0.01	

A: autotrophs, M: mixotrophs, H: heterotrophs

Summer

In summer (14-15 August), temperatures were warmer than in the spring (20°C, **Table III-3**). Thirteen month old mussels were used in the two mesocosm experiments, where 250 mussels with a mean size of 5.5 cm were present in the 50 cm socks (**Table III-3**).

Total plankton cell abundance was 2 to 4 times greater than in the June experiments with respectively $10.2 \cdot 10^6$ cells l^{-1} on 14 August and $23.5 \cdot 10^6$ cells l^{-1} on 15 August (**Table III-5**). Higher abundance of plankton in the August sampling was mainly due to a high abundance of picophytoplankton, centric diatoms, and Cryptophyceae (**Tables III-4 and 5**).

Ciliates represented respectively 53-81 % of the total carbon biomass of plankton in August (**Table III-5a, 5b**). Dinophyceae represented the second most important carbon biomass with 5-19%, followed by diatoms with 6-13 % and picophytoplankton with 3-9%. The carbon biomass of other taxa remained low in August (< 2%).

On average, CRs in August were double the June values (**Tables III-4 and 5**) and ranged between 1.1 and $10.2 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$. The highest CR values were for ciliates (only 15 August, $F_{4,10} = 7.9$, $p < 0.05$), dinoflagellates ($F_{4,10} = 11.1$, $p < 0.05$), and Prasinophyceae ($F_{4,10} = 18.0$, $p < 0.05$). There was a significant CR increase between 12 June and the experiments in August for pennate diatoms ($F_{4,10} = 12.1$, $p < 0.05$); Prymnesiophyceae ($F_{4,10} = 12.1$, $p = 0.004$) and Chrysophyceae ($F_{4,10} = 23.4$, $p = 0.0001$). Although picoplankton abundance was very high in August, their CRs were similar to those in June at ca. $1 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$.

The total carbon biomass of plankton retained by mussel socks ranged from 1143 to 1173 $\mu\text{g C h}^{-1}$, roughly seven times higher than on 12 June ($F_{4,10} = 10.5$, $p < 0.05$) (**Table III-4** and **5**). Most of this carbon was made up of ciliates (~80%), dinoflagellates and diatoms contributing only 5-15% (**Table III-5**).

Autumn

Due to strong winds, only one mesocosm experiment was conducted in October when temperatures were colder (9 °C, **Table III-3**). The socks then contained 230 15-month old, mussels, with a mean length of 6.5 cm (**Table III-3**). Some very small mussels from secondary fixation were observed on these socks, but these were not considered in our calculations as all individuals were < 5 mm and overall contribution to the total biomass was low (Richard et al., 2006)

Overall, planktonic cell abundances with $\sim 5.3 \cdot 10^6$ cells l^{-1} in October were not significantly different from those found in June ($F_{4,10} = 103.5$, $p > 0.05$) (**Table III-6**). The most abundant group were the small picophytoplankton with $3.5 \cdot 10^6$ cells l^{-1} followed by unidentified heterotrophic flagellates ($0.5 \cdot 10^6$ cells l^{-1}), Prasinophyceae ($0.4 \cdot 10^6$ cells l^{-1}) and Cryptophyceae ($0.3 \cdot 10^6$ cells l^{-1}). Total diatoms were $0.2 \cdot 10^6$ cells l^{-1} , with *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve ($0.1 \cdot 10^6$ cells l^{-1}), dominant in our experiments. The most abundant Dinophyceae were 20-50 μm *Gymnodinium* spp. and *Gyrodinium* spp. ($20 \cdot 10^3$ cells l^{-1}). Particularly dominant in the ciliate group were the naked choreotrichs *Strombidium* spp. ($\sim 13 \cdot 10^3$ cells l^{-1}). Loricated choreotrichs were dominated by *Heliocostomella kiliensis* ($4 \cdot 10^3$ cells l^{-1}) and *Eutintinnus tubulosus* ($30 \cdot 10^3$ cells l^{-1} , **Table**

III-6). Unidentified heterotrophic flagellates, Prasinophyceae and diatoms were also abundant.

Ciliates represented 73 % of the total carbon biomass of plankton followed by Dinophyceae (15 %) and diatoms (6.5 %) of which 5 % were benthic pennate diatoms. Despite their high numerical abundance, the other groups contributed less than 2 % of the total carbon biomass of plankton because of their small size (**Table III-6**).

CRs in October were relatively high for all taxa, ranging between 4.6 to 11.6 l h⁻¹ g⁻¹ with the exception of those for picoplankton (0.2 l h⁻¹ g⁻¹) and Cryptophyceae (1.9 l h⁻¹ g⁻¹), despite the abundance of the latter (**Table III-6**). Compared to 15 August, CRs were significantly higher for Prymnesiophyceae ($F_{4,10} = 12.1$, $p = 0.001$) and heterotrophic flagellates ($F_{4,10} = 7.4$, $p = 0.043$). The highest CRs were for Prasinophyceae and Chrysophyceae (~11 l h⁻¹ g⁻¹). Ciliates and heterotrophic flagellates had similar CRs (~6.5 l h⁻¹ g⁻¹) (**Table III-6**).

The plankton carbon biomass retained by mussels was 1468 µg C h⁻¹ g⁻¹, the highest of all experiments. It was significantly higher than the CRs estimated in June $F_{4,10} = 10.5$; $p < 0.05$; but similar to those computed in August. Ciliates accounted for 78 % of this total. Carbon retained from Dinophyceae was 165 µg C h⁻¹ g⁻¹ followed by diatoms (93 µg C h⁻¹ g⁻¹) corresponding respectively to 11 % and 6 % of total carbon retained (**Table III-6**).

Table III-5 Planktonic communities and phytoplanktonic pigments present during a) the 14 August and b) 15 August mesocom experiments. Cell abundances were converted into carbon biomass ($\mu\text{g C l}^{-1}$ and %) and multiplied by clearance rate (CR, $\text{l h}^{-1} \text{g}^{-1}$) to calculate the carbon biomass retained by mussels socks ($\mu\text{g C h}^{-1} \text{g}^{-1}$ and % of total).

a									
14 August									
TAXA	Mean size μm	Cell abundances at t_0 10^3l^{-1} mean \pm SD	Carbon biomass at t_0		Standardized CR $\text{l h}^{-1} \text{g}^{-1}$	Plankton carbon biomass retained by mussels socks			
			$\mu\text{g C l}^{-1}$ mean \pm SD	%		$\mu\text{g C h}^{-1} \text{g}^{-1}$	%		
Bacillariophyceae									
Centric	5-12	633.9 \pm 79.3	4.9 \pm 0.3	1.89	3.47 \pm 0.40	16.86	1.44	A	6 %
Pennate	10-30	66.6 \pm 3.3	7.1 \pm 1.6	4.00	4.14 \pm 0.40	29.51	2.52		
Prasinophyceae	2-9	272.3 \pm 46.2	1.0 \pm 0.1	0.56	9.49 \pm 2.02	9.49	0.81		
Cryptophyceae	2-7	200.5 \pm 3.9	3.3 \pm 0.3	1.84	1.47 \pm 0.23	4.85	0.42		
Picoplankton	< 2	8 515 \pm 402	5.4 \pm 1.3	3.01	1.16 \pm 0.17	6.25	0.53		
Dinophyceae	5-50	112.2 \pm 10.8	10.3 \pm 1.3	5.74	4.85 \pm 0.35	49.99	4.28		
Euglenophyceae	5-15	1.0 \pm 0.3	0.2 \pm 0.0	0.11	3.77 \pm 1.30	0.75	0.06	M	5 %
Prymnesiophyceae	5-10	54.1 \pm 17.9	0.5 \pm 0.2	0.28	5.34 \pm 1.37	2.67	0.23		
Chrysophyceae	5-10	58.6 \pm 10.3	0.3 \pm 0.0	0.17	9.67 \pm 1.62	2.90	0.25		
Unknown Flagellates	3-10	293.9 \pm 17.3	2.2 \pm 0.2	1.23	4.48 \pm 0.73	9.86	0.84	H	89 %
Ciliates	20-90	19.2 \pm 4.7	144.7 \pm 32.9	80.71	7.16 \pm 1.04	1035.75	88.61		
Total		10 227.8 \pm 596.0	179.29 \pm 38.2	100.00		1172.28	100.00		
PIGMENTS	Concentration at t_0 μM		Carbon biomass at t_0 $\mu\text{g C l}^{-1}$		Standardized CR $\text{l h}^{-1} \text{g}^{-1}$	Plankton carbon biomass retained by mussels socks			
	mean \pm SD		mean \pm SD			mean \pm SD			
Chlorophyll a	2.21 \pm 0.46		66.17 \pm 25.03		4.59 \pm 0.61	303.54 \pm 15.30			
Chlorophyll b	0.37 \pm 0.09		11.00 \pm 2.64		2.58 \pm 0.67	28.37 \pm 1.76			
Fucoxanthin	1.28 \pm 0.23		38.54 \pm 6.94		5.67 \pm 0.74	218.65 \pm 5.17			
Zeaxanthin	0.32 \pm 0.05		9.60 \pm 1.50		0.88 \pm 0.26	8.45 \pm 0.39			
HFU	0.34 \pm 0.10		10.20 \pm 3.00		4.20 \pm 1.49	42.84 \pm 4.47			
Peridinin	0.08 \pm 0.02		2.35 \pm 0.65		4.26 \pm 0.66	4.26 \pm 0.66			
Alloxanthin	0.33 \pm 0.04		10.03 \pm 1.16		2.44 \pm 0.73	24.49 \pm 0.85			

A: autotrophs, M: mixotrophs, H: heterotrophs

b		15 August							
TAXA	Mean size μm	Cell abundances	Carbon biomass		Standardized	Plankton carbon biomass			
		at t_0 10^3 l^{-1} mean \pm <i>SD</i>	at t_0 $\mu\text{g C l}^{-1}$ mean \pm <i>SD</i>	%	CR $\text{l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ mean \pm <i>SD</i>	retained by mussels socks $\mu\text{g C h}^{-1} \text{ g}^{-1}$	%		
Bacillariophyceae									
Centric	5-12	592.0 \pm 270.5	13.0 \pm 3.9	8.47	3.89 \pm 0.85	50.40	4.41	A	10 %
Pennate	10-30	64.6 \pm 14.7	6.50 \pm 1.5	4.24	4.83 \pm 1.09	31.39	2.75		
Prasinophyceae	2-9	23.1 \pm 11.3	0.2 \pm 0.1	0.13	6.92 \pm 0.00	1.38	0.12		
Cryptophyceae	2-7	255.9 \pm 33.9	5.8 \pm 0.7	3.79	3.95 \pm 1.18	22.92	2.01		
Picoplankton	< 2	22 100 \pm 2 760	14.0 \pm 2.5	9.13	1.24 \pm 1.06	17.34	1.52		
Dinophyceae	5-50	203.6 \pm 33.3	28.9 \pm 4.0	18.87	6.15 \pm 1.39	177.67	15.56		
Euglenophyceae	5-15	2.7 \pm 0.9	0.4 \pm 0.1	0.26	7.10 \pm 1.45	2.84	0.25	M	17 %
Prymnesiophyceae	5-10	83.2 \pm 37.1	0.9 \pm 0.3	0.59	2.34 \pm 1.71	2.10	0.18		
Chrysophyceae	5-10	10.5 \pm 4.5	0 \pm 0	0.00	2.51 \pm 0.00	0.00	0.00		
Unknown Flagellates	3-10	173.8 \pm 39.7	2.1 \pm 0.3	1.37	3.56 \pm 1.67	7.47	0.65	H	73 %
Ciliates	20-90	27.0 \pm 3.2	81.4 \pm 9.0	53.14	10.18 \pm 2.61	828.52	72.55		
Total		23 536.40 \pm 3 209.1	153.2 \pm 22.4	100.00		1143.12	100.00		
PIGMENTS		Concentration	Carbon biomass		Standardized	Plankton carbon biomass			
		at t_0	at t_0		CR	retained by mussels socks			
		μM	$\mu\text{g C l}^{-1}$		$\text{l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$	$\mu\text{g C h}^{-1} \text{ g}^{-1}$			
		mean \pm <i>SD</i>	mean \pm <i>SD</i>		mean \pm <i>SD</i>	mean \pm <i>SD</i>			
Chlorophyll a		4.14 \pm 0.25	124.23 \pm 13.81		3.27 \pm 0.22	406.43 \pm 3.03			
Chlorophyll b		0.84 \pm 0.02	25.24 \pm 0.48		1.75 \pm 0.10	44.10 \pm 0.05			
Fucoxanthin		2.10 \pm 0.18	62.92 \pm 5.37		5.48 \pm 0.71	344.77 \pm 3.83			
Zeaxanthin		0.48 \pm 0.06	14.40 \pm 1.80		0.47 \pm 0.28	6.77 \pm 0.50			
HFU		0.14 \pm 0.05	4.20 \pm 0.00		6.47 \pm 0.36	27.17 \pm 0.00			
Peridinin		0.08 \pm 0.02	2.32 \pm 0.51		9.76 \pm 2.14	22.68 \pm 1.09			
Alloxanthin		0.94 \pm 0.26	28.34 \pm 7.80		3.96 \pm 0.51	112.35 \pm 4.01			

A: autotrophs, M: mixotrophs, H:heterotrophs

Table III-6 Planktonic communities and phytoplanktonic pigments present during 6 October mesocosm experiment. Cell abundances were converted into carbon biomass ($\mu\text{g C l}^{-1}$ and %) and multiplied by clearance rate (CR, $\text{l h}^{-1} \text{g}^{-1}$) to calculate the carbon biomass retained by mussels socks ($\mu\text{g C h}^{-1} \text{g}^{-1}$ and % of total).

6 October							
TAXA	Mean size μm	Cell abundances at t_0 10^3 l^{-1} mean \pm SD	Carbon biomass at t_0 $\mu\text{gC l}^{-1}$ mean \pm SD		Standardized CR $\text{l h}^{-1} \text{g}^{-1}$	Plankton carbon biomass retained by mussels socks $\mu\text{g C h}^{-1} \text{g}^{-1}$	
			$\mu\text{gC l}^{-1}$	%		$\mu\text{g C h}^{-1} \text{g}^{-1}$	%
Bacillariophyceae							
Centric	5-12	141.5 \pm 16.3	4.0 \pm 0.5	1.64	6.31 \pm 0.34	25.37	1.74
Pennate	10-30	90.7 \pm 3.4	12.0 \pm 0.7	4.90	5.13 \pm 0.26	61.64	4.22
Prasinophyceae	2-9	383.1 \pm 78.5	1.4 \pm 0.2	0.57	11.35 \pm 1.40	15.88	1.08
Cryptophyceae	2-7	284.5 \pm 61.1	4.7 \pm 1.2	1.92	1.90 \pm 0.77	8.94	0.61
Picoplankton	< 2	3 545 \pm 350	2.2 \pm 0.5	0.91	0.24 \pm 0.00	0.54	0.04
Dinophyceae	5-50	141.0 \pm 16.3	36.2 \pm 6.7	14.77	4.57 \pm 1.45	165.45	11.28
Prymnesiophyceae	5-10	64.8 \pm 19.5	0.5 \pm 0.2	0.20	7.72 \pm 1.41	3.86	0.26
Chrysophyceae	5-10	84.5 \pm 30.5	0.4 \pm 0.1	0.16	11.64 \pm 3.01	4.66	0.32
Unknown Flagellates	3-10	554.9 \pm 17.6	3.5 \pm 0.6	1.43	6.79 \pm 1.07	23.76	1.62
Ciliates	20-90	52.9 \pm 2.8	180.1 \pm 12	73.50	6.39 \pm 0.16	1151.18	78.47
Total		5 342.9 \pm 596	245.0 \pm 22.7	100.00		1467.11	100.00
PIGMENTS		Concentration at t_0 μM mean \pm SD	Carbon biomass at t_0 $\mu\text{gC l}^{-1}$ mean \pm SD		Standardized CR $\text{l h}^{-1} \text{g}^{-1}$ mean \pm SD	Plankton carbon biomass retained by mussels socks $\mu\text{g C h}^{-1} \text{g}^{-1}$ mean \pm SD	
Chlorophyll a		1.25 \pm 0.07	69.01 \pm 3.70		1.60 \pm 0.17	110.21 \pm 0.62	
Chlorophyll b		0.23 \pm 0.03	12.69 \pm 1.72		1.13 \pm 0.31	14.34 \pm 0.54	
Fucoxanthin		0.74 \pm 0.05	40.57 \pm 2.56		2.12 \pm 0.32	85.85 \pm 0.83	
Zeaxanthin		0.09 \pm 0.01	4.95 \pm 0.55		1.09 \pm 0.18	5.40 \pm 0.10	
HFU		0.12 \pm 0.02	6.60 \pm 1.10		2.95 \pm 1.10	6.60 \pm 1.10	

A: autotrophs, M: mixotrophs, H: heterotrophs

3.3.4 Impact of mussels on bacteria

Bacteria were present in all our mesocosm experiments, their initial concentrations varied between $3.5 \cdot 10^9 \pm 6.5 \cdot 10^6$ cells l^{-1} (12 June) to $16 \cdot 10^9 \pm 5.4 \cdot 10^6$ cells l^{-1} (14 August). During the course of all experiments, the concentrations of bacteria increased slightly. On the 16 June, bacterial abundance was significantly higher after 2 hours in the living mussel treatment than in the control treatment. This large increase in bacteria resulted in a negative CR value ($-3.46 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$, **Figure III-3**) for that date. In all the other experiments, mussels CRs were near $0 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ for bacteria.

3.3.5 Impact of mussels through pigment analysis

Pigments were also used to determine the impact of mussel filtration on phytoplankton groups. Carbon biomass determined by Chl *a*, a general indicator of phytoplankton biomass had the same seasonal pattern than the biomass determined by taxonomy, lowest values being observed in June and highest in August (**Tables III-4, 5, 6**). There was generally good agreement between microscopy and pigment-based carbon estimates for plankton and retained biomass by mussels. However, in August pigment-based values were significantly higher than those estimated from microscopy (t-test, $n = 6$, **Table III-5**), indicating underestimation of some plankton taxa when using microscopic examination.

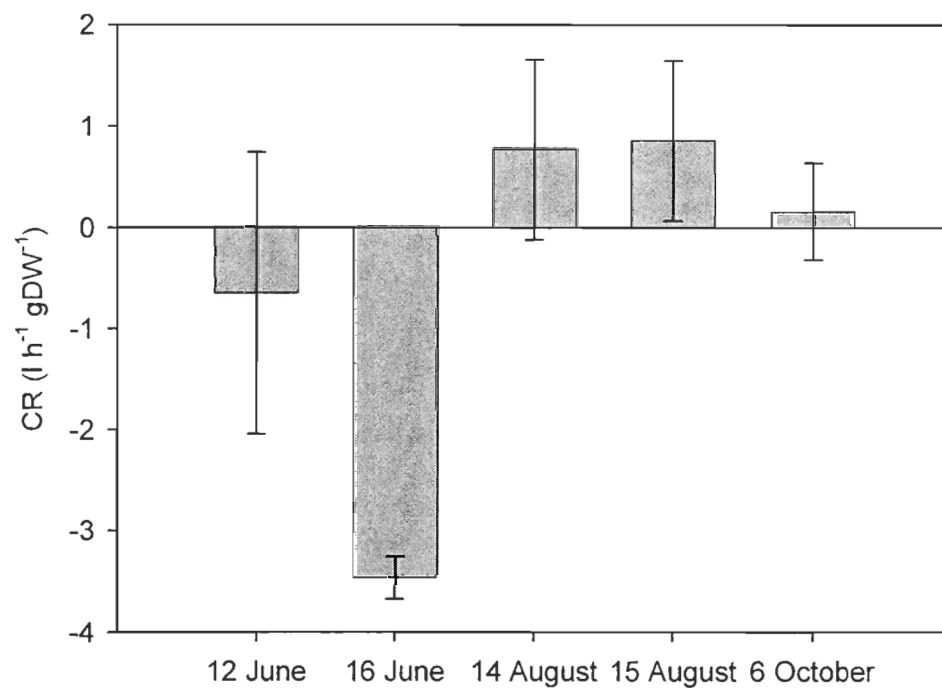


Figure III-3 Bacteria clearance rate ($l\ h^{-1}\ g\ DW^{-1}$; mean \pm SD) during mesocosm experiments with mussel socks.

While a relatively good match was observed between fucoxanthin-based carbon estimates and the sum of microscopically-determined diatoms, Prymnesiophyceae and Chrysophyceae, peridinin-based carbon estimates sometimes diverged from microscopic estimates. Peridinin was not always detected, although dinoflagellates were present (**Tables III-4, 5, 6**). In June, peridinin was detected only on 12 June although microscopic counts indicated that dinoflagellates were less abundant than on 16 June, resulting in significant differences between both methods (t-test, $n = 6$) (**Table III-4**). These differences may be reconciled as not all dinoflagellates contain peridinin (Schnepf & Elbrachter, 1999). Such differences between pigments and microscopic estimates were also observed for HFU and alloxanthin, which are respectively present in Prymnesiophyceae and Cryptophyceae. HFU and alloxanthin-based carbon estimates, when detected, were higher than microscopic estimate (t-test, $n = 6$) (**Table III-4, 5, 6**) which confirmed the underestimation of plankton taxa by microscopic examination due to their small size. Differences were also observed between carbon estimates from zeaxanthin (present in cyanobacteria, Chlorophyceae and Prasinophyceae) and microscopic counts for these algal groups. Zeaxanthin-based carbon estimates were higher than microscopic estimates (t-test, $n=6$) (**Table III-4, 5, 6**).

3.4 DISCUSSION

The aim of this study was to assess firstly the impact of cultured *Mytilus edulis* from a Magadalen Islands lagoon on planktonic communities and secondly the relative contribution of heterotrophic, mixotrophic and autotrophic plankton to mussel food resource during the growth seasons. Over the five months of this study, the same mussel

cohort was used by continuously sampling the same mussels' longline in the commercial farm.

Epifauna were present in low quantities on the mussel socks as previously noted by Richard et al. (2006). In their study, total biomass of epifauna accounted for less than 0.16% of the total biomass of macrofaunal organisms (epibionts + mussels) and was mainly composed of mussel spat. In similar mussel culture sites of Prince Edward Island estuaries (Gulf of St. Lawrence), Leblanc et al. (2003) noted that this epifauna is not an important competitor for food for the mussels and we thus ignored the epifauna in our CR estimates.

As the mesocosms were not artificially mixed over the course of the experiment, biomass changes in the control and experimental treatments also included phytoplankton sedimentation (e.g. 1.3 m per day, Ogilvie et al., 2003) and micro- and mesozooplanktonic grazing. CR calculations in experimental and control treatment confirmed however that most of the depletion in plankton was due to the grazing activity of the mussels. Allometric corrections enabled us to standardize the mussel weight (1 g dry weight) and thus compare CR at each season for all planktonic groups.

3.4.1 Impact of filtration activity by cultured mussels on planktonic communities

Filtration rate in suspension feeding bivalves is well documented (Shumway et al., 1985; Riisgård, 1988), but most studies are laboratory based and use algal cultures as the food source (**Table III-7**). In contrast, our mesocosm experiments attempted to mimic field

conditions by using natural seawater from a neighbouring lagoon and a section of mussel longline. The average CRs over all planktonic groups during our experiments were between 1.7 (12 June) and 6.3 l h⁻¹ g⁻¹ (6 October). These values agree with ranges reported for *M. edulis* (**Table III-7**) (Newell et al., 1989; Tremblay et al., 1998a; Petersen et al., 2004). In the laboratory, optimal growth and filtration activity for *M. edulis* is found around 15-17 °C (Smaal et al., 1997). We found however, that mean CRs generally increased seasonally, with the highest values at the time when the water was coldest (9°C) (**Table III-6**). Similarly, Cranford & Hill (1999) reported CRs were greatest in wild mussel populations in November. These discrepancies between laboratory and *in situ* observations suggest that several factors other than temperature, may contribute to the variation of CR, such as biological characteristics of filter-feeders related to development stage, reproductive cycle and genetic characteristics (Tedengren et al., 1990; Cranford & Hill, 1999). Plankton characteristics including cell density, and size may also influence CRs (Shumway et al., 1991; Denis et al., 1999).

Numerous planktonic groups were present during our study covering a wide range of sizes and abundances. Classifying these groups by size we note that for cells > 2 µm, the lowest mussel CR values were at a time when this fraction was least abundant (12 June: 665 10³ cells l⁻¹) and the greatest in August and October when cell density was highest. Increasing CR with increasing seston concentrations is commonly reported (Newell & Shumway, 1991; Hawkins et al., 1998; Urrutia et al., 1996; Riisgård et al., 2003). When we analysed taxonomic groups in our mesocosm experiments, corresponding increases in CR and cell concentration were found for Prasinophyceae, Chrysophyceae and unidentified

heterotrophic flagellates. Nevertheless in our study, this relationship between CR and cell abundances was not observed each time and was not obvious for the other planktonic taxa, suggesting that CR changes can be more complex.

Our results showed that CR can also be related to the size of planktonic cells. Whereas the diatom CRs were not statistically different between the October and August experiments, cell abundance was significantly lower in October (August $\sim 680 \cdot 10^3$ cells l^{-1} , CR $\sim 4.3 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$; October = $230 \cdot 10^3$ cells l^{-1} , CR = $5.8 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$), ($F_{4,10} = 15.9$, $p = 0.005$ and 0.01). There was however, a shift in diatom species with smaller *Chaetoceros minimus* (ca. $4 \mu\text{m}$) in summer and larger *S. costatum* (ca. $9 \mu\text{m}$) in autumn, with diatom cell abundance 2.5 times higher in summer (August) than in autumn (October). The particulate carbon attributed to diatoms retained by mussels was similar in August and October (August = $15.5 \mu\text{gC l}^{-1}$, October = $16 \mu\text{gC l}^{-1}$), suggesting that mussel filtration activity was higher for larger diatoms, both solitary and colonial forms. This agrees with reported retention efficiency of blue mussels, where filtering decreases rapidly when plankton cell size is below $4 \mu\text{m}$ (Møhlenberg & Riisgård, 1978). In addition, we found that, for picoplankton ($<2 \mu\text{m}$) mussel CR decreased between June and October, with maximum values of $2.3 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$, although this was the most abundant planktonic group after bacteria. Bacteria CR were also very low, with values near $0 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ (**Figure III-3**) and bacteria abundance was unchanged (October) or had increased (June) at the end of the experiment in the treatments with live mussels. This indicates that living particles smaller than $2 \mu\text{m}$ were not efficiently retained by mussel gills. Kreeger & Newell (1996) also found that bacteria represent a low proportion of the cells retained by *M. edulis*. Free-living bacteria present in the seawater

during our experiments were $<1 \mu\text{m}$, and probably too small to be retained by mussel gills. In contrast, when bacteria are clustered or attached to particles, they may represent a significant source of food as reported in eutrophic estuaries where bacterial abundance can exceed $10 \cdot 10^6 \text{ cells ml}^{-1}$ (Crosby et al., 1990).

3.4.2 Relative contribution of autotrophic, mixotrophic and heterotrophic plankton to mussel food resource intake

Because microscopic counts underestimate the abundance of small cells, we used total chlorophyll *a* (Chl *a*) collected on GFF filters (nominal pore size $0.7 \mu\text{m}$) as an index of all photosynthetically-competent cells (autotrophs and mixotrophs) as in Trottet et al. (2007). Heterotrophic carbon biomass was estimated from cell numbers of all heterotrophs. By calculating the carbon biomass ratio of autotrophic to heterotrophic organisms (A:H), we found that heterotrophs were the dominant food source in all mesocosm experiments with ratios always < 1 ranging between 0.41 (16 June) and 0.60 (6 October) except the 15 August with a ratio of 1.74, (**Figure III-6**), in accordance with values previously reported for the Grande-Entrée lagoon (Trottet et al., 2007). Cultivation of mussels on longlines moves the mussels from the benthic to the pelagic environment. The pelagic environment has a more open 3-dimensional structure compared to the normal mussel habitat on rocky shores, so that suspended mussels have increased access to all planktonic groups, including heterotrophs. In terms of carbon biomass the highest retention by the mussel socks was found among three planktonic groups: ciliates, dinoflagellates and diatoms.

Table III-7 Comparison of clearance rate of *M. edulis* in Magdalen Islands and other sites and between *M. edulis* and other filter-feeder bivalves. CR: Clearance rate ($l\ h^{-1}\ gDW^{-1}$); Water temp.: water temperature ($^{\circ}C$)

Bivalves species	Localisation	Treatment	Food	Season	Water temp.	CR	Reference
<i>M. edulis</i>	Magdalen Island (Canada)	mesocosm	raw sea water	June – August – October	9 to 20	2.7 to 6.3	This study
<i>M. edulis</i>	Oosterschelde (Holland)	laboratory	culture	May	15.2	5	Petersen et al. 2004
<i>M. edulis</i>	Aiguillon Bay (France)	laboratory	culture	May	15.2	9.5	Petersen et al. 2004
<i>M. edulis</i>	Marenne Oléron (France)	laboratory	culture			0.5 to 5	Hawkins et al. 1998 Smaal et al. 1997
<i>M. edulis</i>	Maine (USA)	laboratory	raw sea water	June	14 – 15	1.5 – 5.1	Newell et al. 1989
<i>M. edulis</i>	Denmark	laboratory	culture	April to October	10 - 13	7.8	Møhlenberg and Riisgård 1979
<i>M. galloprovincialis</i>	Mahanga Bay (New-Zealand)	laboratory	sea water	Summer – Winter	10 - 16	2.8 – 4.5	Garndner 2000
<i>M. galloprovincialis</i>	Spain	laboratory	culture	August – September	20 - 26	0.5 – 2.5	Denis et al. 1999
<i>P. canaliculis</i>	Mahanga Bay (New-Zealand)	laboratory	raw sea water	Summer – Winter	10 - 16	3.4 – 4.6	Garndner 2000
<i>G. demissa</i>	South End Creek (USA)	mesocosm	raw sea water	August	28	8.5	Kemp et al. 1996
<i>G. demissa</i>	USA	laboratory	bacteria, culture	July		7	Riisgård 1988
<i>C. farreri</i>	Sanggou Bay (China)	laboratory	culture	February - June	1- 30	0 – 15	Jihong et al. 2004
<i>C. gigas</i>	L'Houmeau (France)	laboratory	raw sea water	June	18	6.1	Dupuy et al., 1999
<i>C. gigas</i>	Thau lagoon (France)	laboratory	raw sea water	August	25	9.8	Dupuy et al., 2000
<i>C. virginica</i>	USA	laboratory	bacteria, culture	August		6	Riisgård 1988

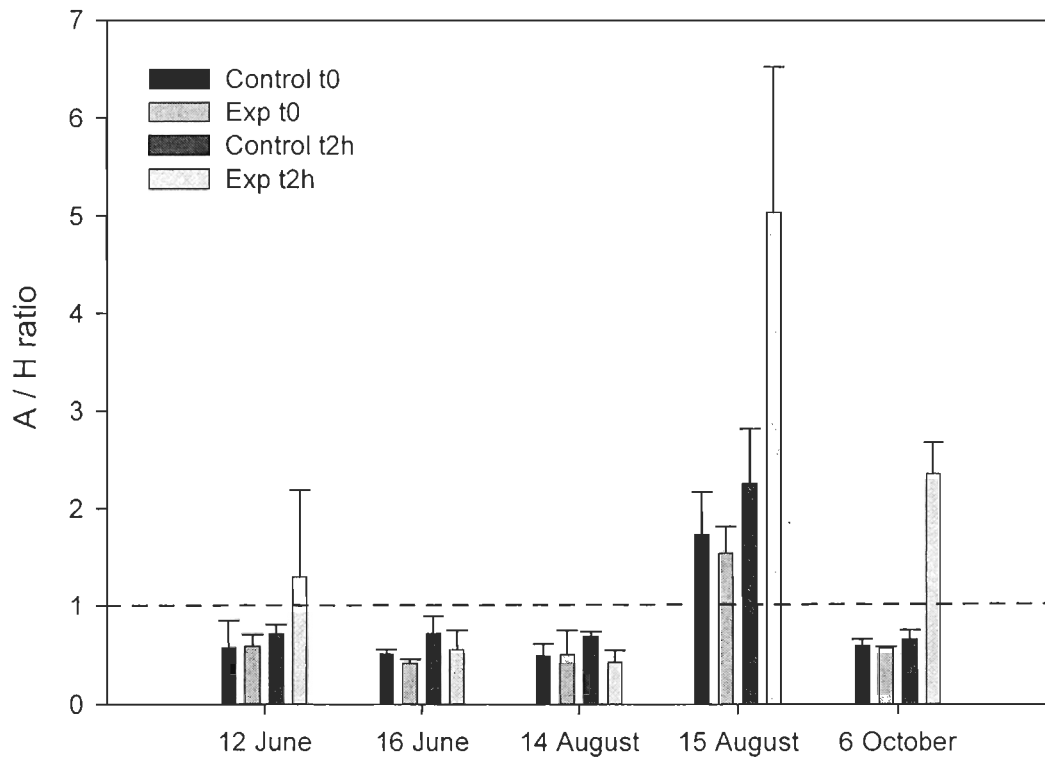


Figure III-4 Ratio of autotrophic to heterotrophic communities (A/H) in terms of carbon biomass determined in control and experimental (Exp) treatment at the beginning (t0) and at the end (t2h) of each mesocosm experiment.

Pennate diatoms including benthic forms, were also present and made up to 8 % of the total carbon biomass retained by mussel socks, and up to 80 % of the diatom biomass retained, indicating the importance of this group for mussel nutrition in shallow, well mixed environment, as reported elsewhere (Rouillon et al., 2005).

Phytoplankton selection by mussels was also studied using HPLC pigment analysis. This method has been applied previously to estimate selective feeding of oysters (Pastoureaud et al., 1996; Loret et al., 2000). In our study, results from the microscopic and pigment approaches were generally similar. Comparisons between the results obtained by the two methods indicated that most of the dinoflagellates did not possess peridinin or that heterotrophic dinoflagellate species were present as observed by Loret et al. (2000). We also observed an underestimation of small cells by microscopic observation, with alloxanthin and HFU-carbon estimations always higher than microscope estimations of Cryptophyceae or Prymnesiophyceae. Roy et al. (1996), already noted that both techniques have limitations: the difficulties in identifying small cells (e.g. Prymnesiophyceae, Cryptophyceae) by microscopy and the lack of specificity of some pigment markers (e.g. fucoxanthin, chlorophyll *b*), which reduces taxonomic precision. Therefore, using both approaches in a complementary way increases our ability to draw a better portrait of the plankton assemblages.

The biomass of heterotrophs retained by mussel socks was always greater than the autotrophic biomass (significantly higher for 16 June, 14 August and 6 October, t-test, $n = 6$) (**Tables III-4, 5, 6**). These heterotrophic communities have been neglected in many studies on mussel filtration as phytoplankton is traditionally considered the principal source

of food for mussels. However, in the Magdalen Islands lagoons, which have low Chl *a* biomass for much of the summer, heterotrophic plankton clearly supplements this food source. Mussel farming began in the beginning of the 1980's in this environment and there has been a steady increase in production over the last decade, suggesting that this lagoon is a good environment for mussel growth. In our study, the biomass of ciliates retained by *M. edulis* was around $750 \mu\text{g C h}^{-1} \text{g}^{-1}$ when ciliate concentrations were $40\,000 \text{ cells l}^{-1}$. This is more than 5 times greater than the ciliate biomass retained by farmed oysters (*Crassostrea gigas*) estimated by Dupuy et al. (1999). These oysters retained $126 \mu\text{g ciliate C h}^{-1} \text{g}^{-1}$ and ciliate concentrations were 1.6 times lower ($25\,000 \text{ cells l}^{-1}$) than in our experiments. Such a difference in CRs may be attributed to the larger size of the ciliates found in Magdalen Islands lagoons compared to ciliates from French Atlantic coastal ponds. Similar experiments with *Geukensia demissa* by Kemp et al. (1990), showed that small heterotrophs were removed with similar efficiencies to small autotrophs, but were insufficiently numerous (in that study) to be an important carbon source ($\sim 6\%$ of total carbon).

Several studies have shown that ciliates can be more nutritious than phytoplankton cells. They are relatively rich in nitrogen (C:N ratio between 3 and 13 for ciliates, Putt & Stoecker 1989; C:N ratio = 6.2 for *Uronema*, Le Gall et al. 1997; C:N ratio > 5 for phytoplankton, Burkhardt & Riebesell, 1997) and contain more carbon per cell than phytoplankton. Similarly, heterotrophic flagellates constituted between 8 and 31 % of the $> 2 \mu\text{m}$ cell concentrations in our experiments and represented between 5 and 10 % of

planktonic carbon biomass retained by mussel socks, underlining their potentially significant role as mussel food source as suggested by Kreeger & Newell (1996).

3.5 CONCLUSION

Our outdoors mesocosm experiments simulated the natural conditions that mussels on the longlines are exposed to in the farm, except that physical disturbance was reduced. The filtration activity of these mussels varied with environmental conditions but also with the size of planktonic species. Our results support the hypothesis that heterotrophic protists represent an important food resource, directly accessible to the filter-feeding mussels. This enlarged food spectrum of filter feeding bivalves supports the notion that they are generalist feeders (Asmus & Asmus, 1991). The micro and nano-sized heterotrophs represent a significant carbon resource (69-88 %) for mussels from the Magdalen Islands lagoons and should be considered both in the estimation of mussels feeding and in assessing the influence of cultured mussels on local planktonic ecosystems. In fact, a previous model of the carrying capacity in Grande-Entrée lagoon did not find a substantial impact of mussel culture on the ecosystem (Grant et al., 2007a), but heterotrophic communities were not considered as a potential source of food for mussels. This result could be misleading if a significant fraction of the suspended culture bivalve diet includes heterotrophic protists as observed in our experiments.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank S. Leblanc, T. Guyondet, S. Mas and G. Ouellet for technical advice and help in the field and in the laboratory, B. Myrand and G. Tita for providing access to the MAPAQ facilities in the Magdalen Islands. Thanks to C. Eloquin and his crew who provided the sections of mussel lines. This study was funded by an Action concertée en Sciences et Technologies de la Mer (FQRNT) grant to V. Koutitonsky, S. Roy et al., by ISMER, by RAQ (Réseau Aquaculture Québec) and by SODIM (Société de Développement de l'Industrie Maricole). A.T. also thanks Québec Océan for student financial support.

CHAPITRE 3

Influence of suspended mussel farming on planktonic communities in Grande-Entrée Lagoon, Magdalen Islands (Québec, Canada)

Aurore Trottet, Suzanne Roy, Eric Tamigneaux, Connie Lovejoy, Réjean Tremblay

Soumis à Aquaculture en juillet 2007

RESUME

La mytiliculture existe depuis 1984 dans la lagune de Grande-Entrée (Îles de la Madeleine, Golfe du St Laurent). Depuis lors, la production de cette industrie a été multipliée environ par 10 atteignant quelques 180 t.an^{-1} actuellement. Le but de cette étude est d'examiner l'influence de la ferme mytilicole dans cette lagune, en s'intéressant principalement aux communautés planctoniques. L'influence des filières de moules sur le milieu environnant a été analysée en comparant deux stations situées à l'intérieur et l'extérieur de la ferme de moules sur une période de 4 mois pendant l'été 2003. Aucune différence significative n'a été mise en évidence entre les deux stations pour la matière particulaire et les nutriments. Aucune réduction significative n'a été observée pour le phytoplancton dans la ferme aussi bien d'après les concentrations en chlorophylle *a* que par la biomasse phytoplanctonique déterminée par microscopie. Cependant, la production phytoplanctonique était plus importante dans la ferme, les moules fournissant probablement un apport local supplémentaire aux faibles concentrations de nutriments. Le plancton hétérotrophique était dominé par les ciliés, ceux-ci constituant la plus grande source de carbone parmi tous les groupes planctoniques. Globalement, il n'y avait aucune différence significative entre les deux stations pour les ciliés, même si leur biomasse était plus faible dans la ferme à plusieurs occasions. Le ratio biomasse des autotrophes sur celle des hétérotrophes était occasionnellement plus important dans la ferme coïncidant avec la biomasse hétérotrophique plus faible dans la ferme. L'analyse des coefficients de direction (path analysis) a montré une interaction négative entre la biomasse de moules cultivées dans la ferme d'une part et les ciliés et les nanoflagellés hétérotrophiques d'autre part, ce qui est consistant avec une tendance saisonnière inverse de ces organismes. L'influence estimée de la ferme sur les ciliés, le phytoplancton et sur la production phytoplanctonique journalière est cependant faible (maximum = 18% de réduction des ciliés), ce qui est insuffisant pour être détectable entre les deux stations. Les comparaisons avec les données historiques montrent, malgré l'augmentation par un facteur de 10 de la production mytilicole, une absence de changement dans l'abondance ou la composition planctonique. La production mytilicole locale n'est donc pas assez importante pour exercer un contrôle significatif sur la composition et la biomasse planctoniques à l'échelle spatio-temporelle étudiée même si elle favorise la production primaire. La diminution occasionnelle des ciliés dans la ferme de moules par rapport à l'extérieur suggère que de futures augmentations de la production de moules pourraient affecter ces organismes.

ABSTRACT

Mussel culture has been on-going since 1984 in Grande-Entrée lagoon (Magdalen Islands, Gulf of St. Lawrence, Canada). This industry has grown approximately 10-times, to about 180 tons y^{-1} actually. The goal of this study was to examine the influence of mussel farming in this lagoon, focusing on the planktonic communities. The influence of the suspended mussel longlines on surrounding environment was analysed by comparing two stations inside and outside of the mussel farm over a 4 month period during the summer of 2003. No significant differences were found between the two stations for particulate matter and nutrients. There was no significant reduction in phytoplankton concentrations within the mussel farm, both in terms of total chlorophyll *a* concentrations or the biomass of specific phytoplankton groups determined by microscopy. However, phytoplankton productivity was enhanced inside the farm, where mussels likely helped to supplement the low concentrations of nutrients locally present. Heterotrophic plankton was dominated by ciliates, which represented the largest carbon resource among the various plankton groups. Overall, there was no significant difference between the two stations for ciliates, but their biomass was lower at the mussel farm on several occasions. The biomass ratio of planktonic autotrophs to heterotrophs was also occasionally larger inside the farm, associated with the lower heterotrophic biomass. Path analysis showed a negative interaction between the biomass of farmed mussels and that of ciliates and heterotrophic nanoflagellates in GEL, consistent with an inverse seasonal trend between these organisms. An estimate of the influence of farmed mussels on ciliates, phytoplankton and phytoplanktonic daily production rates was however low (maximum = 18% removal for ciliates), not sufficient to be detectable as a difference between the stations inside and outside the farm. Comparisons with historic records in GEL indicate that, even though mussel culture has grown by about 10 times in that environment since 1984, there is still no significant change in plankton abundance or composition. The local mussel production is thus probably not high enough to exert a significant control on plankton composition and biomass at the spatial and time scales studied here, although it can enhance phytoplankton productivity. The occasional decrease in ciliates at the mussel farm in comparison to the outside suggests that future increases in mussel production could affect these organisms.

4.1 INTRODUCTION

Blue mussel (*Mytilus edulis*) culture is a relatively new industry in Canada, beginning in the 1970s and steadily growing since. As of 2004, Canadian mussel production was estimated to be 22,875 t annually (\sim 3% of world-wide production, FAO, 2006). Over the last 25 years, a significant proportion of French Canadian mussel production has been from the Magdalen Islands, Gulf of St Lawrence, eastern Canada and has increased by more than a factor of ten (MAPAQ, 2002). In the Magdalen Islands, Grande-Entrée and Havre-aux-Maisons lagoons (GEL and HAML respectively) mussels are reared in suspension hanging cultures on ropes, called longlines. In a view of production increase, the sustainability of the industry depends on the ability to forecast the impact of mussel farms on the surrounding ecosystem (Smaal, 1991) based on knowledge of local conditions and vulnerability.

The GEL has one opening to the Gulf of St. Lawrence and one into the neighboring HAML (Koutitonsky et al., 2002). In summer the GEL is characterized by: (1) low nutrient concentrations; (2) fairly high primary productivity; (3) dominance by small phytoplankton cells ($< 20 \mu\text{m}$); and (4) high biomass of heterotrophic microplankton ($> 20 \mu\text{m}$), indicating that except during short diatom blooms, the dominant trophic pathway in GEL is a microbial food web (Trottet et al., 2007). This ensemble of characteristics suggests that heterotrophic protists likely constitute a significant part of the diet of these mussels that are able to grow to 50 mm in less than 18 months. The importance of heterotrophic protists as food for farmed bivalves has been noted in Mediterranean lagoons (Dupuy et al., 2000a) and oyster ponds on the west coast of France (Dupuy et al., 2000b), but has never been

examined for Magdalen Islands lagoons. The only major local study to address the impact of mussel farming on GEL phytoplankton was in 1988-89, but details of the planktonic community structure were limited (Roy et al., 1991).

Dense populations of filter feeding molluscs may control phytoplankton biomass (Riemann et al., 1988; Prins et al., 1998; Smaal et al., 2001; Ogilvie et al., 2003) while stimulating primary production (Cloern, 1982; Prins et al., 1998; Newell et al., 2002, 2004). This stimulation is a result of nutrient recycling, especially ammonium and phosphate, associated with bivalve excretion (Smaal et al., 2001; Leblanc et al., 2003; Richard et al., 2006). Total concentrations of seston, the sum of phytoplankton, heterotrophic protists and other particulates, can also be reduced by dense populations of bivalves in surrounding waters (Smaal et al., 1997). While seston depletion related to bivalve culture is often reported at small scales, it can also be detected at larger scales (kilometres), as shown recently in the remote sensing study of a mussel farm in Prince Edward Island (Grant et al., 2007b).

The carrying capacity of the system, here defined as the mussel biomass that can be supported without affecting future productivity and integrity of the ecosystem (Dame and Prins, 1998), is frequently based on a phytoplankton biomass index, which could be misleading if a significant fraction of the suspended culture bivalve diet includes heterotrophic protists.

Our primary goal was to determine if such a reduction in phytoplankton occurred at the mussel farm site in GEL, by comparing a station inside the farm with one outside, 1.5 km away. The second goal was to determine if heterotrophic plankton were affected by the

mussel farm, and if the balance between planktonic autotrophs and heterotrophs was different inside compared to outside the farm. The changes in autotrophic and heterotrophic plankton were followed inside and outside the mussel culture zone in GEL from late spring to early fall 2003, which is the maximum growth period for local mussels (Myrand et al., 2000). Thus, it should be when the mussels have the greatest impact on the local planktonic environment.

4.2 MATERIAL AND METHODS

4.2.1 Location and sampling

The Grande-Entrée lagoon (Magdalen Islands, Gulf of St. Lawrence, Canada, 47°12'-47°51'North; 61°13'-62°13'West) is ca. 25 km long, with a surface area of 58 km² and a mean depth of 3 m at low tide (Mayzaud et al., 1992; Koutitonsky et al., 2002) (**Figure IV-1**). GEL exchanges water with the Gulf through the Grande-Entrée pass. A summary of the main characteristics of the lagoon is provided in **Table IV-1**. A navigation channel (9-10 m deep) separates the lagoon into a shallow (1 to 3 m) sandy area to the west leading to the adjacent HAML and a relatively deep (5 to 6.5 m) muddy basin to the east (Koutitonsky et al., 2002) where the mussel culture sites are located. The farm in GEL currently produces 180 tons y⁻¹ (3.6 t ha⁻¹ y⁻¹) of mussels. The mussel culture site covers a 2.5 km² area and is divided into two zones, one with juveniles (<1 year or 0+) and the other with adult mussels (>1 or 1+), which are replaced by juveniles each fall following harvest.

Mussels in the region spawn between May and August and spat recruitment starts at the end of June and lasts ca. 3 months.

In 2003, we sampled from a station in the major juvenile (0+: 11 to 15 months old, size between 2.5 and 6 cm) mussel production zone (M03, **Figure IV-1**). The adult (1+) mussels were not considered because they were gradually removed during the summer, having reached a commercial size. The station was visited weekly in 2003 between 26 June and 9 September and on 18 October. We also sampled from a station outside the mussel farm (O03, **Figure IV-1**) on the same dates. Water samples were taken from two depths (1 m and 4 m from the surface). All samples were collected near local noon using a 5 L Niskin bottle. For the M03 station, the samples were taken at ca. 2-3 m from the mussel longlines to avoid entanglement of the water sampling bottle in the lines. Sub-samples were taken for suspended matter, particulate organic carbon, phytoplankton pigments, nutrient concentrations, and taxonomic identification of planktonic cells.

Additional data were collected in 2004, to determine the pattern of size-fractionated photosynthetic production and the influence of protists on bacterial and phytoplanktonic communities. We were unable to include these measurements in our sampling program in 2003. The 2004 samples were taken in June, August and October. Since the mussel production zone had moved between years, these measurements were from the new 0+ mussel site (M04, Fig. 1). The station outside the mussel zone in 2004 (O04, **Figure IV-1**) was selected to match with a concurrent hydrographic survey.

Table IV-1 Summary of biotic and abiotic characteristics of Grande-Entrée lagoon, between June and October 2003. POC = particulate organic carbon, SPM = suspended particulate material (Trottet et al., 2007; Koutitonky & Tita, 2006).

Surface	25 km ²
Depth	Maximum 6 m; mean 3 m
Water residence time	20-25 days
Temperature	11.5°C – 20°C
Salinity	30.6 (±0.21) ‰
Phosphate	0.30 (±0.17) μmol HPO ₄ ²⁻ l ⁻¹
Nitrate	0.30 (±0.02) μmol NO ₃ ⁻ l ⁻¹
Silicic acid	0.90 (±0.55) μmol Si(OH) ₄ l ⁻¹
Chlorophyll <i>a</i>	1.75 (±0.75) μg l ⁻¹ (min. 0.80; max. 3.11)
POC	383 (±61) μg l ⁻¹
SPM	4.2–21.8 mg l ⁻¹

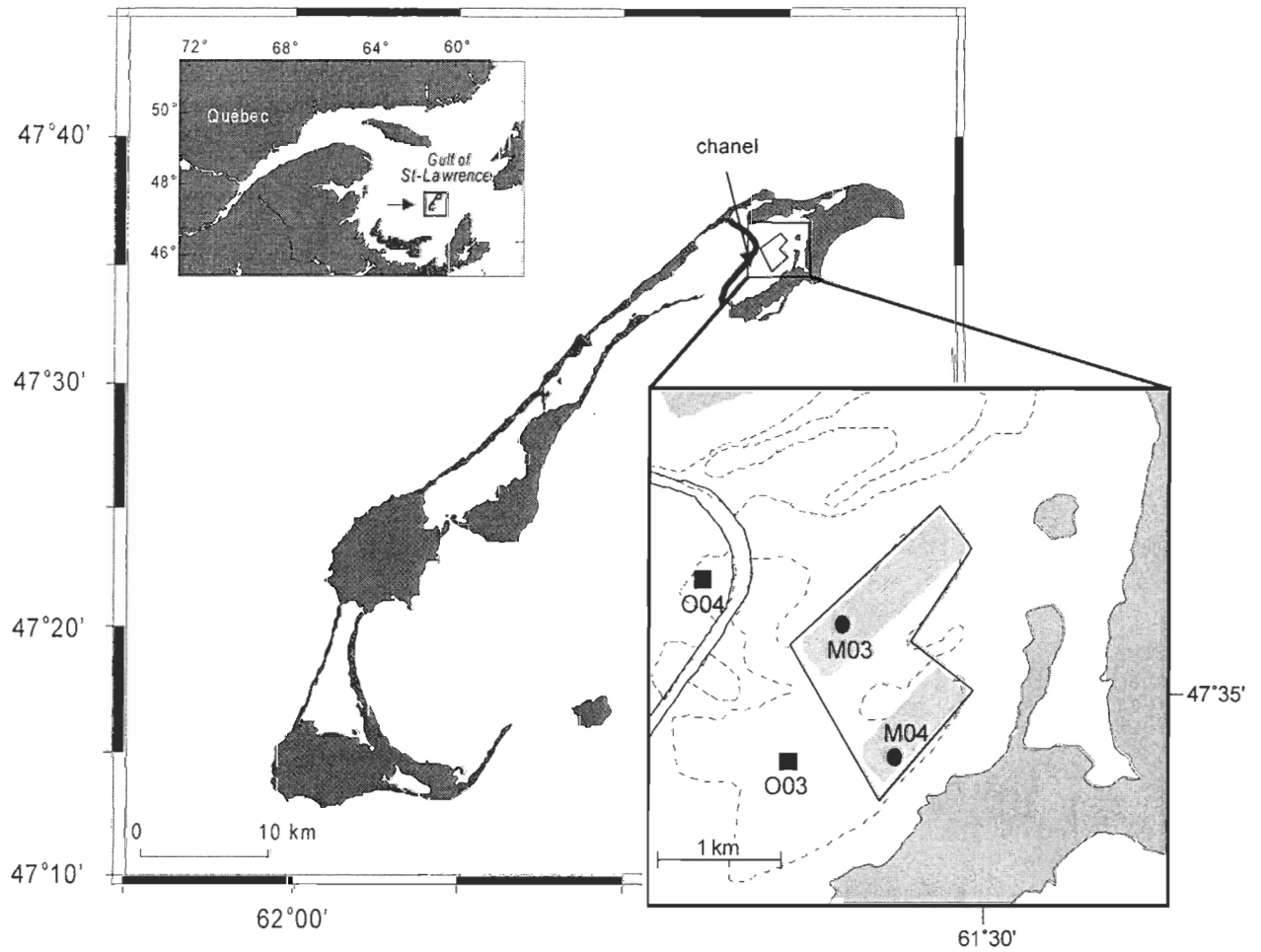


Figure IV-1 Location of the mussel farm (polygon) studied in Grande-Entrée Lagoon (GEL) in the Magdalen Islands, Canada. The farm is divided into two zones indicated in light grey. Sampling sites inside the mussel farm (M) are indicated by round symbols (●) and those outside the farm (O) are indicated by square symbols (■) (03 for 2003 and 04 for 2004).

Since taxonomic identification is time-consuming, we selected a temporal replication approach at two stations (inside and outside the mussel farm) to detect any variation in the influence of mussels on plankton communities over their major growth season.

4.2.2 Water samples analyses

Nutrients

Water samples for nitrate (NO_3^-), nitrite (NO_2^-), phosphate (dissolved reactive inorganic ortho-phosphate ion, HPO_4^{2-}) and silicic acid (dissolved reactive ortho-silicic acid $\text{Si}(\text{OH})_4$) concentrations were frozen for subsequent analysis with an Alpkem FS III Autoanalyzer using standard methods of Strickland and Parsons (1972) modified following the JGOFS protocols (1994).

Suspended particulate matter and particulate organic carbon

Suspended particulate matter (SPM) was determined in terms of concentration and quality (percent organic matter, % OM). Water samples were collected weekly at both stations in 2003 (**Figure IV-1**) and filtered through pre-weighed, pre-combusted (at 450°C , during 24 h) glass-fiber filters (Whatman GF/F, pore size approximately $0.7\ \mu\text{m}$). Filters were rinsed with ammonium formate, dried at 65°C for 72 h to a constant weight. The percent organic matter (% OM) was calculated as the weight loss of the filters following combustion at 450°C for 5 h (Byers et al. 1978).

For particulate organic carbon (POC), seawater samples were filtered through pre-combusted 21 mm Whatman GF/F glass fiber filters. The filters were kept frozen in liquid nitrogen. After acidification, filters were analysed on a CHN analyzer (Perkin Elmer 2400 CHN Elemental Analyzer) following the JGOFS protocols (1994).

Microscopic counts for autotrophic and heterotrophic protists

All samples for phytoplankton and heterotrophic protist identification were fixed in acid iodine Lugol solution at 2% final v/v concentration. For each sample, phytoplankton and other protists were enumerated at two magnifications: 400X for cells $> 10 \mu\text{m}$ and 1000X for cells $< 10 \mu\text{m}$, with an inverted phase-contrast microscope (Zeiss Axiovert 100). At least 350-400 cells were counted in each case. Species were identified and enumerated as described previously (Trottet et al., 2007) with a combination of fluorescence and \ddot{U} termohl sedimentation (Lovejoy et al., 1993, 2000). Plankton species were identified using standard references (Bérard-Therriault et al., 1999; Horner, 2002; Tomas, 1993). After decolorizing the Lugol preservative, it was possible to simultaneously view the DAPI-stained nuclei (blue) and chlorophyll *a* autofluorescence (red) and thereby locate and differentiate colorless protists from photosynthetic species. Ciliates were easily identified by their characteristic macro- and micronuclei (Lovejoy et al., 1993).

Cells were measured using an ocular micrometer and we distinguished nanoplankton (2-20 μm) and microplankton (20-200 μm). Their volumes were calculated from standard geometric shapes (Hillebrand et al., 1999) and the carbon content was

estimated from relationships described in Menden-Deuer & Lessard (2000). For convenience, hereinafter, the term biomass refers to carbon biomass.

Pigment analysis

Seawater samples for pigments were filtered through 25 mm Whatman GF/F glass fiber filters. Details of the extraction protocol are given in Trottet et al. (2007). The extracts were analysed for pigments by HPLC chromatography following the method described by Zapata et al. (2000).

4.2.3 Primary productivity

Primary productivity was estimated in 2004, twice each in June and August and once in October. Four depths; 1, 2, 3 and 4 m, except in October with two depths at 2 and 4 m, were routinely sampled. Aliquots were dispensed into 500 ml Whirl-Pak[®] bags and inoculated with 5 μCi $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$. Duplicate clear bags and one dark bag for each depth were suspended on a line and incubated at their original sampling depth for 24 h. Since the incubations were 24 h, the resulting values provided estimates of phytoplankton particulate net daily productivity (PPNP).

4.2.4 Heterotrophic protists grazing experiments

Experimental procedure

In June and in August 2004, two experiments were carried out using a modification of the dilution method of Landry and Hassett (1982) to estimate grazing by heterotrophic protists on phytoplankton and bacteria. Water samples were taken from 2 m at a station inside of the mussel farm. This water was diluted, with particle-free (prefiltered through a Gelman 0.2 μm capsule filter) lagoon water. The experiments were carried out in 100 % (no dilution), 70 %, 40 % and 10 % dilution of the unfiltered natural seawater. For each experiment, the dilution series was dispensed into triplicate 500 ml Whirl-Pak[®] bags, and incubated *in situ* at 2 m for 24 h. In August, the bags were amended with nitrate (NaNO_3 , final concentration of 0.88 μM); phosphate ($\text{NaH}_2\text{PO}_4\cdot\text{H}_2\text{O}$, final concentration of 0.04 μM), and silicic acid ($\text{Na}_2\text{SiO}_3\cdot 9\text{H}_2\text{O}$, final concentration of 0.21 μM) to prevent nutrient depletion. At the beginning and at the end of the experiment, each bag was sampled for chlorophyll *a* (Chl *a*), phytoplankton and other protists with the protocols given above. Bacteria and picophytoplankton were analyzed by flow-cytometry, as described below. Subsamples were also taken for nutrient analysis.

Picophytoplankton and bacteria analysis

Subsamples (4 ml) were fixed with a 1% final v/v paraformaldehyde solution and analyzed with a FACSort Analyser flow cytometer (FCM, Becton Dickinson, San Jose, CA, equipped with a 488 nm laser beam of 15 mW), following the addition of 2, 6 and 10 μm beads as internal standards (YG, Fluoresbrites, Polyscience, Inc., Warrington, PA). The

following data were collected for each sample: (1) cell concentration, from both the pump flow rate (picophytoplankton: 60 $\mu\text{l min}^{-1}$; bacteria: 12 $\mu\text{l min}^{-1}$) and the sample run time, (2) cell size, from the forward-angle light scatter (FSC, $\theta = 1 - 10^\circ$, size index), and (3) autotrophic cells were identified from the chlorophyll fluorescence ($> 650 \text{ nm}$). For the determination of heterotrophic bacteria, samples were stained with SYBR Green II (Molecular Probes). The data were collected and analyzed using the Cell Quest and Attractors software (both from Becton-Dickinson).

Calculations

The grazing rates by heterotrophic protists on total phytoplankton (Chl *a*) and various algal groups, along with their growth rates, were estimated by way of an exponential Model I regression of apparent growth rate against the dilution factor, based on Landry and Hassett (1982). These rates were obtained from the following equation:

$$(1/t) \ln (C_t/C_0) = k - cg \quad (1)$$

where C_0 and C_t are the prey carbon or Chl *a* concentrations at the beginning and at the end of the experiment (time t), k and g (d^{-1}) are respectively the growth and grazing rate coefficients and c is the dilution factor (fraction of unfiltered seawater).

Production (P) and ingestion (I) rates ($\mu\text{g C l}^{-1} \text{ d}^{-1}$) were calculated as $P = kC_m$ and $I = gC_m$ where C_m is the average carbon or Chl *a* concentration during the incubation according to Frost (1972):

$$C_m = (C_0 e^{(k-g)t} - C_0) / (k-g) \quad (2)$$

4.2.5 Statistical analysis

To determine if there were significant differences between the stations inside and outside of the mussel farm over time, repeated-measures analyses of variance (rmANOVA) were performed on variables representing plankton biomass or pigment indicators, along with other descriptors of the environment (SPM, OM, POC, nutrients), using Statistica by Statsoft. Univariate *F*-tests (ANOVA) were performed for each date when multivariate tests were significant. We considered *p*-values < 0.05 as significant.

Path analysis was also used to examine the relationships between mussels and the various planktonic compartments during the sampling period. It was performed on non-transformed biomass data obtained during the sampling period ($n = 20$). For mussels, the biomass used corresponded to the total mussel production on suspended longlines inside the farm estimated from mussel farm production and mesocosm observation (Chap. 3). Unlike simple multiple regression, path analysis permits *a priori* specification of causal paths (Grosholz et al, 2000). In path analysis, the arrows indicate the direction of influence, and the path coefficient shows the magnitude of the direct effect of a variable assumed to be a cause, on another variable assumed to be an effect while holding all other independent variables constant. Path coefficients are equivalent to standardized regression coefficients (range from -1 to 1). Analyses were performed using Amos ver. 5 (SmallWaters Corporation).

4.3 RESULTS

4.3.1 Nutrients

Inorganic nitrate and phosphate concentrations at the mussel farm were low, with concentrations between 0.09 to 0.28 $\mu\text{mol NO}_3^- \text{ l}^{-1}$ and 0.05 to 0.39 $\mu\text{mol HPO}_4^{2-} \text{ l}^{-1}$ respectively. Silicic acid concentrations were more variable, ranging from 0.18 to 2.00 $\mu\text{mol Si(OH)}_4 \text{ l}^{-1}$, with a maximum at the beginning of August (**Figure IV-2**). These concentrations were similar to those observed outside the mussel farm (**Table IV-1** and see Trottet et al. 2007).

4.3.2 Suspended matter and particulate organic carbon

Suspended particulate matter (SPM) fluctuated between 3.60 and 32.42 mg l^{-1} at the mussel farm, with maximums on 16 July and 18 October (**Figure IV-3**). Between 21 June and 16 July SPM was $> 11 \text{ mg l}^{-1}$, whereas it was lowest between 24 July and 9 September 2003.

The OM component of SPM was relatively high between June and October with values ranging from 8.1 (%OM = 22.54 %) to 21.09 mg l^{-1} (%OM = 75.88 %), with the same two periods of high and low concentrations noted for SPM over the season (**Figure IV-3**).

The mean POC concentration was 371 $\mu\text{g C l}^{-1}$, with a minimum value (200 $\mu\text{g C l}^{-1}$) on 4 July and a maximum (800 $\mu\text{g C l}^{-1}$) on 10 July and 18 October 2003 (**Figure IV-4**). These values were similar to those observed outside the mussel farm (**Table IV-1**).

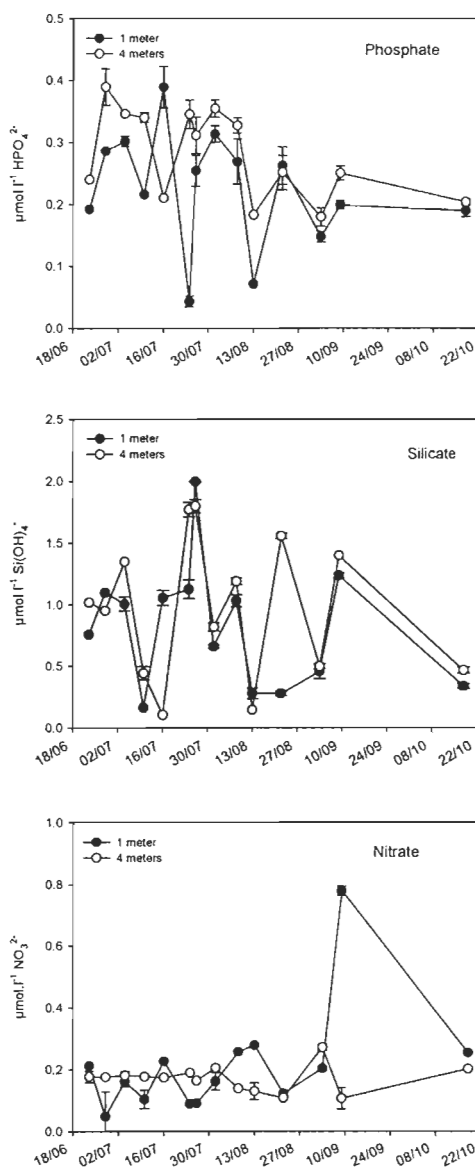
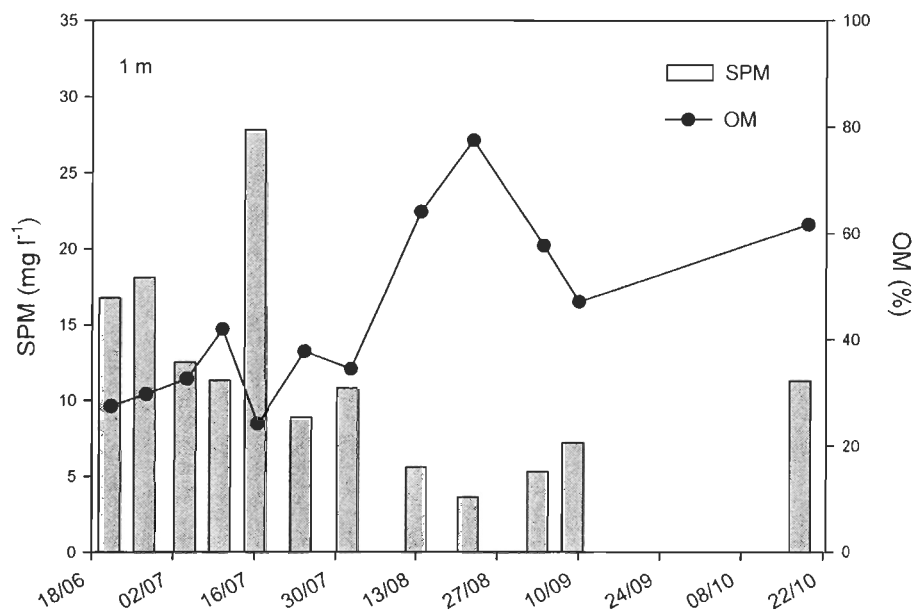


Figure IV-2 Seasonal changes in phosphate (dissolved reactive inorganic ortho-phosphate ion, HPO_4^{2-}), silicic acid (dissolved reactive ortho-silicic acid Si(OH)_4), and nitrate concentrations ($\mu\text{mol l}^{-1}$) at 1 and 4 meters respectively at the mussel farm of GEL in 2003.

a



b

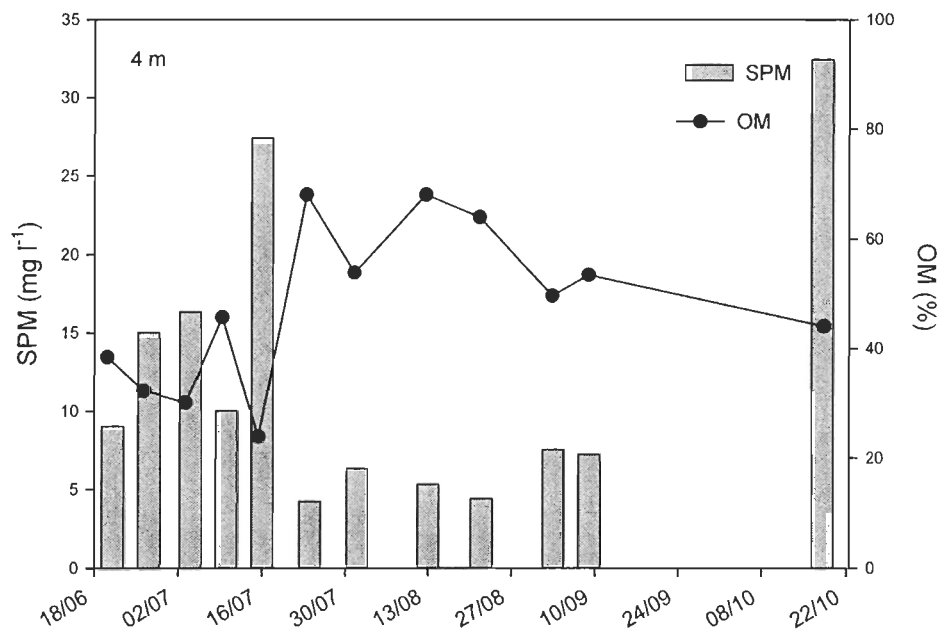


Figure IV-3 Time series of suspended particulate matter (SPM in mg l^{-1}) and organic matter (in %OM) collected respectively at a depth of a) 1 m and b) 4 m in the mussel farm of GEL in 2003.

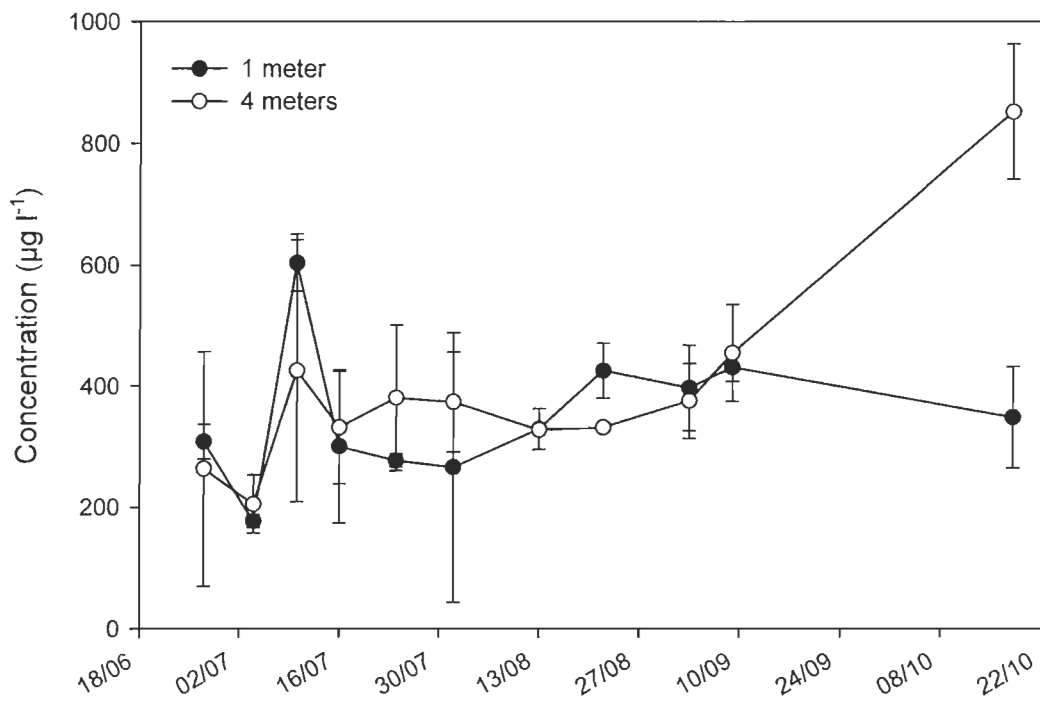


Figure IV-4 Time series of particulate organic matter (POC in $\mu\text{g l}^{-1}$) collected in the mussel farm of GEL in 2003.

4.3.3 Taxonomic composition and planktonic carbon biomass

The major planktonic species in the GEL mussel farm were taxonomically diverse (**Table IV-2**) and abundances changed over the sampling period (**Figure IV-5**). The majority of cells (~75%) were < 20 μm and the species were similar to those previously reported outside the farm in GEL by Trottet et al. (2007). Peaks of autotrophic species in July, August and September, were mainly due to blooms of Bacillariophyceae with average concentrations of 1.3, 1.4 and 3.5 10^6 cells l^{-1} respectively. Dominant species included *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve (10 - 16 July, 22 August and 3 September), *Leptocylindrus minimus* Gran (13 August) and *Chaetoceros* spp. (13 August, 3 September) (**Figure IV-5**). Benthic pennate diatoms were always present in the GEL, contributing a variable proportion to the total biomass (between 2 and 46 % of total diatom biomass). The most common pennates were *Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg) Lewin & Reimann, *Navicula* spp. and several unidentified species resembling *Thalassionema* spp. Their abundance was low in July and increased in August to a maximum on 13 August. Prasinophyceae, mainly *Pyramimonas* Schmarda spp., were also continuously present over the sampling period (between 0.1 to 0.7 10^6 cells l^{-1} , **Figure IV-5**). Dinoflagellates constituted the major group of mixotrophic protists. The two most prominent genera were *Gymnodinium* spp. and *Gyrodinium* spp., with maximum abundances in August (0.8 - 1.2 10^6 cells l^{-1}). Prymnesiophyceae, mainly *Chrysochromulina* spp. (0.1 - 7.0 10^5 cells l^{-1}) and the photosynthetic euglenoid, *Eutreptiella* sp. (0.8 - 8.1 10^4 cells l^{-1}) were also present over the sampling period (**Figure IV-5**).

Table IV-2 Major plankton species present at the mussel farm site in GEL in summer 2003. Average dimension (diameter or length x width) in μm , volume in μm^3 and carbon per cell in pgC cell^{-1} .

Organism	Average dimension (μm)	Average volume (μm^3)	Carbon per cell (pgC cell^{-1})
Bacillariophyceae (or diatoms)			
<u>Centric</u>			
<i>Chaetoceros</i> cf. <i>affinis</i> Lauder	9x15	636	93
<i>Chaetoceros brevis</i> Schütt	17x11	1 077	152
<i>Chaetoceros</i> cf. <i>simplex</i> Ostenfeld	13x9	551	81
<i>Chaetoceros minimus</i> (Levander) Marino Giuffré	4x3	22.5	4
Montresor & Zigone			
<i>Leptocylindrus minimus</i> Gran	25x1.8	105	13
<i>Leptocylindrus danicus</i>	50x10.5	1 896	131
<i>Rhizosolenia</i> sp.	38x1	3 065	194
<i>Skeletonema costatum</i> (Greville) Cleve	9.5x4.5	262	26
<u>Pennate</u>			
<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehrenberg) Lewin & Reimann	60x3.5	135	15
<i>Gyrosigma fasciola</i> (Ehrenberg) Griffith & Henfrey	95x20.5	4 869	282
<i>Lennoxia faveolata</i> Thomsen	70x1.5	129	19
<i>Licmophora gracilis</i> (Ehrenberg) Grunow	27x8.5	5 607	316
<i>Navicula</i> spp.	25x8.4	495	44
<i>Tabularia</i> sp.	7.4x2.1	165	18
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	21x2	95	12
<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i> (Cleve) Heiden in Heiden & Kolbe	50x1.5	58	8
Dinoflagellates			
<i>Gymnodinium/Gyrodinium</i> spp. (5–10 μm)	7x5.5	141	22
<i>Gymnodinium/Gyrodinium</i> spp. (10–20 μm)	15x9	1 001	142
<i>Gymnodinium/Gyrodinium</i> spp. (20–50 μm)	33x21	14 117	1702
Prasinophyceae			
<i>Pyramimonas</i> Schmarida spp.	7.3x5	48	8
Cryptophyceae			
<i>Hemiselmis virescens</i> Droop.	5.5x2.5	40	7
<i>Teleaulax amphioxeia</i> Hill	8x7.5	228	35
Euglenophyceae			
<i>Eutreptiella eupharyngea</i> Moestrup and Norris	41x7.5	839	120
Prymnesiophyceae			
<i>Chrysochromulina</i> spp. (3–7 μm)	6x4.5	85	14
Chrysophyceae			
<i>Dinobryon balticum</i> (Schütt) Lemmermann	10x3.5	25.5	4
Katablephariaceae			
<i>Leucocryptos marina</i> (Braarud) Butcher	9x5.8	130	21
Ciliates			
<u>Aloricate</u>			
<i>Balanion comatum</i> Wulff	8x6.3	211	33
<i>Laboea strobila</i> Lohmann	84.5x47	177 337	18 326
<i>Lohmanniella oviformis</i> Leegaard	24x22	7 238	909
<i>Mesodinium rubrum</i> Leegaard	33x26	13 940	1 682
<i>Strombidium constrictum</i> (Meunier) Wulff	49x40	45 815	5 142
<i>Strombidium acutum</i> Leegaard	40x30	9 425	1 165
<i>Strombidium</i> sp.	50x45	51 710	5 761
<u>Tintinnids</u>			
<i>Tintinnopsis beroidea</i> Stein	93x46	56 968	6 070
<i>Helicostomella kiliensis</i> Laackmann	92x23.5	24 290	2 834
<i>Eutintinnus tubulosus</i> Ostenfeld	28x24	32 869	3 765

The heterotrophic protists in GEL were mostly ciliates ($0.9 - 5.1 \cdot 10^5$ cells l^{-1}) and unidentified heterotrophic nanoflagellates (HNF). The HNF were the most abundant planktonic cells with values between $1.0 - 2.6 \cdot 10^6$ cells l^{-1} (**Figure IV-5**). Taxonomically, ciliates included the naked Choreotrichia, *Strombidium* species and loricated choreotrichs, *Helicostomella* sp. Laachmann and *Tintinnopsis* sp. Stein. We also identified several Katablephariaceae, *Leucocryptos marina* (Braarud) Butcher and *Leucocryptos remigera* Vørs, which were common (**Table IV-2**).

In terms of biomass, heterotrophic protists (ciliates and HNF) constituted the major source of carbon at most times, except during diatom blooms on 10 July and in August (**Figure IV-5**). Ciliates represented up to 90 % of the total biomass of heterotrophic protists (**Figure IV-5**). The seasonal mean biomass of ciliates in the GEL mussel farm waters was $\sim 133 \mu\text{g C l}^{-1}$. The largest biomass of ciliates occurred between 21 June and 4 July 2003 with values near $300 \mu\text{g C l}^{-1}$ (**Figure IV-5**). In terms of biomass, ciliates were followed by diatoms ($10 - 180 \mu\text{g C l}^{-1}$) and dinoflagellates ($15 - 89 \mu\text{g C l}^{-1}$) (**Figure IV-5**). Although HNF were the most numerically abundant planktonic group, their biomass was relatively low throughout summer ($7 - 17 \mu\text{g C l}^{-1}$) because of their small size. Similarly, the biomass of Prasinophyceae, Prymnesiophyceae, Cryptophyceae and Euglenophyceae was low ($< 3 \mu\text{g C l}^{-1}$, **Figure IV-5**). Chrysophyceae were rare and contributed little in terms of carbon (**Figure IV-5**).

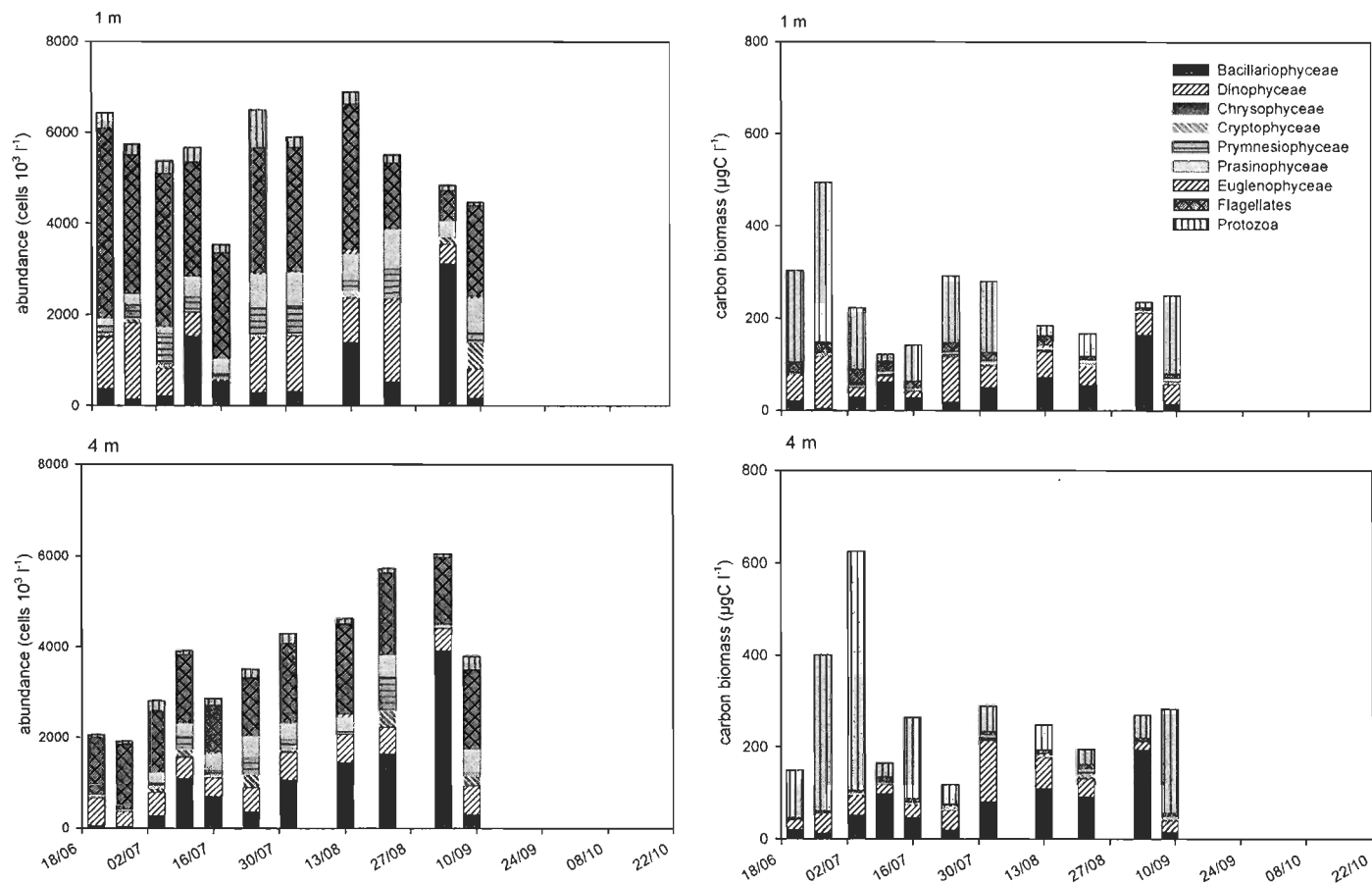


Figure IV-5 Seasonal variations of the principal taxonomic groups at the mussel farm in GEL in terms of abundance (cell l^{-1}) and of carbon biomass ($\mu\text{g C l}^{-1}$) at a depth of 1 m and 4 m respectively in 2003.

4.3.4 Pigment analysis

Chlorophyll *a* (Chl *a*), a general indicator of phytoplankton biomass, ranged between 0.53 and 2.59 $\mu\text{g l}^{-1}$, with highest concentrations during the diatom blooms (10 July, 22 August, and 18 October; **Figure IV-6**). Concentrations of chlorophyll *b* (Chl *b*), a biomarker for all green algae including Prasinophyceae, were relatively high throughout the summer (between 0.16 and 0.90 $\mu\text{g l}^{-1}$), with a maximum on 9 September (1.54 $\mu\text{g l}^{-1}$) (**Figure IV-6**).

The concentration of class-specific carotenoids reflects the dominant phytoplankton groups that possess these marker pigments. The highest concentration of fucoxanthin, a diatom marker (but also present in Prymnesiophyceae and Chrysophyceae), occurred in mid-July (0.62 $\mu\text{g l}^{-1}$; **Figure IV-6**) and coincided with a peak in Bacillariophyceae (diatoms) (**Figure IV-4**). Chlorophyll *c*₃ was also present with values that ranged from undetectable ($< 0.01 \mu\text{g l}^{-1}$) to 0.45 $\mu\text{g l}^{-1}$ (**Figure IV-6**). This pigment is found mostly in Prymnesiophyceae (more abundant than Chrysophyceae in this dataset), and its temporal patterns resembled that of fucoxanthin, suggesting that Prymnesiophyceae occurred along with diatoms. Other pigments are not shown in **Figure IV-6**. Peridinin, a marker for most autotrophic dinoflagellates, ranged from undetectable ($< 0.01 \mu\text{g l}^{-1}$) to 0.18 $\mu\text{g l}^{-1}$. Highest concentrations of peridinin occurred in mid-July, with much smaller peaks in mid-August and mid-September. Maximum concentrations of alloxanthin, a marker for Cryptophyceae, were found in mid-July and September (0.08 $\mu\text{g l}^{-1}$) and matched relatively well with the abundance of microscopically-observed Cryptophyceae.

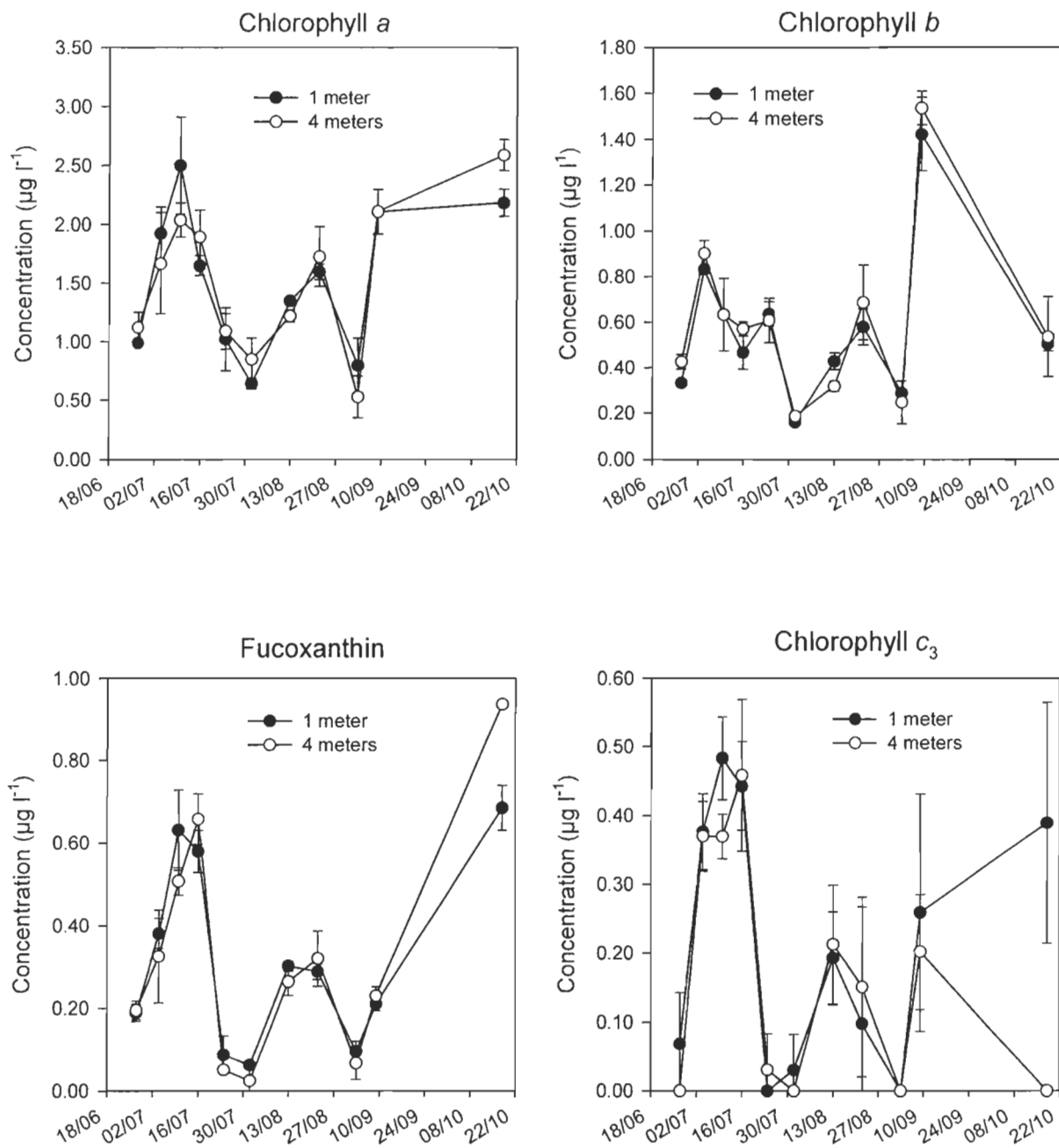


Figure IV-6 Seasonal changes in pigment concentrations at the mussel farm of GEL in $\mu\text{g L}^{-1}$ at 1 and 4 meters respectively in the mussel farm in 2003.

Zeaxanthin, present in cyanobacteria, Chlorophyceae and Prasinophyceae, had highest concentrations on 1 August and 9 September ($\sim 0.20 \mu\text{g l}^{-1}$). Prasinoxanthin, a Prasinophyceae marker, was present in relative low concentration up to $0.09 \mu\text{g l}^{-1}$ and its seasonal pattern resembled that of Chl *b*.

4.3.5 Phytoplankton production

The average daily rates of phytoplankton production inside the mussel farm were lowest in October ($120.33 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) and greatest on 12 August ($466.74 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, **Table IV-3**). While there was no difference with depth in June, in August values were greater near the surface. The chlorophyll-specific production rate ranged between a mean value of $2.58 \text{ mg C mg Chl } a^{-1} \text{ h}^{-1}$ in October and $12.78 \text{ mg C mg Chl } a^{-1} \text{ h}^{-1}$ in June (**Table IV-3**).

4.3.6 Grazing activity of heterotrophic protists

Based on microscopic observations, the grazers in our dilution experiments were mainly ciliates and HNF. In June, these heterotrophic protists grazed on total phytoplankton (estimated from Chl *a*) more efficiently than on the Bacillariophyceae (**Table IV-4**). Total phytoplankton were grazed at a rate ($g = 1.36 \text{ d}^{-1}$) higher than their net growth rate ($k = 0.90 \text{ d}^{-1}$), consistent with a top-down control exerted by heterotrophic protists at that time. The corresponding ingestion rate was $51.10 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ d}^{-1}$.

Table IV-3 Phytoplankton particulate net production (PPNP) at each depth (in $\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$, mean \pm SD) and integrated (in $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) and the PPNP per unit of chlorophyll a (P/B in $\text{mg C mg Chl a}^{-1} \text{h}^{-1}$) measured in June, August and October 2004 inside the mussel farm.

	depth m	PPNP		P/B	
		$\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$	$\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$	mg C	$\text{mg Chl a}^{-1} \text{h}^{-1}$
13 June	1	159.98 \pm 2.26	350.96	17.54	
	2	115.23 \pm 27.45		12.63	
	3	120.63 \pm 7.78		13.23	
	4	70.22 \pm 21.32		7.70	
16 June	1	113.68 \pm 2.30	278.69	8.10	
	2	104.47 \pm 10.12		7.44	
	3	85.33 \pm 6.68		6.08	
	4	64.10 \pm 0.30		4.57	
12 August	1	248.47 \pm 0.00	466.74	4.98	
	2	182.97 \pm 24.62		3.67	
	3	117.34 \pm 49.35		2.35	
	4	84.38 \pm 3.75		1.69	
16 August	1	212.55 \pm 22.20	460.00	4.18	
	2	197.30 \pm 5.71		3.88	
	3	113.51 \pm 4.50		2.23	
	4	85.83 \pm 4.44		1.69	
5 October *	2	65.46 \pm 22.18	120.33	2.81	
	4	54.87 \pm 12.22		2.36	

* Sampling at only 2 depths

Table IV-4 Microzooplankton grazing on total phytoplankton (Chl *a*), various phytoplankton groups and heterotrophic bacteria. k = growth coefficient (d^{-1}), g = grazing coefficient (d^{-1}), C_m = average concentration ($\mu\text{g C l}^{-1}$), P = production ($\mu\text{g C l}^{-1} \text{d}^{-1}$), I = ingestion ($\mu\text{g C l}^{-1} \text{d}^{-1}$), P_g = production grazed ($\% \text{d}^{-1}$). Results are shown only when the coefficients of determination (r^2) of the regressions were significant and when the slope, g , was negative (indicating grazing). The number of data points used in the regressions is indicated by n .

	k d^{-1}	g d^{-1}	r^2 (n)	C_m $\mu\text{g C l}^{-1}$	P $\mu\text{g C l}^{-1} \text{d}^{-1}$	I $\mu\text{g C l}^{-1} \text{d}^{-1}$	P_g $\% \text{d}^{-1}$
14 June 04							
Total phytoplankton	0.90	-1.36	0.71 (5)	37.60	33.84	51.14	151.11
Bacillariophyceae	0.28	-0.30	0.79 (7)	4.01	1.12	1.20	107.14
Bacteria	0.61	-0.89	0.82 (7)	42.61	25.99	37.92	145.90
16 August 04							
Total phytoplankton	0.92	-1.07	0.92 (10)	228.45	210.17	244.44	116.30
Bacillariophyceae	2.27	-1.80	0.74 (8)	6.47	14.69	11.65	79.30
Picophytoplankton	2.89	-3.36	0.75 (9)	41.20	119.07	138.44	116.26
Dinoflagellates	1.24	-3.08	0.79 (7)	6.78	8.41	20.88	248.39
Bacteria	2.21	-3.12	0.81 (9)	104.07	229.99	324.69	141.18

In August, the grazing pressure by heterotrophic protists on total phytoplankton ($g = 1.07 \text{ d}^{-1}$) was similar to the net growth rate of phytoplankton ($k = 0.92 \text{ d}^{-1}$).

Picophytoplankton and dinoflagellates were also highly grazed by heterotrophic protists with respective rates of 3.36 and 3.08 d^{-1} , corresponding to an ingestion rate of 138.44 and 20.88 $\mu\text{g C l}^{-1} \text{ d}^{-1}$. Bacillariophyceae were the only group of phytoplankton that grew faster than it was grazed by heterotrophic protists (**Table IV-4**).

4.3.7 Path analysis

The relationships between mussels and the different planktonic compartments were examined using path analysis. To choose the best path model, a combination of two statistics was used: the smallest value of chi-square that described the overall fit of the model to the data, and the highest value of goodness of fit index (GFI). GFI ranges from 0 to 1 and a GFI close to 1 implies that the model fits the data, and p should be non-significant (> 0.05). If the p value is significant (< 0.05), then the observed data are not consistent with the causal process shown by the path diagram (Grosholz et al., 2000).

The path model in **Figure IV-7** describes the planktonic food web inside the mussel farm, and provided the best overall fit to the data based on the minimum chi-square (2.9), maximum GFI (> 0.9) values and p non-significant (0.2). No significant relationship was found between the three planktonic boxes (phytoplankton, HNF and ciliates, path coefficients < 0.20). The model was consistent with mussels having a significant strong negative relationship with the biomass of ciliates (path coefficient = -0.51) and a weaker

though not significant negative relationship with HNF (path coefficient = -0.32). The path model showed also a weak relationship with phytoplankton (path coefficient = 0.12). A relatively large negative path coefficient was also obtained between nitrate and phytoplankton (path coefficient = -0.35), suggesting a bottom-up control by nutrients.

4.3.8 Comparison with data from outside the mussel farm

We used repeated measures analyses of variance (rmANOVAs) to compare the biomass of various planktonic groups or other variables from the mussel farm with outside. For most variables, no significant differences were found between the two stations (**Tables IV-5 and 6**) suggesting that over the period studied, the mussel farm had no significant influence on particulate matter, nutrients, planktonic groups and most pigments. Only one pigment, fucoxanthin, showed significantly lower concentrations at the mussel farm than outside (**Figure IV-8**), but this could be attributed to a much higher concentration at the outside station on a single day (10 July 2003). If this particular date is removed from the fucoxanthin dataset, there were no significant differences between the two stations. For heterotrophic protists (HNF and ciliates), lower biomass values were noted inside the mussel farm compared to outside (**Figure IV-8**), but the differences were not significant, and variability was larger in these microscopic-based measurements. In contrast to the other variables, primary production rates were significantly different between the two stations (except in October), with higher rates inside than outside the farm (**Figure IV-8**).

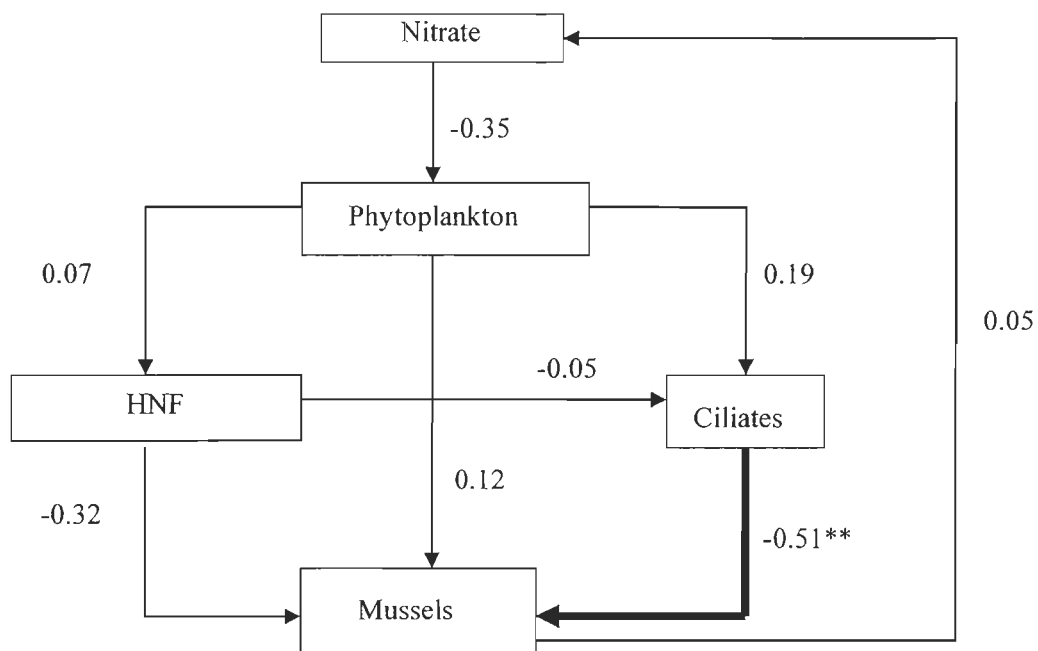


Figure IV-7 Path diagram of GEL mussel farm food web showing the trophic relationships between the taxa used for the path analysis. Arrows indicate direction of causality assumed in the model. Magnitudes of path coefficients are adjacent to arrows designating that path. Bold arrows indicate path coefficients that are statistically significant (** $p < 0.01$).

Table IV-5 Results of repeated measures analysis of variance (rmANOVAs) testing the effect of stations (inside and outside the mussel farm), time of year (date) and their interactions on suspended particle mater (SPM), particulate organic matter (POC), nutrients, planktonic communities and phytoplankton particulate net production (PPNP). The *p* value is in bold when significant differences are observed between stations.

Variable	Variation source	df	MS	F	<i>p</i>
SPM	station	1	490.36	0.35	0.58
	date	10	2 571.10	14.25	0.00
	station × date	10	979.96	5.43	0.00
	error	40	180.36		
POC	station	1	692.04	0.22	0.66
	date	10	36 612.70	4.25	0.00
	station × date	10	27 460.22	3.19	0.00
	error	40	8 606.96		
Phosphate	station	1	0.01	0.46	0.57
	date	11	0.03	6.26	0.00
	station × date	11	0.00	1.11	0.40
	error	22	0.00		
Silicic acid	station	1	0.45	2.94	0.23
	date	11	1.02	10.78	0.00
	station × date	11	0.07	0.78	0.66
	error	22	0.09		
Nitrate	station	1	0.01	0.24	0.67
	date	10	0.01	0.73	0.69
	station × date	10	0.01	0.91	0.54
	error	20	0.01		
Bacillariophyceae	station	1	627.48	0.41	0.59
	date	10	6 170.10	27.16	0.00
	station × date	10	889.40	3.91	0.00
	error	20	227.19		
Dinophyceae	station	1	992.13	1.26	0.38
	date	10	728.93	1.24	0.32
	station × date	10	1 026.00	1.75	0.14
	error	20	586.02		
Ciliates	station	1	3 001.61	0.14	0.74
	date	10	32 351.74	2.91	0.02
	station × date	10	8 263.95	0.74	0.68
	error	20	11 108.90		
PPNP	station	1	8 915.77	14.31	0.01
	date	3	18 618.70	59.99	0.00
	station × date	3	1 859.86	5.99	0.01
	error	15	310.37		

Table IV-6 Results of repeated measures analysis of variance (rmANOVAs) testing the effect of stations (inside and outside the mussel farm), time of year (date) and their interactions on pigments, autotrophic - heterotrophic ratio (A/H) and planktonic biomass - particulate organic carbon ratio ((A+H)/POC). The *p* value is in bold when significant differences are observed between stations.

Variable	Variation source	df	MS	F	<i>p</i>
Chlorophyll <i>a</i>	station	1	0.07	1.52	0.25
	date	10	4.30	70.68	0.00
	station × date	10	0.22	3.64	0.00
	error	100	0.06		
Fucoxanthin	station	1	0.05	11.68	0.01
	date	9	0.84	169.60	0.00
	station × date	9	0.03	6.99	0.00
	error	90	0.00		
Chlorophyll <i>c3</i>	station	1	0.03	3.27	0.10
	date	4	0.26	37.40	0.00
	station × date	4	0.04	5.52	0.00
	error	40	0.01		
Peridinin	station	1	0.00	1.76	0.21
	date	7	0.03	35.64	0.00
	station × date	7	0.00	1.38	0.23
	error	70	0.00		
Alloxanthin	station	1	0.00	0.74	0.41
	date	8	0.00	6.04	0.00
	station × date	8	0.00	1.16	0.33
	error	80	0.00		
Prasincoxanthin	station	1	0.00	1.62	0.23
	date	8	0.01	17.41	0.00
	station × date	8	0.00	2.51	0.02
	error	80	0.00		
Zeaxanthin	station	1	0.00	0.55	0.48
	date	10	0.04	140.45	0.00
	station × date	10	0.00	4.55	0.00
	error	100	0.00		
A/H	station	1	1.27	4.11	0.18
	date	9	1.59	9.27	0.00
	station × date	9	0.63	3.68	0.01
	error	18	0.17		

4.4 DISCUSSION

4.4.1 Influence of the mussel farm on the water column in GEL: comparison with outside the farm

The presence of filter feeders on suspended longlines has the potential to affect an ecosystem at different levels: their filtration activity may reduce the particulate organic matter in the water; their pseudofeces and feces could increase the quantity of particulate matter and influence nutrient concentrations (Kaiser et al., 2001), and the mussel longlines could provide support for associated fauna (Leblanc et al., 2003; Richard et al., 2006) but could also increase sedimentation by slowing down currents (Kaiser et al., 2001). In GEL, the total biomass of the associated macrofauna was very low on 0+ mussel longlines ($\leq 0.16\%$) compared to the mussel biomass (Richard et al., 2006). Higher abundance of this associated macrofauna was observed at the end of the summer mainly due to mussel juveniles (spat) recruited in previous weeks following 3-4 weeks larval stage (Poirier and Myrand, 1982).

Water temperatures were similar both inside and away from the farm (approximately 1.5 km between stations). Nutrient measurements indicated a virtual absence of inorganic nitrogen and low values of phosphate and silicic acid in the mussel farm as previously reported (Souchu et Mayzaud, 1991, Souchu et al., 1991). No significant differences were observed between those values and concentrations measured outside the farm by Trottet et al. (2007). We found also that suspended particulate material concentrations (as well as the organic fraction) were similar inside and outside the mussel

farm. This agrees with the lack of significant sediment organic matter enrichment under 0+ mussel lines reported by Richard et al. (2006) at the same time as our study.

Previous studies in GEL found that mussel culture did not influence nutrients, primary production rates and phytoplankton (Souchu et al., 1991; Roy et al., 1991). However, those studies looked at bulk parameters and did not consider whether mussel culture impacted on components of plankton communities, particularly the heterotrophs. We found the same planktonic species inside and outside of the mussel farm in summer and that heterotrophic biomass and phytoplankton $< 20 \mu\text{m}$ made up the bulk of the available plankton at both stations (**Table IV-2**; Trottet et al., 2007).

No significant differences were found between the two stations for planktonic communities neither from microscopic counts nor from pigment analyses except for fucoxanthin, which was clearly related to a diatom bloom that was stronger outside the mussel farm on 10 July 2003. This similarity between stations is in agreement with the path analysis model results, where mussels had a weak influence on phytoplankton (**Figure IV-7**). The stronger influence of mussels on heterotrophic protists detected with this analysis is likely influenced by the inverse seasonal trends between growing mussels and a decrease in ciliates (**Figure IV-8**) during the period studied. The occasional lower values of ciliate biomass inside the farm (**Figure IV-8**) also concurs with this. The carbon biomass ratios of autotrophic (from Chl *a* values transformed into carbon - Trottet et al., 2007) to heterotrophic (from microscopy) plankton biomass (A / H), showed a number of instances where the A / H ratio was larger at the mussel farm (**Figure IV-9**).

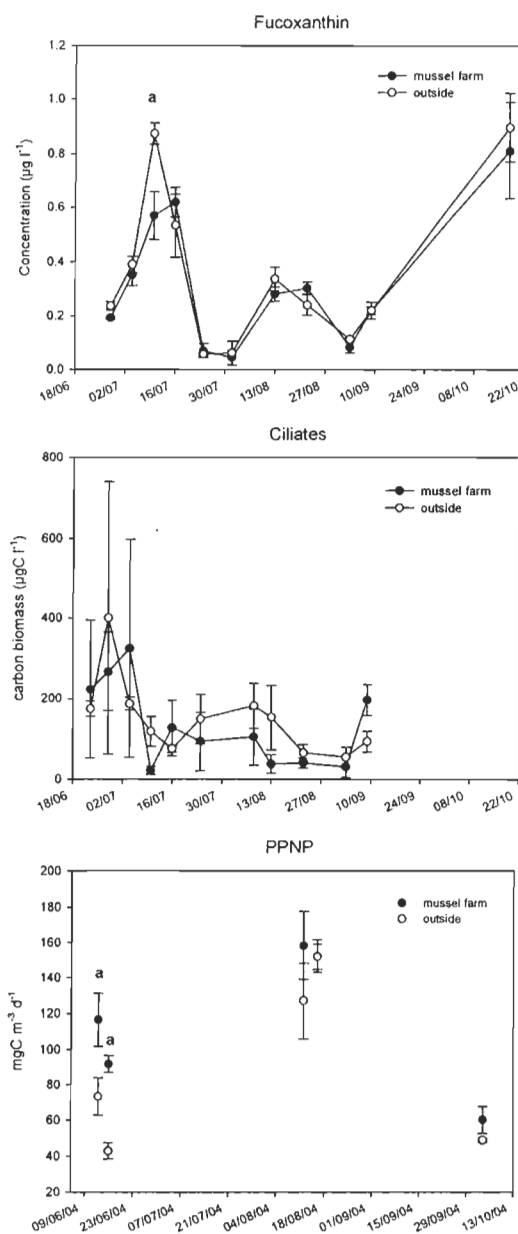


Figure IV-8 Seasonal changes in fucoxanthin ($\mu\text{g l}^{-1}$), ciliates carbon biomass ($\mu\text{g C l}^{-1}$) and phytoplankton particulate net production (PPNP, $\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$), inside and outside the mussel farm of GEL in 2003 and 2004. **a** : significant differences between the two stations.

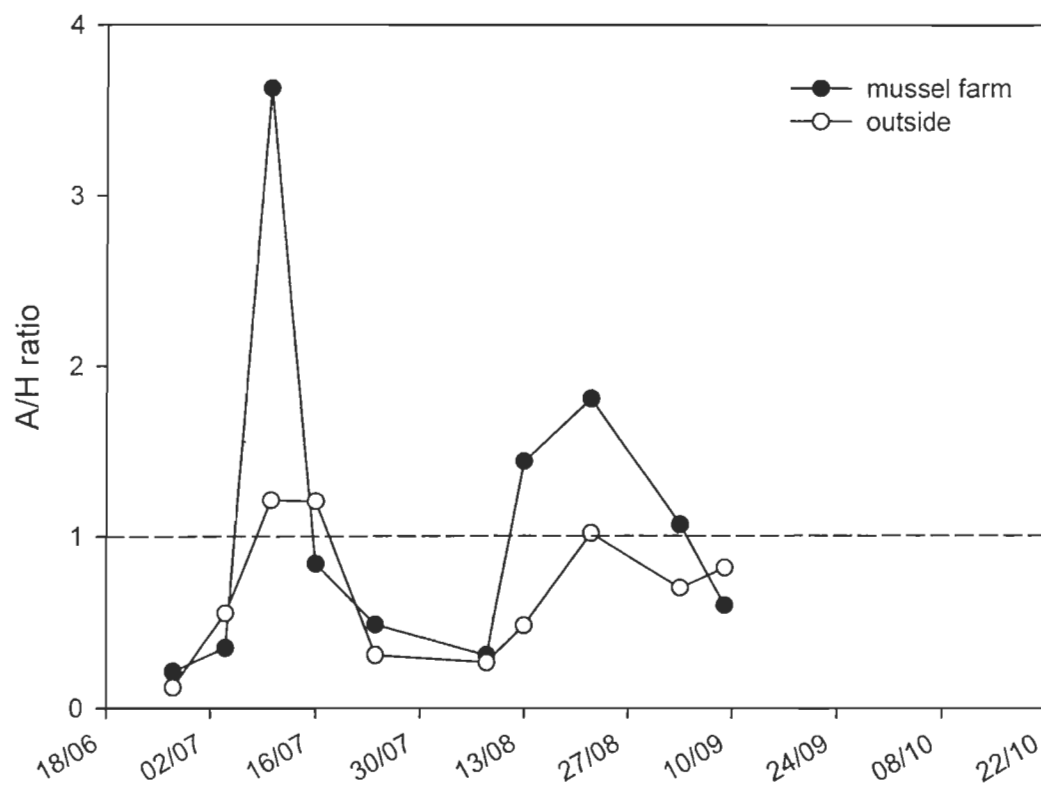


Figure IV-9 Seasonal changes in the autotrophic to heterotrophic ratio (A / H) in terms of carbon biomass inside and outside the mussel farm of GEL in 2003.

This was caused by lower values of the heterotrophic plankton biomass inside the mussel farm, not by increased biomass of the autotrophs. The general similarity between our two stations is also in agreement with a lagoon-wide spatial survey of the chlorophyll *a* concentration realized using an Acrobat Light Towed Vehicle (LTV equipped with a chlorophyll *a* sensor) on 9 July 2003 (J. Grant, unpublished data). This survey suggests that at the time of our study, the mussel farm had little impact on the planktonic communities in GEL, consistent with a study undertaken in the same region 15 years before when mussel farming was just starting (Roy et al., 1991).

In contrast, some studies from other coastal regions have found a large impact of mussel farms on plankton communities (Dame, 1996). Ogilvie et al. (2000) reported a reduction in chlorophyll *a* concentrations (10 to 70 %) inside mussel farms in Beatrix Bay (New Zealand). Farmed mollusks can also have a significant impact on heterotrophic communities (Dupuy et al., 1999, 2000a, 2000b; Wong et al., 2003; Lehane & Davenport, 2006). The lack of effect of the mussel farm in GEL could be due to the relatively low mussel production in GEL ($72 \text{ t km}^{-2} \text{ y}^{-1}$), compared to other mussel farms around the world such as Tracadie Bay in Canada ($330 \text{ t km}^{-2} \text{ y}^{-1}$, Miron et al., 2005), Chupa Inlet in Russia (White Sea, $650 \text{ t km}^{-2} \text{ y}^{-1}$, Maximovich et al., 1996), or Ria de Arousa in Spain ($6\,400 \text{ t km}^{-2} \text{ y}^{-1}$, Figueiras et al., 2002).

The distance between the sampling site and the mussels could also affect the results, our samples being taken farther from the mussel longlines than some other studies such as the one by Ogilvie et al. (2000). However, a recent remote sensing study has shown that a significant depletion of phytoplankton through a mussel farm in eastern Canada could be

observed at the scale of a kilometre (Grant et al., 2007b). Hence, our sampling site at 2-3 m from the mussels should have been sufficiently close to detect any significant influence of the mussel farm in GEL. The 1.5 km distance to our station outside the farm should also have been sufficient to observe a depletion of plankton if present (Grant et al., 2007b).

The properties of the GEL itself may also account for the lack of effect between the inside and the outside of the farm. Physical measurements and models indicate that tidal currents are relatively weak in this semi-enclosed, shallow marine environment ($< 0.05 \text{ m s}^{-1}$, Koutitonsky et al., 2002) and that local winds drive mixing with slow renewal of the waters ($\sim 20\text{-}25$ days) (Koutitonsky & Tita, 2006). Wind mixing is sufficient to homogenize the vertical distribution of particles in these shallow lagoons (Roy et al., 1991; Koutitonsky & Tita, 2006), and possibly also contribute to the spatial similarity between the stations inside and outside the mussel farm.

In contrast to the similar standing biomass stocks and nutrient concentrations at the two stations, phytoplankton net production rates were significantly greater inside the mussel farm compared to outside. Mussels may act as an inorganic nutrient source for plankton in the vicinity (ca 10 cm) of the longlines (Richard et al. 2006). Under the summertime low nutrient conditions the added nutrients were likely rapidly taken up by phytoplankton and the net result would be no measureable increase in local nutrient concentrations. Previous studies have noted that a high abundance of bivalves can enhance nitrate (Smaal et al., 2001) and phosphate (Asmus et al., 1995) turnover through biodeposition and nutrient excretion. This is ecologically important since nutrient

regeneration forestalls nutrient limitation for phytoplankton, which may result in increased primary production (Smaal, 1991; Prins et al., 1995), as seen here.

4.4.2 Estimation of mussel grazing impact on planktonic communities and phytoplanktonic production at the mussel farm in GEL

Path analysis results having indicated a strong negative relationship between the farmed mussels and ciliates, we expected a depletion of ciliates at the farm station, which was not observed (statistically similar concentrations inside and outside the farm: rmANOVA results). We sought an explanation for this by estimating the rate of removal by farmed mussels on phytoplankton and ciliates (**Table IV-7**). For these estimations, we used mussel clearance rates determined during mesocosm experiments in the summer of 2004 (cf. Chap. 2). The influence of farmed mussels was low with 4-10 and 12-21 % of phytoplankton and ciliates biomass respectively removed by the mussels (**Table IV-7**). These low values could contribute to the absence of differences inside and outside the farm during our sampling. But these estimations suggest also that ciliates are more retained than phytoplankton in the farm, consistent with the strong negative relationship of mussel culture on ciliates observed by the path analysis.

In the same way, the impact of the mussel farm on phytoplanktonic production can be estimated: with a mean daily phytoplankton production of $335 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, the mussel farm removed between 5 to $26 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, which is approximately 2-6 % of the daily phytoplanktonic production (**Table IV-7**).

Table IV-7 Estimation (in gC of extracted biomass d⁻¹ and in %) of the impact of the total mussel production (180 tons, or ~ 11 tons dry weight in a 2.5 km² farm) on phytoplankton and ciliates in the Grande-Entrée mussel farm at different seasons. The estimation of mussel removal is based on the average of daily clearance rate (CR) of mussels (in dry weight: dw) determined in mesocosm experiments from (Chap. 2). The biomass of phytoplankton is calculated from chlorophyll a 2003 values, using a C:Chl *a* ratio of 30). The fraction of primary production removed by mussels is estimated from the ratio of mussel removal on the average phytoplankton particulate net production (mg C m⁻² d⁻¹) in 2004. Spring, summer and autumn refer to the CR of mesocosm experiments in 2004, while the biomass of ciliates and phytoplankton are from 2003 estimates, averaged from the data available during June (Spring), August (Summer) and September (Autumn).

	Ciliates				Phytoplankton				Primary Production			
	Total biomass in the farm	CR	Extracted biomass	%	Total biomass in the farm	CR	Extracted biomass	%	Total mg C m ⁻² d ⁻¹	CR	Extracted mg d ⁻¹	%
Spring	185 µgC l ⁻¹	102 l gdw ⁻¹ d ⁻¹			52 µgC l ⁻¹	79 l gdw ⁻¹ d ⁻¹				79 l gdw ⁻¹ d ⁻¹		
	↓	↓			↓	↓				↓		
	1 655 000 gC	448 l m ⁻² d ⁻¹	207 886 gC d ⁻¹	12	520 000 gC	349 l m ⁻² d ⁻¹	45 177 gC d ⁻¹	9	315	349 l m ⁻² d ⁻¹	18	6
Summer	68 µgC l ⁻¹	208 gdw ⁻¹ d ⁻¹			35.6 µgC l ⁻¹	94 l gdw ⁻¹ d ⁻¹				94 l gdw ⁻¹ d ⁻¹		
	↓	↓			↓	↓				↓		
	742 500 gC	915 l m ⁻² d ⁻¹	156 788 gC d ⁻¹	21	352 000 gC	415 l m ⁻² d ⁻¹	36 936 gC d ⁻¹	10	463	415 l m ⁻² d ⁻¹	15	3
Autumn	113 µgC l ⁻¹	153 gdw ⁻¹ d ⁻¹			41 µgC l ⁻¹	38 l gdw ⁻¹ d ⁻¹				38 l gdw ⁻¹ d ⁻¹		
	↓	↓			↓	↓				↓		
	1 075 000 gC	680 l m ⁻² d ⁻¹	192 237 gC d ⁻¹	18	420 000 gC	169 l m ⁻² d ⁻¹	17 530 gC d ⁻¹	4	120	169 l m ⁻² d ⁻¹	7	6

This percentage can be compared with the estimation of the grazing impact of heterotrophic protists on phytoplankton production, which represents $108 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (based on a mean grazing rate determined in dilution experiments (mean = 1.21 d^{-1} , cf. Table IV-4)), or approximately 40 % of the daily phytoplanktonic production. These estimates emphasize the currently small influence of mussel longlines, and show that the phytoplankton biomass in the lagoon is unlikely to be controlled by suspension feeding mussels at the current mussel concentrations.

4.5 CONCLUSION

Blue mussels have been successfully cultured on longlines in an ecosystem with low nutrient concentrations, relatively high phytoplanktonic production and where heterotrophic communities constituted ~ 70 % of the carbon biomass of planktonic resources available. The dominant heterotrophs in terms of biomass were relatively large (50-150 μm) ciliates, while phytoplankton cells were mainly $< 20 \mu\text{m}$. Comparing the mussel farm with a station 1.5 km outside, we found no evidence of a reduction in phytoplankton communities by the farmed mussels. Heterotrophic protists were occasionally less abundant at the mussel farm station, but this was not statistically different from the other station over all the study period. Primary production rates were enhanced within the mussel farm, probably favored by excretion of nutrients by the mussels. Path analysis suggested a negative interaction of mussels on ciliates and heterotrophic nanoflagellates in the GEL. Based on clearance rates of mussels from the same environment, we found that the mussel farm removed on average

18 % of the biomass of ciliates, 8 % of that of phytoplankton and 5 % of the phytoplanktonic daily production. This modest influence of the mussel farm is consistent with the general similarity of all planktonic indicators between the inside and the outside of the mussel farm. Comparisons with historic records in GEL indicate that even though mussel culture has grown by about 10 times in that environment since 1984, there is still no significant change in plankton abundance or composition. In summary, mussel production in the shallow Grande-Entrée lagoon was probably not great enough to exert a significant control on plankton composition and biomass at the spatial and time scales studied here. However the sustainability of the farm is aided by enhanced phytoplanktonic production within the farm.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank O. Pitre for his help with sampling, S. Leblanc, F. Blouin, S. Mas and G. Ouellet for technical advice and help in the field and in the laboratory. This study was funded by grants to V. Koutitonsky, S. Roy et al., from Action concertée en Sciences et Technologies de la Mer (FQRNT), from the Réseau Aquaculture Québec and from SODIM (Société de Développement de l'Industrie Maricole). A.T. also thanks ISMER and Québec Océan for student financial support.

DISCUSSION GÉNÉRALE

Cette discussion intègre plusieurs éléments de réflexion. Tout d'abord, elle synthétise les principaux résultats obtenus en liaison avec les trois objectifs de cette thèse, à savoir : (i) documenter la composition, l'abondance et la dynamique saisonnière estivale et automnale des communautés planctoniques dans la lagune de Grande-Entrée, (ii) déterminer en mésocosme quelle est l'influence de l'activité de filtration des moules de culture sur les communautés planctoniques et (iii) déterminer l'impact *in situ* de la ferme aquacole sur les communautés planctoniques de la lagune de Grande-Entrée en déterminant les facteurs de contrôle des populations phytoplanctoniques locales dans la lagune de Grande-Entrée. Ensuite, les études d'impact réalisées sur des élevages de bivalves étant nombreuses et concernant différentes régions du globe, une mise en perspective de nos résultats peut être effectuée en comparant nos résultats avec ces études. Enfin, différentes voies de recherches sont également envisagées pour approfondir les connaissances aussi bien au niveau des études d'impact que sur des aspects du métabolisme chez les moules.

5.1 – IMPACT DE LA MYTILICULTURE SUR LES COMMUNAUTES PLANCTONIQUES DE LA LAGUNE DE GRANDE-ENTREE

5.1.1 - Portrait du compartiment planctonique de la Lagune de Grande-Entrée

Les analyses de la colonne d'eau de la lagune de Grande-Entrée ont permis de mettre en évidence pour la première fois l'importance en terme de biomasse des communautés hétérotrophiques notamment des ciliés. De même, cette lagune est caractérisée par une forte abondance des cellules phytoplanctoniques de petite taille, des

faibles concentrations en sels nutritifs, tous ces éléments soulignant l'importance du réseau microbien en saison estivale dans la lagune de Grande-Entrée (Chapitre 1). Ces caractéristiques sont intéressantes pour plusieurs raisons : (i) peu de milieux situés dans un climat tempéré froid possèdent ce type de caractéristiques. Ainsi pour la côte est canadienne, les eaux de Tracadie Bay (Grant et al., 2005) ou de Pomquet Harbour (Kim et al., 2005) ont des concentrations de chlorophylle *a* plus élevées avec 2,35 et jusqu'à 55,6 $\mu\text{g l}^{-1}$ respectivement. Aux Pays-Bas, les valeurs de chlorophylle *a* sont également plus élevées (**Tableau II-3**) ; (ii) la majorité des études sur l'impact des élevages de bivalves mettent l'accent sur les variations de chlorophylle *a* comme indicateur de la biomasse du phytoplancton, ce qui est remis en cause si, comme aux Îles de la Madeleine, la ferme se situe dans un milieu où la biomasse hétérotrophe est importante.

5.1.2 – Filtration des moules sur les communautés planctoniques de la Lagune de Grande-Entrée

La plupart des hypothèses émises concernant l'impact des bivalves sur l'écosystème pélagique reposent sur l'extrapolation d'un taux de filtration individuel, déterminé expérimentalement dans un laboratoire sur des moules dont la coquille a été nettoyée. Mais les estimations obtenues ne prennent pas en compte notamment l'influence des autres organismes épibenthiques, ou l'influence de la matière inorganique dans les variations du taux de filtration des moules. Ainsi il a été démontré que les taux de filtration mesurés en laboratoire avec l'utilisation de cultures planctoniques (majoritairement

phytoplanctoniques) pouvaient parfois être surestimés par rapport à des mesures *in situ* (Prins et al., 1996). Dans le cas du présent travail, afin de respecter le plus possible les conditions naturelles et pour des raisons logistiques, nous avons choisi d'utiliser des mésocosmes de grand volume (~ 800 litres) rempli d'eau de mer directement prélevée sur le lieu de l'expérience dans lesquels nous avons placé des sections de boudin de moules (non nettoyées) directement prélevées dans la ferme. Ce type d'expérience réduit le transport des particules de seston par advection verticale et/ou horizontale tout en conservant les conditions environnementales et biologiques les plus proches de la réalité, et permet de ce fait la détection des changements de concentrations planctoniques attribuables principalement à la filtration des moules en boudin. Nos expériences ont été effectuées à différentes périodes de l'année (fin du printemps, été et automne) avec des sections de boudin toujours prélevées dans la même filière afin de tenir compte de l'évolution des taux de filtration au cours de la saison et de l'âge des moules d'une même cohorte.

Les sections de filières de moules filtrent une part importante des communautés planctoniques présentes dans la colonne d'eau, les ciliés représentant jusqu'à 89 % de la biomasse totale retenue par les filières, suivi ensuite par les dinoflagellés (jusqu'à 15 % de la biomasse totale retenue) et les diatomées (jusqu'à 10 %), ces trois communautés planctoniques constituant ainsi la plus grande partie de la biomasse planctonique prélevée par les boudins de moules lors des expérimentations en mésocosmes (Chapitre 2). L'importance des prélèvements que les moules effectuent chez les protozoaires hétérotrophes lors de nos expériences de mésocosmes, confirment que les moules sont plus omnivores qu'herbivores stricts comme démontré précédemment par Asmus et Asmus

(1991). Ces résultats suggèrent également que les organismes hétérotrophes du plancton devraient par conséquent être considérés dans l'évaluation de la nutrition des moules, et être inclus dans les études sur l'influence des élevages de moules sur les communautés planctoniques locales, et dans l'évaluation de nouveaux sites de culture de moules. Suite à nos travaux, il faudrait ré-évaluer le modèle écosystémique à boîte utilisé par Grant et al. (2007a) pour évaluer la capacité de support de la ferme mytilicole dans la lagune de Grande-Entrée, car celui-ci ne prend pas en compte les hétérotrophes comme source potentielle de nourriture des moules.

Ces résultats confirment aussi les observations de Dupuy et al. (2000b) obtenus pour les huîtres dans des étangs côtiers de la côte atlantique française, les flagellées et les ciliés constituant les communautés planctoniques les plus retenues par les huîtres, principalement à l'automne (Dupuy et al., 2000b).

5.1.3 – Comparaison de la ferme aquacole avec l'extérieur

Les comparaisons entre les valeurs observées à l'intérieur de la ferme mytilicole et à l'extérieur mettent en évidence l'absence de différence entre ces deux sites pour les concentrations en sels nutritifs, la matière particulaire en suspension et organique. Il en est de même pour la composition et l'abondance des communautés planctoniques. Aucun effet significatif de la moulière sur la colonne d'eau n'a été mis en évidence, sauf pour les taux de production primaire, ceux-ci étant significativement plus élevés dans la ferme. Cela suggère un effet possible de fertilisation de la moulière, effet sporadique et localisé, mais

qui n'est pas suffisant pour provoquer une eutrophisation de la lagune de Grande-Entrée. Cependant malgré l'absence de différences significatives chez les communautés hétérotrophes, les biomasses hétérotrophiques notamment celle des ciliés, sont tout de même occasionnellement plus faibles à l'intérieur de la ferme (Chapitre 3).

L'évaluation de l'impact de l'ensemble des filières de moules sur le phytoplancton et les ciliés grâce aux taux de filtration estimés lors des expériences en mésocosmes, montre tout d'abord que les deux groupes planctoniques sont faiblement influencés par la ferme avec respectivement 7-8 et 18-20 % de leur biomasse retenue par jour, mais également que les ciliés sont plus fortement filtrés par les moules en culture, ce qui contribue aux résultats obtenus par le Path Analysis (interaction entre la ferme et les ciliés ainsi que les nanoflagellés hétérotrophiques), même si cela n'a pas été observé sur le terrain.

Ainsi ces résultats suggèrent qu'il y a un effet des moules sur les ciliés (appuyé par le path analysis et par l'expérience en mésocosme), mais que la biomasse des moules est trop faible pour influencer significativement la biomasse totale des ciliés dans la lagune de Grande Entrée.

De même, l'impact de la ferme sur les taux de production phytoplanctonique journalière est faible, les moules cultivées prélevant environ 5 % de cette production journalière à l'échelle du site mytilicole (Chap. 3). La ferme ne semble pas avoir d'impact sur le compartiment phytoplanctonique à l'échelle de la lagune. Les comparaisons avec les données historiques montrent, malgré une augmentation d'un facteur de 10 de la production de moules entre 1989 et 2004, l'absence de changement de l'abondance ou de la composition planctonique. Cette absence de changements depuis plus de quinze ans suggère que, jusqu'à présent, le

volume de production de moules ne semble pas suffisant pour causer des effets significativement mesurables sur les propriétés de la colonne d'eau de la lagune de Grande-Entrée. Cependant, la diminution occasionnelle des ciliés dans la ferme par rapport à l'extérieur suggère que de futures augmentations de la production de moules pourraient affecter ces organismes à l'échelle du site mytilicole.

5.2 – COMPARAISON DE LA LAGUNE DE GRANDE-ENTREE AVEC D'AUTRES SITES AQUACOLES DANS LE MONDE

Avec une production annuelle de moules de 180 tonnes (t) sur 2,5 km² dans la lagune de Grande-Entrée (**Tableau V-1**) et de 160 t dans la lagune de Havre-aux-Maisons (2004) pour une superficie de 1,25 km², ce qui représente respectivement 72 et 128 t km⁻², les densités des structures d'élevage de moules aux Îles de la Madeleine sont relativement faibles comparées à celles d'autres zones de mytiliculture. Ainsi, à Tracadie Bay (Île du Prince Édouard, Canada), la production de moules est de 4 600 tonnes (Drapeau et al., 2006) pour une surface d'exploitation de 14 km² soit 330 t km⁻² (**Tableau V-1**). De même, à Chupa Inlet (Kandalaksha Bay, White Sea, Russie) qui est recouvert d'une banquise de glace en hiver pendant 4 à 5 mois comme aux Îles-de-la-Madeleine (Krell et al., 2003), la production de moules bleues atteint 650 t km⁻² (Maximovich et al., 1996, **Tableau V-1**). En Espagne, les productions de moules atteignent jusqu'à 250 000 tonnes pour 250 km² dans les Rias Baixas (Galice). Sachant que 69% de cette production est réalisée dans le Ria de Arousa qui ne constitue que 11% de la surface totale des fermes mytilicole, la production de moules atteint donc 6 370 t km⁻² (**Tableau V-1** et Figueiras et al., 2002). La faible

production de moules observée dans la lagune de GE peut certainement contribuer à expliquer l'absence d'impact observée dans la colonne d'eau de cette lagune.

L'étude des impacts de l'aquaculture s'est fortement développée depuis les 20 dernières années, l'aquaculture ayant une place de plus en plus importante dans l'économie mondiale. La majorité des recherches portent principalement sur les effets des élevages de poissons, notamment sur le benthos, la pisciculture étant responsable d'un important apport de matière organique particulaire au sédiment. Contrairement à la colonne d'eau, les sédiments ne subissent pas l'influence des courants constamment, permettant ainsi de faire un suivi sur plusieurs années en dessous des cages de poissons. À l'inverse de la pisciculture ou des élevages de crustacés, la culture en suspension des bivalves est de nature essentiellement extractive. En effet, elle ne nécessite pas d'apport artificiel de nourriture, les mollusques prélevant directement les éléments nutritifs dans la colonne d'eau. Dans ce cas, les études d'impact doivent prendre en compte l'effet des bivalves sur la colonne d'eau. Les études d'impact réalisées sur des élevages de bivalves sont nombreuses et concernent différentes régions du globe permettant ainsi une mise en perspective de nos résultats.

Ainsi à Tracadie Bay, des études de télédétection ont mis en évidence une diminution significative des concentrations de concentrations de chlorophylle a à travers la ferme mytilicole, cette déplétion étant visible à plus de 1 km de distance (Grant et al., 2007b).

Dans la lagune de Thau (Mer Méditerranée, France), *Crassostrea gigas* et *Mytilus galloprovincialis* représentent les deux principales espèces de bivalves en culture, avec une

production annuelle avoisinant 15 000 tonnes et 3 800 tonnes respectivement. Cette lagune est considérée comme étant légèrement eutrophe avec des concentrations en azote comprises entre 0 et 5 $\mu\text{mol l}^{-1}$, des concentrations moyennes de chlorophylle *a* de 1,2 $\mu\text{g l}^{-1}$ et une concentration en matière particulaire totale de 2 mg l^{-1} (dont 40 à 50 % de matière organique) (Chapelle et al., 2000 ; Gangnery et al., 2003). Ces fortes variations des concentrations d'azote s'expliquent par la présence de 2 saisons : (i) les périodes des pluies qui augmentent les valeurs d'azote, activant ainsi la croissance du phytoplancton en stimulant la production primaire nouvelle; (ii) les périodes sèches en été où l'azote est recyclé grâce notamment aux excréments des bivalves. L'ammonium ainsi libéré est utilisé par le pico- et le nanophytoplancton conduisant ainsi à une production primaire régénérée. De ce fait, en été, l'écosystème est fortement productif même sans apport extérieur d'azote. La lagune de Thau se distingue de la lagune de Grande Entrée par des concentrations relativement élevées en azote ainsi que par des faibles biomasses du plancton hétérotrophe ($\sim 11 \mu\text{g C l}^{-1}$, majoritairement du microzooplancton) comparativement aux fortes biomasses de phytoplancton (jusqu'à 85 % de la biomasse totale de plancton de la colonne d'eau) (Dupuy et al., 2000a). Par ailleurs, une étude de l'impact de la filtration des huîtres sur les communautés planctoniques de la lagune de Thau a mis en évidence que le phytoplancton constitué principalement par des diatomées, représente la principale source de nourriture pour les huîtres, les hétérotrophes ne représentant qu'une faible ressource de nourriture (Dupuy et al., 2000a). Des études ont mis en évidence des diminutions au niveau des sites d'élevage aussi bien pour le phytoplancton (Gangnery et al., 2003 ; 2004) que

pour le zooplancton (Lam Hoai & Rougier, 1997 ; 2001), une réduction de 10 % de leur biomasse ayant été observée au niveau des fermes maricoles.

En Galice (Espagne), la production mytilicole soutenue s'explique par une circulation des eaux très particulière car les Rias sont localisés dans une zone de résurgence (upwelling) active au printemps et en automne (Figueiras et al., 2002). Ce phénomène de remontée des eaux froides riches en nutriments se traduit par la présence de phytoplancton en concentrations élevées (jusqu'à $8 \mu\text{g l}^{-1}$) qui favorise la croissance des bivalves de culture. Une réduction estimée à 10 % de la production primaire journalière a été mis en évidence lors des périodes upwelling dans les sites d'élevages (Figueiras et al., 2002).

A Beatrix Bay (Nouvelle-Zélande), l'activité mytilicole repose sur la production de la moule verte *Perna canaliculus* avec une production annuelle de 4 000 tonnes par an sur une surface de 2 km^2 (Ogilvie et al., 2000 ; **Tableau V-1**). Dans les études sur l'impact de la moule verte sur les communautés planctoniques, c'est principalement la dynamique du phytoplancton qui a été étudiée (Ogilvie et al., 2000 ; 2003 ; Zeldis et al., 2004). Pendant 13 mois, des échantillonnages ont été effectués à l'intérieur et à l'extérieur des fermes de Beatrix Bay (Nouvelle-Zélande), ce qui a permis de mettre en évidence des variations temporelles saisonnières et des variations spatiales de phytoplancton entre les sites. Ainsi, les concentrations de chlorophylle *a* étaient plus élevées en hiver et à cette saison les valeurs observées à l'intérieur des fermes étaient significativement plus faibles (entre 5 et 55 %) qu'à l'extérieur (Ogilvie et al., 2000). L'été, au contraire, quand les concentrations de chlorophylle *a* étaient globalement les plus faibles, la biomasse phytoplanctonique était significativement plus élevée dans les fermes. A cette période de l'année, les concentrations

en sels nutritifs étaient les plus faibles. Il a été démontré que par la libération de leurs fèces et pseudofèces, les moules agissent indirectement comme des producteurs d'azote inorganique dissout qui stimule la production primaire phytoplanctonique. Dernièrement, Zeldis et al. (2004) ont mis en évidence pour la première fois en laboratoire la consommation des moules vertes sur le zooplancton, les ciliés étant plus retenus par l'appareil de filtration des moules que le mesozooplancton.

Tableau V-1 Comparaison entre la ferme de la lagune de Grande-Entrée et d'autres fermes aquacoles dans le monde

Lieu	Caractéristiques du lieu	Caractéristiques de la colonne d'eau	Bivalve	Taille de la ferme (km ²)	Type de culture	Production		Références
						t a ⁻¹	t km ⁻²	
LGE (Canada)	25 km² prof : 3 m	Biomasse hétérotrophe dominante en été Chl a: 1.75 µg l⁻¹	<i>Mytilus edulis</i>	2.5	filiales flottantes	180	72	Notre étude
Tracadie Bay (Canada)	19 km ² prof : 4.2 m	Chl a: 2.35 µg l ⁻¹	<i>Mytilus edulis</i>	14	filiales de subsurface	4 600	330	Drapeau et al. 2006 Grant et al. 2005 Miron et al., 2005
Bantry Bay (Irlande)	280 km ² prof : 70 m	Chl a: 1 µg l ⁻¹ zooplancton : source de nourriture	<i>Mytilus edulis</i>		filiales de subsurface	3 000		Lehane & Davenport 2006 Roycroft et al. 2004 Flynn et al. 1994
Chupa Inlet Kandalaksha Bay (Russie)	37 km long prof : 60 m	Chl a: 1.54 µg l ⁻¹ Diatomées dominantes	<i>Mytilus edulis</i>	0.6		~ 400	~ 650	Krell et al. 2003 Maximovich et al. 1996
Lagune de Thau (France)	70 km ² prof : 5 m	Chl a: 0.4-3.4 µg l ⁻¹ microzooplancton : up to 32% de biomasse planctonique	<i>Mytilus galloprovincialis</i> et <i>Crassostea gigas</i>	10	pochons	3 800	380	Lam Hoai & Rougier 2001 Gangnery et al. 2003, 2004
Ria de Arousa Rias Baixas (Espagne)	250 km ²	Chl a : <1-8 µg l ⁻¹ micro- et nanophytoplankton	<i>Mytilus galloprovincialis</i>	27	rafts flottants	172 000	6 370	Figueiras et al 2002
Lagoon of Venice (Italie)	500 km ² prof : 8 m	Microphytoplankton : 60-99% de biomasse phytoplanktonique	<i>Mytilus galloprovincialis</i>		filiales de subsurface			Sorokin et al. 1996, 1999
Vostok Bay (Japon)		Chl a : 4.7 µg l ⁻¹ Bloom de diatomées en été	<i>Mytilus trossulus</i>	0.25				Morozova & Orlova 2005
Beatrix Bay (Nouvelle Zélande)	24 km ² prof : 40 m	Chl a : 0.5-5 µg l ⁻¹	<i>Perna canaliculus</i>	2	filiales flottantes	4 000	2 000	Bondo-Christensen et al. 2003 Ogilvie et al. 2000
Lagune de Takapoto (Polynésie française)	81 km ² prof : 25 m	Chl a : 0.05-0.46 µg l ⁻¹ Cyanobactérie et picoplancton	<i>Pinctada margaritifera</i>		filiales de subsurface	6 t m ⁻³ a ⁻¹ de perles		Delesalle et al. 2001 Niquil et al., 2001

5.3 – PERSPECTIVES

5.3.1 – Compléter le portrait de la lagune de Grande-Entrée

Dans le cadre d'une description complète de la colonne d'eau de la lagune de Grande Entrée, d'autres analyses devraient être réalisées. Ainsi un suivi saisonnier du mesozooplankton, du POC détritique ou des cellules picoplanctoniques permettraient de caractériser un budget de carbone complet du réseau planctonique et ainsi d'approfondir les connaissances quant aux impacts de la mytiliculture sur l'écosystème pélagique dans son ensemble.

En effet, des études de laboratoire (Davenport et al., 2000) mais également sur le terrain ont mis en évidence que le mesozooplankton, voir même les larves de moules pouvaient être une source potentielle de nourriture pour les moules (Lehane & Davenport, 2006). Des traits de filet effectués en 2003, aussi bien à l'intérieur qu'à l'extérieur de la ferme mytilicole, ont déterminé une biomasse mesozooplanctonique moyenne de 20 g m^{-3} , qui peut être disponible pour les moules. Dans les eaux du Golfe, les copépodes représentent 20 à 70 % de la biomasse totale mesozooplanctonique, les eaux chaudes et peu profondes du plateau madelinien étant caractérisées par la présence d'espèces plus petites (Roy et al., 2000). Il serait intéressant de savoir si ces espèces sont présentes dans la lagune de Grande-Entrée et de savoir si elles constituent une source de nourriture pour les moules.

De même, des études du carbone organique particulaire (POC) détritique (que l'on définit ici comme non-planctonique) devraient être envisagées car ce carbone constitue également une source potentielle de nourriture pour les moules (Langdon & Newell, 1990 ; Alber &

Valiela, 1994). En calculant le ratio entre le carbone planctonique et le carbone organique particulaire ((A+H)/POC) lors de notre échantillonnage, on peut voir que ce carbone détritique représente une source de carbone importante, avec un ratio proche de 1 au début de l'été, diminuant jusqu'à 0,2 en septembre (**Figure V-1**). Cette diminution saisonnière du ratio montre une augmentation croissante du POC détritique. La source principale de POC détritique provient probablement des macrophytes telles que *Zostera marina*, dont les herbiers, situés dans les substrats sableux, recouvrent environ 20 % de la surface des lagunes de Grande-Entrée et de Hâvre-aux-Maisons (Gagnon, 1998). Des fragments de *Z. marina* ont été observés régulièrement par des plongeurs aussi bien dans les sédiments que dans la colonne d'eau suggérant leur remise en suspension au même titre que les diatomées benthiques.

Lors de ce doctorat, un suivi temporel du picoplancton n'a pu être réalisé lors de la caractérisation de la colonne d'eau de la lagune de Grande-Entrée que ce soit à l'intérieur ou à l'extérieur de la ferme mytilicole. Cependant, les analyses cytométriques réalisées lors des expériences de dilution ont quand même mis en évidence des concentrations picoplanctoniques très élevées, les valeurs les plus fortes étant observées en août. Les concentrations de picophytoplancton mesurées en juin et août étaient en moyenne de $153,4 \cdot 10^6$ cellules $l^{-1} \pm 84,1 \cdot 10^6$ cellules l^{-1} (biomasse = $33,7 \mu g C l^{-1} \pm 18,5 \mu g C l^{-1}$). La présence de cyanobactéries n'a été observée qu'en août, lorsque les températures de l'eau étaient les plus chaudes. Les concentrations de cyanobactéries avoisinaient $31 \cdot 10^6$ cellules l^{-1} , soit une biomasse d'environ $7 \mu g C l^{-1}$. Le nombre de bactéries était très élevé avec en moyenne $5,5 \cdot 10^9$ cellules l^{-1} , soit des concentrations 5 à 10 fois supérieures à celles mesurées dans

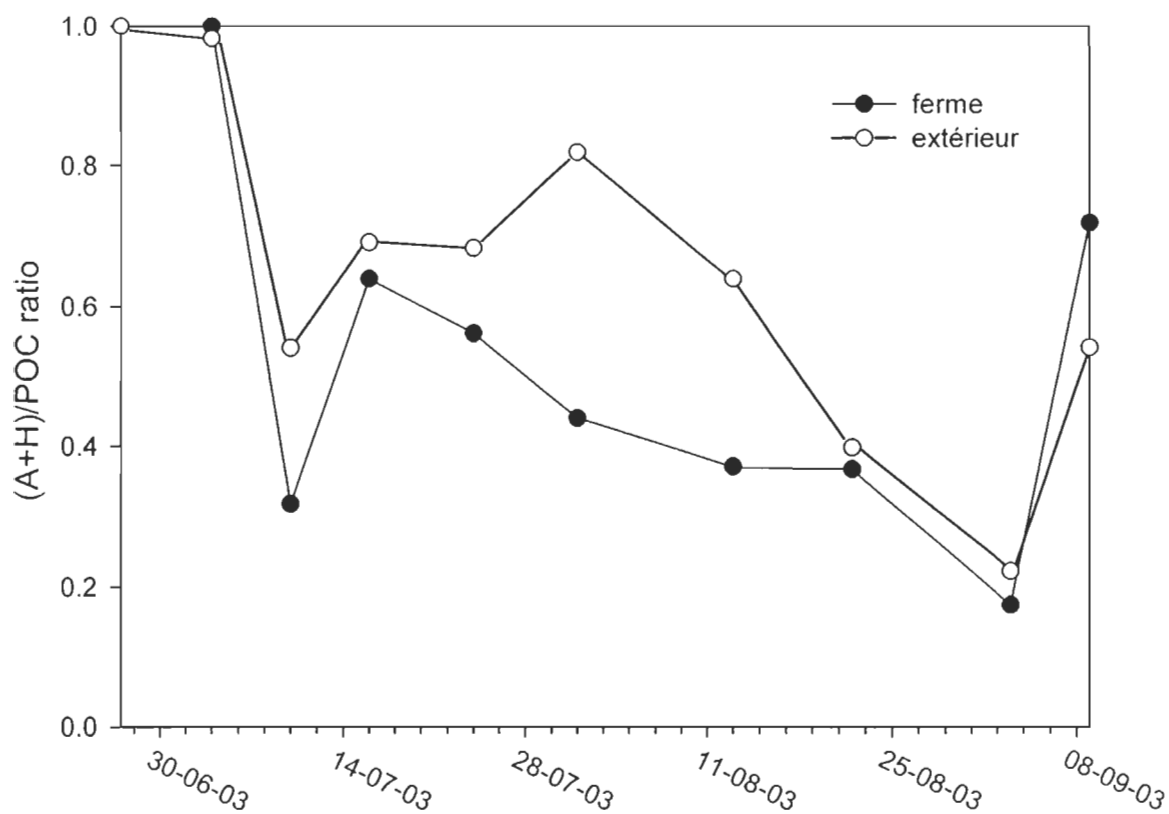


Figure V-1 - Variations saisonnières du ratio ((A+H)/POC) de la biomasse planctonique (autotrophes et hétérotrophes : A+H) par rapport à la matière organique particulaire (POC) à l'intérieur et à l'extérieur de la ferme de moules dans la lagune de Grande-Entrée en 2003.

le Golfe du St Laurent en moyenne. Une détermination de leur taux de production serait également intéressante. Même si le picophytoplancton et les bactéries jouent apparemment un rôle très négligeable dans la nutrition des boudins de moules (Chapitre 2), il n'en reste pas moins important de connaître l'influence de la ferme sur leur abondance et leurs variations saisonnières. Des études réalisées dans d'autres sites mytilicoles ont montré que la production de pseudo-fèces et de fèces par les moules augmente la quantité de matière organique disponible, favorisant la croissance des microorganismes hétérotrophiques, ce qui aboutit à une libération plus importante de sels nutritifs dans la colonne d'eau pouvant provoquer une eutrophisation du milieu (Zaccone et al., 2005 ; Danovaro et al., 2003 ; Cavallo et al., 1999). Il serait également intéressant de faire des analyses pour déterminer l'existence de souches bactériennes pathogènes, qui pourraient porter préjudice au niveau sanitaire mais également au niveau économique.

En déterminant ces compartiments planctoniques (bactérie, phytoplancton, protistes hétérotrophes, mesozooplancton, carbone organique, détritus) en terme de stocks de carbone, et en les combinant aux flux de carbone entrant et sortant de ces compartiments, on pourrait établir un budget de carbone plus complet caractérisant la structure et le fonctionnement du réseau planctonique de la lagune. Ainsi en ajoutant le compartiment moule dans ce budget, on pourrait mieux comprendre l'influence de la ferme mytilicole dans ce milieu.

Un suivi annuel pourrait être envisagé pour connaître la répartition saisonnière planctonique, notamment des ciliés. En effet, dans les environnements tempérés froids comme les Îles-de-la-Madeleine, la formation de glace hivernale modifie les

caractéristiques physico-chimiques de la lagune en ralentissant le renouvellement des eaux et les processus photosynthétiques, et fournit un environnement propice pour la croissance des algues de glaces (à cette période, les eaux du Golfe sont caractérisées par une chaîne alimentaire pélagique autotrophique ; Savenkoff et al., 2000). Il serait intéressant de savoir si la mytiliculture pourrait avoir un impact sur les communautés planctoniques uniquement durant la saison chaude (période où leur croissance est maximum), ou si cet impact existe sur une plus grande période sachant qu'en hiver en raison des faibles températures leur activité métabolique est réduite (Poirier et Myrand, 1982).

5.3.2 – Impacts futurs de la mytiliculture aux Îles de la Madeleine

Tel que précédemment montré, la production de moules ne semble pas être suffisante pour avoir un effet significatif sur les communautés planctoniques, mais nos résultats suggèrent cependant une tendance à la diminution de la biomasse de ciliés dans la moulière à certains moments, ce qui pourrait devenir significatif si la biomasse de moules en production venait à augmenter. Dans un tel cas, une nouvelle estimation de l'impact des moulières serait nécessaire. Pour ce faire, dépendamment de l'argent disponible, plusieurs types d'analyses sont envisageables :

- Observations par télédétection comme cela a déjà été fait à Tracadie Bay (Grant et al., 2007b). Cependant, la faible profondeur de la lagune de Grande-Entrée pourrait peut-être poser des problèmes pour ce type de mesures.

- Utilisation de bouées scientifiques localisées à l'intérieur mais également à l'extérieur du site mytilicole afin de pouvoir faire des comparaisons sur un intervalle de temps prolongé et observer ainsi un éventuel impact des filières de moules. Ces bouées peuvent être équipées de différents capteurs telles que pour la chlorophylle a , la turbidité...
- Observation du rendement en chair des moules, celui-ci diminuant notamment si la capacité de support est atteinte. En parallèle, des analyses du spectre de taille des cellules planctoniques pourraient être effectuées afin d'observer un impact éventuel de la ferme sur l'écosystème. Si les conditions financières sont suffisantes des analyses taxonomiques pourraient être envisagées afin de suivre le destin des différentes espèces planctoniques notamment celui des ciliés hétérotrophes.

5.3.3 – Valeur nutritive des différentes sources de nourriture pour les moules

De multiples études ont démontré que les moules ont un régime alimentaire très diversifié, celles-ci ayant la capacité de se nourrir à partir de matière organique dissoute (Roditi et al. 2000), de détritus (Alber & Valiela, 1994), de bactéries, de phytoplancton (Kreeger & Newell, 2001), ainsi que des flagellés hétérotrophes, de microzooplancton et toutes sortes de zooplancton de taille comprise entre 200 et 6000 μm (Davenport et al., 2000 ; Wong et al. 2003). Il serait intéressant de vérifier ce qu'assimilent réellement les

moules de la lagune de Grande-Entrée par une analyse de leurs contenus stomacaux comme cela a été fait dans certaines études (Kreeger & Newell, 2001 ; Lehane & Davenport, 2006).

Une étude des valeurs nutritives de ces différentes sources de nourriture devrait également être réalisée pour savoir quelle source est la plus intéressante pour répondre aux besoins métaboliques des moules. Un grand nombre d'études ont été réalisées chez les stades larvaires de moules, qui ont montré qu'une diète à forte valeur énergétique constituée de triglycérides sous forme d'acides gras était essentielle pour leur bon développement (Pernet et al., 2004, 2005). Ainsi, le phytoplancton, notamment les diatomées sont essentielles pour le développement ontogénique des larves car elles sont riches en acides gras à longue chaîne de type polyinsaturés (PUFA) (Pernet et al., 2003) contrairement au microzooplancton qui est plutôt caractérisé par des acides gras à courte chaîne de type monoinsaturé (Sargent et al., 1999). Au niveau des moules adultes, des études ont montré que le phytoplancton était une bonne source d'acides gras (Budge et al., 2001). En ce qui concerne la valeur nutritive des ciliés, peu d'études ont été réalisées. Celles-ci ont démontré que les ciliés sont riches en azote et phosphate avec des ratio C/N compris entre 3 et 13, et donc pouvant être plus nutritifs que les cellules phytoplanctoniques (Putt & Stoecker; 1989; Le Gall et al., 1997; Burkhardt & Riebesell, 1997). Cependant, malgré leur richesse en azote et phosphate, il a été démontré qu'ils ne constituaient pas une source nutritionnelle intéressante pour les Daphnies (DeBiase et al., 1990 ; Sanders et al., 1996 ; Martin-Creuzburg et al., 2006). On peut se demander si les ciliés sont une bonne source de nourriture pour pourvoir au bon développement du stade adulte des moules.

5.4 – CONCLUSION GENERALE

Cette étude a permis de caractériser l'environnement planctonique d'un site mytilicole aux Îles-de-la-Madeleine, soulignant l'importance des communautés hétérotrophiques dans ce milieu, notamment des ciliés. Ceux-ci devraient donc être considérés dans l'élaboration de modèles numériques, que ce soit pour des études environnementales ou de croissance des moules. Notre étude n'a pas mis en évidence un impact actuel de la moulière dans la lagune de Grande-Entrée, mais elle a fourni une indication des effets potentiels et à ce titre, elle sera fort utile à la fois en prévision d'augmentations éventuelles de la production de moules dans ce milieu et pour la modélisation numérique de l'influence des moules pour déterminer la capacité de support de cet environnement. Ainsi, cette étude s'intègre directement dans la politique fédérale canadienne d'exploitation aquacole. En effet, au Québec comme dans le reste du Canada, toute demande de permis d'exploitation est accompagnée par une étude d'impact environnemental, et un suivi permanent est réalisé dans les sites d'exploitation pour prévenir tout impact environnemental éventuel. Elle s'intègre également parfaitement dans la ligne directrice de l'Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture (FAO) dans la planification et la gestion pour le développement d'une aquaculture durable (FAO, 2007). Dans un contexte mondial actuel d'épuisement des ressources halieutiques, l'aquaculture contribue à répondre aux besoins toujours plus élevés d'une population mondiale en croissante augmentation. L'intensification de l'aquaculture observée depuis les 30 dernières années n'est pas près de ralentir. C'est pourquoi, dans l'optique d'une

politique de développement durable, l'exploitation aquacole doit être surveillée par la réalisation d'études d'impacts environnementaux pour veiller à la pérennité de l'écosystème, son bon fonctionnement étant la clé d'une bonne production.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Acri, F. (2004). "Plankton communities and nutrients in the Venice Lagoon." Journal of Marine Systems **51**(1-4): 321-329.
- Alber, M., Valiela, I. (1994). "Incorporation of organic aggregates by marine mussels." Marine Biology **121**: 259-265.
- Alfaro, A.C. (2006). "Evidence of cannibalism and benthic-pelagic coupling within the life cycle of the mussel, *Perna canaliculus*." Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **329**: 206-217.
- Ansotegui, A., Trigueros, J.M., Orive, E. (2001). "The use of pigment signatures to assess phytoplankton assemblage structure in estuarine waters." Estuarine, Coastal and Shelf Science **52**(6): 689-703.
- Arzul, G., Seguel, M., Clément, A. (2001). "Effect of marine animal excretions on differential growth of phytoplankton species." ICES Journal of Marine Science **58**: 386-390.
- Asmus, R.M., Asmus, H. (1991). "Mussel beds: limiting or promoting phytoplankton?" Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **148**: 215-232.
- Asmus, H., Asmus, R.M. (1993). Phytoplankton-mussel bed interactions in intertidal ecosystems. In Dame, R. F. (Eds.). Bivalve filter feeders in estuarine and coastal ecosystem processes. Berlin, Springer-Verlag, pp. 245-269.
- Asmus, H., Asmus, R.M., Zubillaga, G.F. (1995). "Do mussel beds intensify the phosphorus exchange between sediment and tidal waters?" Ophelia **41**: 37-55.
- Auclair, J.C. (1977). Contribution à l'étude de la production primaire des Lagunes des Îles de la Madeleine. U.E.R des sciences de la mer et de l'environnement, Université d'Aix-Marseille II: 110.
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J.G., Gray, J.S., Meyer Reil, L., Thingstad, F. (1983). "The ecological role of water-column microbes in the sea." Marine Ecology Progress Series **10**: 257-263.
- Bastviken, D.T.E., Caraco, N.F., Cole, J.J. (1998). "Experimental measurements of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) impacts on phytoplankton community composition." Freshwater Biology **39**: 375-386.
- Bayne, B.L., Widdows, J. (1978). "The physiological ecology of two populations of *Mytilus edulis* L." Oecologia **37**: 137-162.

- Beninger, P.G., Veniot, A., Poussart, Y. (1999). "Principles of pseudofeces rejection on the bivalve mantle: integration processing." Marine Ecology Progress Series **178**: 259-269.
- Bérard-Therriault, L., Poulin, M., Bossé, L. (1999). Guide to the identification of marine phytoplankton of the estuary and Gulf of St. Lawrence including certain protozoa, Canadian special publication of fisheries and aquatic sciences/Publication spéciale canadienne des sciences halieutiques et aquatiques. 128. 387 pp.
- Bernardi Aubry, F., Acry, F. (2004). "Phytoplankton seasonality and exchange at the inlets of the Lagoon of Venice (July 2001-June 2002)." Journal of Marine Systems **51**(1-4): 65-76.
- Beukema, J.J., Cadée, G.C., Dekker, R., (2002). "Zoobenthic biomass limited by phytoplankton abundance: evidence from parallel changes in two long-term data series in the Wadden Sea." Journal of Sea Research **48**(2): 111-125.
- Bidigare, R.R., Schofield, O., Prézélin, B.B. (1989). "Influence of zeaxanthin on quantum yield of photosynthesis of *Synechococcus* clone WH7803 (DC2)." Marine Ecology Progress Series **56**(1-2): 177-188.
- Bondo Christensen, P., Glud, R.N., Dalsgaard, T., Gillespie, P. (2003). "Impacts of longline mussel farming on oxygen and nitrogen dynamics and biological communities of coastal sediments." Aquaculture **218**: 567-588.
- Budge, S.M., Parrish, C.C., McKenzie, C.H. (2001). "Fatty acid composition of phytoplankton, settling particulate matter and sediments at a sheltered bivalve aquaculture site." Marine Chemistry **76**: 285-303.
- Burkhardt, S., Riebesell, U. (1997). "CO₂ availability affects elemental composition (C:N:P) of the marine diatom *Skeletonema costatum*." Marine Ecology Progress Series **155**: 67-76.
- Byers, S.C., Mills, E.L., Stewart, P.L. (1978). "A comparison of methods of determining organic carbon in marine sediments, with suggestions for a standard method." Hydrobiologia **58**: 43-47.
- Cadée, G.C., Hegemann, J. (1974). "Primary production of the benthic microflora living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea." Netherlands Journal of Sea Research **8**(2-3): 260-291.
- Cadée, G.C., Hegeman, J. (2002). "Phytoplankton in the Marsdiep at the end of the 20th century; 30 years monitoring biomass, primary production, and *Phaeocystis* blooms." Journal of Sea Research **48**(2): 97-110.

- Callier, M.D., McKindsey, C.W., Desrosiers, G. (in press). "Multi-scale spatial variations in benthic sediment geochemistry and macrofaunal communities under a suspended mussel culture." Marine Ecology Progress Series.
- Callier, M.D., Weise, A.M., McKindsey, C.W., Desrosiers, G. (2006). "Sedimentation rates in a suspended mussel farm (Great-Entry Lagoon, Canada): biodeposit production and dispersion." Marine Ecology Progress Series **322**: 120-141.
- Capriulo, G.M., Lints, D., Lewinter, M. (1990). "Ingestion rate and body size in phagotrophic organisms." Canadian Journal of Zoology **68**(2): 313-317.
- Carver, C.E.A., Mallet, A.L. (1990). "Estimating the carrying capacity of a coastal inlet for mussel culture." Aquaculture **88**: 39-53.
- Cavallo, R.A., Rizzi, C., Voza, T., Stabili, L. (1999). "Viable heterotrophic bacteria in water and sediment in "Mar Piccolo" of Taranto (Ionian Sea, Italy)." Journal of Applied Microbiology **86**: 906-916.
- Chamberlain, J., Fernandes, T.F., Read, P., Nickell, T.D., Davies, I.M. (2001). "Impacts of biodeposits from suspended mussel (*Mytilus edulis* L.) culture on the surrounding superficial sediments." ICES Journal of Marine Science **58**: 411-416.
- Chapelle, A., Ménesguen, A., Deslous-Paoli, J.-M., Souchu, P., Mazouni, N., Vaquer, A., Millet, B. (2000). "Modelling nitrogen, primary production and oxygen in a Mediterranean lagoon. Impact of oysters farming and inputs from the watershed." Ecological Modelling **127**: 161-181.
- Charpy, L. (1996). "Phytoplankton biomass and production in two Tuamotu atoll lagoons (French Polynesia)." Marine Ecology Progress Series **145**(1-3): 133-142.
- Chisholm, S.W. (1992). "Phytoplankton size". In Falkowski, P.G. and Woodhead, A.D. (Eds.), Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea. Environmental science research. Vol. 43. Plenum Press, New York, pp 213-238.
- Clarke, K.R., Gorley, R.N. (2001). PRIMER v5, User Manual/Tutorial. (PRIMER-E Ltd, Plymouth, UK).
- Clarke, K.R., Warwick, R.M. (2001) "Change in marine communities. An approach to statistical analysis and interpretation, 2nd edition". PRIMER-E, Plymouth, UK.
- Cloern, J.E. (1982). "Does the benthos control phytoplankton biomass in South San Francisco bay?" Marine Ecology Progress Series **9**: 191-202.

- Coughlan, J. (1969) "The estimation of filtering rate from the clearance of suspensions". Marine Biology **2**: 356-358.
- Cranford, P.J., Hill, P.S. (1999). "Seasonal variation in food utilization by the suspension-feeding bivalve molluscs *Mytilus edulis* and *Placopecten magellanicus*." Marine Ecology Progress Series **190**: 223-239.
- Cranford, P.J. (2001). "Evaluating the "reliability" of filtration rate measurements in bivalve." Marine Ecology Progress Series **215**: 303-305.
- Crosby, M.P., Newell, R.I.E., Langdon, C. J. (1990). "Bacterial mediation in the utilization of carbon and nitrogen from detrital complexes by the oyster, *Crassostrea virginica* (Gmelin)." Limnology and Oceanography **35**: 625-639.
- Dame, R.F. (1993). The role of bivalve feeder material fluxes in estuarine ecosystems. In Dame, R. F. (Eds.). Bivalve filter feeders in estuarine and coastal ecosystem processes, Springer-Verlag, Berlin. Published in cooperation with NATO Scientific Affairs Division: p. 245-269.
- Dame, R.F. (Eds.) (1996). Ecology of Marine Bivalves: An Ecosystem Approach, CRC Press. 254 pp.
- Dame, R.F., Prins, T.C. (1998). "Bivalve carrying capacity in coastal ecosystems." Aquatic Ecology **31**: 409-421.
- Danovarro, R., Corinaldesi, C., La Rosa, T., Luna, G.M., Mazzola, A., Mirto, S., Vezzuli, L., Fabiano, M. (2003). "Aquaculture impact on benthic microbes and organic matter cycling in coastal mediterranean sediments: a synthesis." Chemistry and Ecology **19**(1): 59-65.
- Davenport, J., Smith, R.J.J.W., Packer, M. (2000). "Mussels *Mytilus edulis*: significant consumers and destroyers of mesozooplankton." Marine Ecology Progress Series **198**: 131-137.
- DeBiase, A.E., Sanders, R.W., Porter, K.G. (1990). "Relative nutritional value of ciliate protozoa and algae as food for *Daphnia*." Microbial Ecology **19**: 199-210.
- De Jonge, V.N. (1997). "High remaining productivity in the Dutch western Wadden Sea despite decreasing nutrient inputs from riverine sources." Marine Pollution Bulletin **34**(6): 427-436.
- De Lafontaine, Y., Demers, S., Runge, J. (1991). Pelagic food web interactions and productivity in the Gulf of St. Lawrence: A perspective. In: J. C. Therriault (Ed.),

Le golfe du Saint-Laurent: petit océan ou grand estuaire. Publication spéciale canadienne des sciences halieutiques et aquatiques. **113**: 99-123.

- Delesalle, B., Sakka, A., Legendre, L., Pages, J., Charpy, L., Loret, P. (2001). "The phytoplankton of Takapoto Atoll (Tuamotu Archipelago, French Polynesia): time and space variability of biomass, primary production and composition over 24 years." Aquatic Living Resources **14**(3): 175-182.
- Del Giorgio, P.A., Gasol, J.M. (1995). "Biomass distribution in freshwater plankton communities." The American Naturalist **146**(1): 135-152.
- Denis, L., Alliot, E., Grzebyk, D. (1999). "Clearance rate responses of Mediterranean mussels, *Mytilus galloprovincialis*, to variations in the flow, water temperature, food quality and quantity." Aquatic Living Resources **12**(4): 279-288.
- De Sève, M.A., Dunbar, M.J. (1991). Nutrient dynamics and biological variables of ice biota from the Gulf of St. Lawrence, Magdalen Islands Area. In: J. C. Therriault (Ed.), Le golfe du Saint-Laurent: petit océan ou grand estuaire. Publication spéciale canadienne des sciences halieutiques et aquatiques. **113**: 201-208.
- Dolan, J.R. (1991a). "Guilds of ciliate microzooplankton in the Chesapeake Bay." Estuarine, Coastal and Shelf Science **33**(2): 137-152.
- Dolan, J.R. (1991b). "Microphagous ciliates in mesohaline Chesapeake Bay waters: Estimates of growth rates and consumption by copepods." Marine Biology **111**(2): 303-309.
- Doyon, P., Ingram, R.G. (2000). "Seasonal upper-layer T-S structure in the Gulf of St. Lawrence during the ice-free months." Deep-Sea Research. Part II, Topical Studies in Oceanography **47**(3-4): 385-413.
- Drapeau, A., Comeau, L.A., Landry, T., Stryhn, H., Davidson, J. (2006). "Association between longline design and mussel productivity in Prince Edward Island, Canada." Aquaculture **261**: 879-889.
- Duarte, C.M., Cebrian, J. (1996). "The fate of marine autotrophic production." Limnology and Oceanography **41**(8): 1758-1766.
- Dunbar, M.J., MacClellan, D.C., Filion, A., Moore, D. (1980). Biogeographic Structure of the Gulf of St. Lawrence. Marine Science Ctr. McGill University, Montréal, Canada. 234 pp.
- Dupuy, C., Le Gall, S., Hartmann, H.J., Bréret, M. (1999). "Retention of ciliates and flagellates by the oyster *Crassostrea gigas* in French Atlantic coastal ponds: protists

- as a trophic link between bacterioplankton and benthic suspension-feeders." Marine Ecology Progress Series **177**: 165-175.
- Dupuy, C., Vaquer, A., Lam-Höai, T., Rougier, C., Mazouni, N., Lautier, J., Collos, Y., Le Gall, S. (2000a). "Feeding rate of the oyster *Crassostrea gigas* in a natural planktonic community of the Mediterranean Thau Lagoon." Marine Ecology Progress Series **205**: 171-184.
- Dupuy, C., Pastoureaud, A., Ryckaert, M., Sauriau, P.-G., Montanié, H. (2000b). "Impact of the oyster *Crassostrea gigas* on a microbial community in Atlantic coastal ponds near La Rochelle." Aquatic Microbial Ecology **22**: 227-242.
- Facca, C., Sfriso, A., Ghetti, P. F. (2004). "Phytoplankton community composition and distribution in an eutrophic coastal area (Venice lagoon, Italy)." Acta Adriatica **45**(2): 163-180.
- FAO (2004). "State of World Aquaculture 2003." FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations), Rome: 128 p.
- FAO (2006). "State of World Aquaculture 2006." FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations), Rome: 134 p.
- FAO (2007). "State of World Fisheries and Aquaculture 2006." FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations), Rome: 198 p.
- Figueiras, F.G., Labarta, U., Fernandez Reiriz, M.J. (2002). "Coastal upwelling, primary production and mussel growth in the Rias Baixas of Galicia." Hydrobiologia **484**: 121-131.
- Flynn, K.J., Jones, K.J., Raine, R., Richard, J., Flynn, K. (1994). "Use of intracellular amino acid analysis as an indicator of the physiological status of natural dinoflagellates populations." Marine Ecology Progress Series **103**: 175-186.
- Frost, B.W. (1972). "Effects of size and concentration of food particles on the feeding behaviour of the marine planktonic copepods *Calanus pacificus*." Limnology and Oceanography **17**(6): 805-815.
- Fuhrman, J.A. (2001). "Plankton viruses." Encyclopedia of Ocean Sciences **4**: 2200-2007.
- Gagnon, M. (1998). Regional Assessment: Magdalen Islands. Priority Intervention Zone 21. Environment Canada – Quebec Region, Environmental Conservation, St. Lawrence Centre: 73 pp.

- Gamito, S., Gilabert, J., Marcos Diego, C., Pérez-Ruzafa, A. (2004). Effect of changing environmental conditions on lagoon ecology. *In* Ethem-Gönenç, E., Wolfin, J.P. (Eds.). Coastal Lagoons: Ecosystem Processes and Modeling for Sustainable Use and Development., CRC Press, pp. 193-230.
- Gangnery, A., Chabirand, J.-M., Lagarde, F., Le Gall, P., Oheix, J., Bacher, C., Buestel, D. (2003). "Growth model of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, cultured in Thau Lagoon (Méditerranée, France)." Aquaculture **215**: 267-290.
- Gangnery, A., Bacher, C., Buestel, D. (2004). "Application of a population dynamics model to the Mediterranean mussel, *Mytilus galloprovincialis*, reared in Thau Lagoon (France)." Aquaculture **229**: 289-313.
- Gardner, J.P.A. (2000). "Where are the mussels on Cook Strait (New Zealand) shores? Low seston quality as a possible factor limiting multi-species distributions." Marine Ecology Progress Series **194**: 123-132.
- Gazeau, F., Quiblier, C., Jansen, J.M., Gattuso, J.-P., Middelburg, J.J., Heip, C.H.R. (2007). "Impact of elevated CO₂ on shellfish calcification." Geophysical Research Letter **doi: 10.1029/2006GL028554**.
- Gilabert, J. (2001a). "Seasonal plankton dynamics in a Mediterranean hypersaline coastal lagoon: the Mar Menor." Journal of Plankton Research **23**(2): 207-218.
- Gilabert, J. (2001b). "Short-term variability of the planktonic size structure in a Mediterranean coastal lagoon." Journal of Plankton Research **23**(2): 219-226.
- Gorham, W.T. (1988). "The energetic and nutritional contribution of glucose and glycine taken up from natural sea water by adult marine mussels." Marine Ecology **9**(1): 1-14.
- Gosling, E. (Eds.) (1992). The Mussel *Mytilus*: ecology, physiology, genetics and culture, Elsevier. 589 pp.
- Grant, J., Dowd, M., Thompson, K. (1993). Perspectives on field studies and related biological models of bivalve growth and carrying capacity. *In* Dame, R. F. (Eds.). Bivalve Filter Feeders in Estuarine and Coastal Ecosystem Processes. Springer-Verlag. Published in cooperation with NATO Scientific Affairs Division, pp. 372-420.
- Grant, J., Bacher, C. (1998). "Comparative models of mussel bioenergetics and their validation at field culture sites." Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **219**: 21-44.

- Grant, J., Cranford, P.J., Hargrave, B., Carreau, M., Schofield, B., Armsworthy, S., Burdett-Coutts, V., Ibarra, D. (2005). "A model of aquaculture biodeposition for multiple estuaries and field validation at blue mussel (*Mytilus edulis*) culture sites in eastern Canada". Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **62**: 1271-1285.
- Grant, J., Curran, K. J., Guyondet, T.L., Tita, G., Bacher, C., Koutitonsky, V., Dowd, M. (2007a). "A box model of carrying capacity for suspended mussel aquaculture in Lagune de Grande-Entrée, Iles-de-la-Madeleine, Québec." Ecological Modelling **200**: 193-206.
- Grant, J., Bugden, G., Horne, E., Archambault, M.-C., Carreau, M (2007b). "Remote sensing of particle depletion by coastal suspension-feeders." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **64**: 387-390.
- Grosholz, E. D., Ruiz, G.M, Dean, C.A., Shirley, K.A., Maron, J.L., Connors, P.G. (2000). "The impacts of a non indigenous marine predator in a California Bay." Ecology **81**(5): 1206-1224.
- Hawkins, A.J.S., Bayne, B.L., Bougrier, S., Héral, M., Iglesias, J.I.P., Navarro, E., Smith, R.F.M., Urrutia, M.B. (1998). "Some general relationships in comparing the feeding physiology of suspension-feeding bivalve molluscs." Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **219**: 87-103.
- Hillebrand, H., Dürselen, C.D., Kirschyel, D., Pollingher, U., Zohary, T. (1999). "Biovolume calculation for pelagic and benthic macroalgae." Journal of Phycology **35**: 403-424.
- Holmes, R.M., Aminot, A., Kérouel, R., Hooker, B.A., Peterson, B.J. (1999). "A simple and precise method for measuring ammonium in marine and freshwater ecosystems." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **56**: 1801-1808.
- Horner, R.A., (Eds.) (2002). A taxonomic guide to some common marine phytoplankton. Biopress Limited, England.
- Incze, L.S., Lutz, R.A., True, E. (1981). "Modelling carrying capacities for bivalve molluscs in open, suspended-culture systems." Journal of World Aquaculture Society **12**(1): 143-155.
- J.G.O.F.S. (1994). Protocols for the joint global ocean flux study (JGOFS) core measurements, Intergovernmental Oceanographic Commission.
- Jeffrey, S.W., Vesk, M., Mantoura, R.F.C. (1997). "Phytoplankton pigments: Windows into the pastures of the sea." Nature and Resources **33**(2): 14-29.

- Jihong, Z., Fang, J.G., Hawkins, A.J.S., Pascoe, P.L. (2004). "The effect of temperature on clearance rate and oxygen consumption of scallops, *Chlamys farreri*." Journal of Shellfish Research **23**(3): 715-721.
- Kaiser, M.J. (2001). Ecological effects of shellfish cultivation. In: Black, K. D. (Eds.). Environmental Impacts of Aquaculture. Sheffield Biological Sciences vol. 5, CRC Press, pp. 51-75.
- Karl, D.M., Laws, E.A., Morris, P., Williams, P.J.L., Emerson, S. (2003). "Metabolic balance of the open sea." Nature **426**(6962): 32.
- Kautsky, N., Evans, S. (1987). "Role of biodeposition by *Mytilus edulis* in the circulation of matter and nutrients in a Baltic coastal ecosystem." Marine Ecology Progress Series **38**: 201-212.
- Kemp, P.F.N., Hopkinson, C.S. (1990). "Importance of grazing on the salt-marsh grass *Spartina alterniflora* to nitrogen turnover in a macrofaunal consumer, *Littorina irrorata*, and to decomposition of standing-dead *Spartina*." Marine Biology **104**(2): 311-319.
- Kim, K.Y., Garbary, D.J., McLachlan, J.L. (2004). "Phytoplankton dynamics in Pomquet Harbour, Nova Scotia: a lagoon in the southern Gulf of St Lawrence." Phycologia **43**(3): 311-328.
- Knox, G.A. (2006) (Ed.). Biology of the southern ocean. Boca Raton, CRC Press 630 pp.
- Koutitonsky, V.G., Navarro, N., Booth, D. (2002). "Descriptive Physical Oceanography of Great-Entry Lagoon, Gulf of St. Lawrence." Estuarine, Coastal and Shelf Science **54**: 833-847.
- Koutitonsky, V. G., Tita, G. (2006). Temps de renouvellement des eaux dans la lagune de Grande-Entrée, Îles-de-la-Madeleine. Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec, Rapport de Recherche-Développement 151. 73pp.
- Kreeger, D.A., Newell, R.I.E. (1996). "Omnivory by the mussel, *Geukensia demissa*." Proceedings of the National Shellfisheries Association **15**(2): 506-507.
- Kreeger, D.A., Newell, R.I.E. (2001). "Seasonal utilization of different seston carbon sources by the ribbed mussel, *Geukensia demissa* (Dillwyn) in a mid-Atlantic salt march." Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **260**: 71-91.

- Krell, A., Ummenhofer, C., Kattner, G., Naumov, A., Evans, D., Dieckmann, G.S., Thomas, D.N. (2003). "The biology and chemistry of land fast ice in the White Sea, Russia - A comparison of winter and spring conditions." Polar Biology **26**: 707-719.
- Laird, L.M. (2001). Mariculture overview. In Steele, J. H., Thorpe, S.A., Turekian, K.K. (Eds.). Encyclopedia of ocean sciences. Academic Press. **3**: 1572-1577.
- Lam-Hoai, T., Rougier, C., Lasserre, G. (1997). "Tintinnids and rotifers in a northern Mediterranean coastal lagoon. Structural diversity and function through biomass estimations." Marine Ecology Progress Series **152**(1-3): 13-25.
- Lam-Hoai, T., Rougier, C., (2001). "Zooplankton assemblages and biomass during a 4-period survey in Northern Mediterranean coastal lagoon." Water Research **35**(1): 271-283.
- Landry, M.R., Hassett, R.P. (1982). "Estimating the grazing impact of marine micro-zooplankton." Marine Biology **67**: 283-288.
- Landry, T. (2002). The potential role of bivalve shellfish in mitigating negative impacts of land use on estuaries. In: Effects of land use and practices on fish, shellfish, and their habitats on Prince Edwards Island. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences: 2408, 155-157.
- Langdon, C., Newell, R.I.E. (1990). "Utilization of detritus and bacteria as food sources by two bivalve suspension-feeders, the oyster *Crassostrea virginica* and the mussel *Geukensia demissa*." Marine Ecology Progress Series **58**(3): 299-310.
- Le Borgne, R., Rodier, M. (1997). "Net zooplankton and the biological pump: a comparison between the oligotrophic and mesotrophic equatorial Pacific." Deep-Sea Research. Part II, Topical studies in oceanography **44**(9-10): 2003-2023.
- Le Gall, S., Bel Hassen, M., Le Gall, P. (1997). "Ingestion of bacterivorous ciliates by the oyster *Crassostrea gigas*: protozoa as a trophic link between picoplankton and benthic suspension-feeders." Marine Ecology Progress Series **152**: 301-306.
- Leblanc, A.R., Landry, T., Miron, G. (2003). "Fouling organisms of the blue mussel *Mytilus edulis*: Their effect on nutrient uptake and release." Journal of Shellfish Research **22**(3): 633-638.
- Legendre, L., Rassoulzadegan, F. (1996). "Food-web mediated export of biogenic carbon in oceans: hydrodynamic control." Marine Ecology Progress Series **145**: 179-193.

- Lehane, C., Davenport J. (2004). "Ingestion of bivalve larvae by *Mytilus edulis*: experimental and field demonstrations of larviphagy in farmed blue mussels." Marine Biology **145**: 101-107.
- Lehane, C., Davenport J. (2006). "A 15-month study of zooplankton ingestion by farmed mussels (*Mytilus edulis*) in Bantry Bay, Southwest Ireland." Estuarine, Coastal and Shelf Science **67**: 645-652.
- Loret, P., Le Gall, S., Dupuy, C., Blanchot, J., Pastoureaud, A., Delesalle, B., Caisey, X., Jonquieres, G. (2000). "Heterotrophic protists as a trophic link between picocyanobacteria and the pearl oyster *Pinctada margaritifera* in the Takapoto lagoon (Tuamotu Archipelago, French Polynesia)." Aquatic Microbial Ecology **22**(3): 215-226.
- Lovejoy, C., Vincent, W.F., Frenette, J.-J., Dodson, J.J. (1993). "Microbial gradients in a turbid estuary: Application of a new method for protozoan community analysis." Limnology and Oceanography **38**(6): 1295-1303.
- Lovejoy, C., Legendre, L., Therriault, J.-C., Tremblay, J.-E., Klein, B., Ingram, R.G. (2000). "Growth and distribution of marine bacteria in relation to nanoplankton community structure." Deep-Sea Research. Part II, Topical studies in oceanography **47**(3-4): 461-487.
- Lutz, R.A. and Ira C. Darling Center (1980). Mussel culture and harvest: a north American perspective. Elsevier Scientific, Developments in aquaculture and fisheries science, New York, 350 pp.
- MAPAQ (2002). Etat de la mariculture au Québec. MAPAQ (Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec). Québec: 39 pp.
- Martin-Creuzburg, D., Bec, A., von Elert, E. (2006). "Supplementation with sterols improves food quality of a ciliate for *Daphnia magna*." Protist **157**: 477-486.
- Maximovich, N.V., Sukhotin, A.A., Minichev, Y.S. (1996). "Long-term dynamics of blue mussel (*Mytilus edulis* L.) culture settlements (the White Sea)." Aquaculture **147**: 191-204.
- Mayzaud, P., Koutitonsky, V.G., Souchu, P., Roy, S., Navarro, N., Gomez-Reyer, E. (1992). L'impact de l'activité mytilicole sur la capacité de production du milieu lagunaire des Îles de la Madeleine. Rapport de recherche scientifique FP707-8-5140. Rimouski, Canada, INRS-Océanologie: 312 pp.

- Mazzola, A., Fabiano, M., Pusceddu, A., Sara, G. (2001). "Particulate organic matter composition in a semi-enclosed marine system." Chemistry and Ecology **17**: 315-334.
- McKindsey, C.W., Anderson, M.R., Barnes, P., Courtenay, S., Landry, T., Skinner, M. (2006). Effects of shellfish aquaculture on fish habitat. DFO Canadian Science Advisory Secretariat. Research Document. 2006/011: viii + 84 pp.
- Menden-Deuer, S., Lessard, E.J. (2000). "Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton." Limnology and Oceanography **45**(3): 569-579.
- Miron, G., Landry, T., Archambault, P., Frenette, B. (2005). "Effects of mussel culture husbandry practises on various benthic characteristics." Aquaculture **250**: 138-154.
- Møhlenberg, F., Riisgard, H.U. (1978). "Efficiency of particle retention in 13 species of suspension feeding bivalves." Ophelia **17**(2): 239-246.
- Møhlenberg, F., Riisgard, H.U. (1979). "Filtration rate, using a new indirect technique, in thirteen species of suspension-feeding bivalves." Marine Biology **54**(2): 143-147.
- Morozova, T.V., Orlova, T. Yu. (2005). "Monitoring of phytoplankton in the area of a sea farm in Vostok Bay (Sea of Japan)." Russian Journal of Marine Biology **31**(1): 1-6.
- Murdoch, R., Oliver, M. (1995). Study of chlorophyll concentrations within and around mussel farms: Beatrix Bay, Pelorus Sound. National Institute of Water and Atmospheric Research. Wellington.
- Myrand, B., Guderley, H., Himmelman, J.H. (2000). "Reproduction and summer mortality of blue mussels *Mytilus edulis* in the Magdalen Islands, southern Gulf of St. Lawrence." Marine Ecology Progress Series **197**: 193-207.
- Navarro, E., Iglesias, J.I.P., Perez Camacho, A., Labarta, U., Beiras, R. (1991). "The physiological energetics of mussels (*Mytilus galloprovincialis* Lmk) from different cultivation rafts in the Ria de Rosa (Galicia, N.W. Spain)." Aquaculture **94**: 197-212.
- Navarro, N. (1991). "Océanographie physique descriptive de la lagune de Grande Entrée, Iles de la Madeleine, Golfe du Saint Laurent". Mémoire de maîtrise en océanographie, Université du Québec à Rimouski: 143 pp.
- Newell, C.R., Shumway, S.E., Cucci, T.L., Selvin, R. (1989). "The effects of natural seston particle size and type on feeding rates, feeding selectivity and food resource availability for the mussel *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758 at bottom culture sites in Maine." Journal of Shellfish Research **8**(1): 187-196.

- Newell, C.R., Shumway, S.E. (1991). "Mussel feeding selectivity below the pseudofeces threshold: The importance of particle concentration." Journal of Shellfish Research **10**(1): 291-292.
- Newell, C.R., Pilskaln, C., Robinson, S., MacDonald, B. (2000). "Particle flux and consumption by mussels at Roque Island, Maine: The importance of marine snow." Journal of Shellfish Research **19**(1): 604.
- Newell, R.I.E., Cornwell, J.C., Owens, M.S. (2002). "Influence of simulated bivalve biodeposition and microphytobenthos on sediment nitrogen dynamics: A laboratory study." Limnology and Oceanography **47**(5): 1367-1379.
- 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.
- Niquil, N., Pouvreau, S., Sakka, A., Legendre, L., Addessi, L., Le Borgne, R., Charpy, L., Delesalle, B. (2001). "Trophic web and carrying capacity in a pearl oyster farming lagoon (Takapoto, French Polynesia)." Aquatic Living Resources **14**: 165-174.
- Officer, C.B., Smayda, T.J., Mann, R. (1982). "Benthic filter feeding: a natural eutrophication control." Marine Ecology Progress Series **9**: 203-210.
- Ogilvie, S.C., Ross, A.H., Schiel, D.R. (2000). "Phytoplankton biomass associated with mussel farms in Beatrix Bay, New Zealand." Aquaculture **181**: 71-80.
- Ogilvie, S.C., Ross, A.H., James, M.R., Schiel, D.R. (2003). "*In situ* enclosure experiments on the influence of cultured mussels (*Perna canaliculus*) on phytoplankton at times of high and low ambient nitrogen." Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **295**: 23-39.
- Pace, M.L., Findlay, S.E.G., Fischer, D. (1998). "Effects of an invasive bivalve on the zooplankton community of the Hudson River." Freshwater Biology **39**: 103-116.
- Page, H.M., Hubbard, D.M. (1987). "Temporal and spatial patterns of growth in mussels *Mytilus edulis* on an offshore platform: Relationships to water temperature and food availability." Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **111**(2): 159-179.
- Parsons, T.R., Maita, Y., Lalli, C.M. (1984). A manual of chemical and biological methods for seawater analysis, Pergamon Press, Toronto, 173 pp.

- Pastoureaud, A., Heral, M., Prou, J., Razet, D., Russu, P. (1996). "Particle selection in the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) studied by pigment HPLC analysis under natural food conditions." Oceanologica Acta **19**(1): 79-88.
- Perez-Ruzafa, A., Gilabert, J., Gutierrez, J., Fernandez, A., Marcos, C., Sabah, S. (2002). "Evidence of a planktonic food web response to changes in nutrient input dynamics in the Mar Menor coastal lagoon, Spain." Hydrobiologia **475**(1): 359-369.
- Pernet, F., Tremblay, R., Demers, E., Roussy, M. (2003). "Variation of lipid class and fatty acid composition of *Chaetoceros muelleri* and *Isochrysis sp.* grown in a semicontinuous system." Aquaculture **221**: 393-406.
- Pernet, F., Tremblay, R., Langdon, C., Bourget, E. (2004). "Effect of additions of dietary triacylglycerol microspheres on growth, survival, and settlement of mussel (*Mytilus sp.*) larvae." Marine Biology **144**: 693-703.
- Pernet, F., Bricelj, M.V., Parrish, C.C. (2005). "Effect of varying dietary levels of $\omega 6$ polyunsaturated fatty acids during the early ontogeny of the sea scallop, *Placopecten magellanicus*." Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **327**: 115-133.
- Petersen, J.K., Bougrier, S., Smaal, A.C., Garen, P., Robert, S., Larsen, J.E.N., Brummelhuis, E. (2004). "Intercalibration of mussel *Mytilus edulis* clearance rate measurements." Marine Ecology Progress Series **267**.
- Poirier, L., Myrand, B. (1982). Elevage de la moule bleue, *Mytilus edulis*, dans les lagunes des Iles de la Madeleine (Québec). Travaux sur les pêcheries du Québec n° 49, Gouvernement du Québec - Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation - Direction générale des pêches maritimes.: 64 p.
- Pomeroy, L.R. (1974). "The ocean's food web: a changing paradigm." Biological Science **24**: 499-504.
- Prins, T.C., Escavara, V., Smaal, A.C., Peeters, J.C.H. (1995). "Nutrient cycling and phytoplankton dynamics in relation to mussel grazing in a mesocosm experiment." Ophelia **41**: 289-315.
- Prins, T.C., Smaal, A.C., Power, A.J., Dankers, N. (1996). "Filtration and resuspension of particulate matter and phytoplankton on an intertidal mussel bed in the Oosterschelde estuary (SW Netherlands)." Marine Ecology Progress Series **142**: 121-134.

- Prins, T.C., Smaal, A.C., Dame, R.F. (1998). "A review of the feedbacks between bivalve grazing and ecosystem processes." Aquatic Ecology **31**(4): 349-359.
- Putt, M., Stoecker, D.K. (1989). "An experimentally determined carbon: volume ratio for marine "oligotrichous" ciliates from estuarine and coastal waters." Limnology and Oceanography **34**(6): 1097-1103.
- Richard, J., Myrand, B. (1983). Biologie de la moule bleue (*Mytilus edulis*) et techniques d'élevage au Québec. Cahier spéciale d'information n°9, MAPAQ - Direction générale des pêches maritimes : 29 pp.
- Richard, M., Archambault, P., Thouzeau, G., Desrosiers, G. (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.
- Richard, M., Archambault, P., Thouzeau, G., Desrosiers, G. (2007). "Summer influence of 1- and 2-yr-old mussel cultures on benthic fluxes in Grande-Entrée lagoon, Îles-de-la-Madeleine (Québec, Canada)." Marine Ecology Progress Series **338**: 131-143.
- Riemann, B., Nielsen, T.G., Horsted, S.J., Bjorsen, P.K, Pock-Steen, J., (1988). "Regulation of phytoplankton biomass in estuarine enclosures." Marine Ecology Progress Series **48**: 205-215.
- Riisgård, H.U., Møhlenberg, F. (1979). "An improved automatic recording apparatus for determining the filtration rate of *Mytilus edulis* as a function of size and algal concentration." Marine Biology **52**(1): 61-67.
- Riisgård, H.U. (1988). "Efficiency of particle retention and filtration rate in 6 species of Northeast American bivalves." Marine Ecology Progress Series **45**(3): 217-223.
- Riisgård, H.U. (2001a). "On measurements of filtration rates in bivalves – the stony road to reliable data: review and interpretation." Marine Ecology Progress Series **211**: 275-291.
- Riisgård, H.U. (2001b). "Physiological regulation versus autonomous in filter feeding bivalves: starting points for progress." Ophelia **54**: 193-209.
- Riisgård, H.U., Kittner, C., Seerup, D.F. (2003). "Regulation of opening state and filtration rate in filter-feeding bivalves (*Cardium edule*, *Mytilus edulis*, *Mya arenaria*) in response to low algal concentration." Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **284**: 105-127.

- Roditi, H.A., Fisher, N.S., Sañudo-Wilhelmy, S.A. (2000). "Uptake of dissolved organic carbon and trace elements by zebra mussels." Nature **407**(6800): 78-80.
- Rouillon, G., Navarro, E. (2003). "Differential utilization of phytoplankton by the mussel *Mytilus edulis*." Acta Oecologica **24**: 299-305.
- Rouillon, G., Guerra Rivas, J., Ochoa, N., Navarro, E. (2005). "Phytoplankton composition of the stomach contents of the mussel *Mytilus edulis* L. from two populations: comparison with its food supply." Journal of Shellfish Research **24**(1): 5-14.
- Roy, S., Mayzaud, P., Souchu, P. (1991). Environnement physico-chimique et trophique d'un site mytilicole, Île de la Madeleine (Québec): II - Matière particulaire, composition biochimique et productivité primaire. In : J. C. Therriault (Ed.), Le golfe du Saint-Laurent: petit océan ou grand estuaire. Publication spéciale canadienne des sciences halieutiques et aquatiques **113**: 219-230.
- Roy, S., Chanut, J.-P., Gosselin, M., Sime-Ngando, T., (1996) "Characterization of phytoplankton communities in the lower St. Lawrence Estuary using HPLC-detected pigments and cell microscopy". Marine Ecology Progress Series. **142**: 55-73.
- Roy, S., Silverberg, N., Romero, N., Deibel, D., Klein, B., Savenkoff, C., Vezina, A., Tremblay, J.-E., Legendre, L., Rivkin, R.B. (2000). "Importance of mesozooplankton feeding for the downward flux of biogenic carbon in the Gulf of St. Lawrence (Canada)." Deep-sea Research. Part II, Topical studies in oceanography **47**(3-4): 519-544.
- Roycroft, D., Kelly, T.C., Lewis, L.J. (2004). "Birds, seals and the suspension culture of mussels in Bantry Bay, a non-seaduck area in Southwest Ireland." Estuarine, Coastal and Shelf Science **61**: 703-712.
- Sakka, A., Legendre, L., Gosselin, M., Niquil, N., Delesalle, B. (2002). "Carbon budget of the planktonic food web in an atoll lagoon (Takapoto, French Polynesia)." Journal of Plankton Research **24**(4): 301-320.
- Sanders, R.W., Williamson, C.E., Stutzman, P.L., Moeller, R.E., Goulden, C.E., Aoki-Goldsmith, R. (1996). "Reproductive success of "herbivorous" zooplankton fed algal and nonalgal food resources." Limnology and Oceanography **41**(6): 1295-1305.
- Sargent, J., McEvoy, L., Estevez, A., Bell, G., Bell, M., Henderson, J., Tocher, D. (1999). "Lipid nutrition of marine fish during early development: current status and future directions." Aquaculture **179**: 217-229.

- Savenkoff, C., Vézina, A.F., Roy, S., Lovejoy, C., Therriault, J.-C., Legendre, L., Bérubé, C., Tremblay, J.-E., Silverberg, N. (2000). "Export of biogenic carbon and structure and dynamics of the pelagic food web in the Gulf of St. Lawrence - Part 1. Seasonal variations." Deep-Sea Research II **47**: 585-607.
- Schnepf, E., Elbracter, M. (1999) "Dinophyte chloroplasts and phylogeny – A review". Grana **38** (2-3): 84-97.
- Schumann, R., Hammer, A., Gors, S., Schubert, H. (2005). "Winter and spring phytoplankton composition and production in a shallow eutrophic Baltic lagoon." Estuarine, Coastal and Shelf Science **62**(1-2): 169-181.
- Sévigny, J.-M., Sinclair, M., El-Sabh, M.I., Poulet, S., Coote, A. (1979). "Summer plankton distributions associated with the physical and nutrient properties of the northwestern Gulf of St. Lawrence". Journal of the Fisheries Resource Board Canada **36**(2): 187-203.
- Sfriso, A., Facca, C., Ghetti, P.F. (2003). "Temporal and spatial changes of macroalgae and phytoplankton in a Mediterranean coastal area: the Venice lagoon as a case study." Marine Environmental Research **56**(5): 617-636.
- Sheldon, R.W., Nival, P., Rassoulzadegan, F. (1986). "An experimental investigation of a flagellate-ciliate-copepod food chain with some observations relevant to the linear biomass hypothesis." Limnology and Oceanography **31**(1): 184-188.
- Sherr, E.B., Sherr, B.F., Fallon, R.D., Newell, S.Y. (1986). "Small, aloricate ciliates as a major component of the marine heterotrophic nanoplankton." Limnology and Oceanography **31**(1): 177-183.
- Sherr, E.B. (1988). "Direct use of molecular weight polysaccharide by heterotrophic flagellates." Nature **335**: 348-351.
- Sherr, E.B., Sherr, B.F. (1994). "Bacterivory and herbivory: Key roles of phagotrophic protists in pelagic food web." Microbial Ecology **28**: 233-235.
- Sherr, E.B., Sherr, B.F. (2000). Preservation and storage of samples for enumeration of heterotrophic protists. Chapter 25. *In* Kemp, P. F., Sherr, B. F., Sherr, E. B., Cole, J. J. (Eds.). Handbook of methods in aquatic microbial ecology. Lewis Publication, pp. 207 - 212.
- Shumway, S.E., Cucci, T., Newell, R.C., Yentsch, C.M. (1985). "Particle selection, ingestion, and absorption in filter-feeding bivalves." Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **91**(1-2): 77-92.

- Shumway, S.E. (1990). "A review of the algal blooms effects on shellfish and aquaculture." Journal of World Aquaculture Society **21**(2): 65-104.
- Shumway, S.E., Cucci, T.L., Lesser, M.P., Bourne, N., Bunting, B. (1991). "Particle selection by three species of scallops." Journal of Shellfish Research **10**(1): 261-273.
- Sieburth, J.M., Smetacek, V., Lenz, J. (1978). "Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of plankton and their relationship to plankton size fractions." Limnology and Oceanography **33**: 1225-1227.
- Sime-Ngando, T., Juniper, K., Vézina, A. (1992). "Ciliated protozoan communities over Cobb Seamount: Increase in biomass and spatial patchiness." Marine Ecology Progress Series **89**(1): 37-51.
- Sime-Ngando, T., Gosselin, M., Roy, S., Chanut, J.-P. (1995). "Significance of planktonic ciliated protozoa in the Lower St. Lawrence Estuary: comparison with bacterial, phytoplankton, and particulate organic carbon." Aquatic Microbial Ecology **6**(3): 243-258.
- Sinclair, M. (1978). "Summer phytoplankton variability in the lower St Lawrence Estuary". Journal of the Fisheries Resource Board Canada **35**(9): 1171-1185.
- Smaal, A.C. (1991). "The ecology and cultivation of mussels: new advances." Aquaculture **94**: 245-261.
- Smaal, A.C., Vonck, A.P.M.A., Bakker, M. (1997) Seasonal variation in physiological energetics of *Mytilus edulis* and *Cerastoderma edule* of different size classes. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom **77**: 817-838.
- Smaal, A.C., van Stralen, M., Schuiling, E. (2001). "The interaction between shellfish culture and ecosystem processes." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **58**: 991-2002.
- Smetacek, V. (1981) "Annual cycle of protozooplankton in the Kiel Bight". Marine Biology **3**(1): 1-11.
- Sornin, J.M., Collos, Y., Delmas, D., Feuillet-Girard, M., Gouleau, D. (1990). "Nitrogenous nutrient transfers in oyster ponds: role of sediment in deferred primary production." Marine Ecology Progress Series **68**: 15-22.
- Sorokin, Y.I., Sorokin, P.Y., Giovanardi, O., Dalla Venezia, L. (1996). "Study of the ecosystem of the lagoon of Venice, with the emphasis on anthropogenic impact." Marine Ecology Progress Series **247**: 247-261.

- Sorokin, Y., Sorokin, P., Ravagnan, G. (1999). "Analysis of Lagoonal Ecosystems in the Po River Delta Associated with Intensive Aquaculture." Estuarine, Coastal and Shelf Science **48**(3): 325-341.
- Souchu, P., Mayzaud, P. (1991). "Inorganic nutrients in precipitation over the Magdalen Islands area (Quebec, Canada) and their impact on the primary productivity of the lagoons." Atmospheric Research **26**: 543-554.
- Souchu, P., Mayzaud, P., Roy, S. (1991). Environnement physico-chimique et trophique d'un site mytilicole, Îles de la Madeleine (Québec): I - Evolution estivale des composés de l'azote, du phosphore et du silicium. In : J. C. Thériault (Ed.), Le golfe du Saint-Laurent: petit océan ou grand estuaire?, Publication spéciale canadienne des sciences halieutiques et aquatiques. **113**: 209-218.
- Soudant, P., Marty, Y., Moal, J., Robert, R., Quéré, C., Le Coz, J. R., Samain, J. F. (1996). "Effect of food fatty acid and sterol quality on *Pecten maximus* gonad composition and reproduction and reproduction process." Aquaculture **143**: 361-378.
- Statistique-Canada (2006). Statistiques d'aquaculture 2005. S. Canada. Ottawa, Statistique Canada: 47 pp.
- Steele, J.H. (1974). The Structure of Marine Ecosystems. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Stoecker, D.K., Capuzzo, J.M. (1990). "Predation on protozoa: Its importance to zooplankton." Journal of Plankton Research **12**(5): 891-908.
- Strickland, J.D.H., Parsons, T.R. (1972). A Practical Handbook of Seawater Analysis. Fisheries Research Board of Canada Bulletin **167**: 311 pp.
- Tamigneaux, E., Mingelbier, M., Klein, B., Legendre, L. (1997). "Grazing by protists and seasonal changes in the size structure of protozooplankton and phytoplankton in a temperate nearshore environment (western Gulf of St. Lawrence, Canada)." Marine Ecology Progress Series **146**: 231-247.
- Tedengren, M., André, C., Johannesson, K., Kautsky, N. (1990). "Genotypic and phenotypic differences between Baltic and North Sea populations of *Mytilus edulis* evaluated through reciprocal transplantations. III. Physiology" Marine Ecology Progress Series **59**(3): 221-227
- Tenore, K., González, N. (1976). Food chain patterns in the Ria de Arosa, Spain: an area of intense mussel aquaculture. In: G. Persoone, Jaspers, E. (Eds.), Population dynamics, Proceedings of the 10th European Symposium on Marine Biology,

- Ostend, Belgium, Sept. 17-23, 1975: 2. Population dynamics of marine organisms in relation with nutrient cycling in shallow waters. pp. 601-619.
- Therriault, J.-C., Levasseur, M. (1985). "Control of phytoplankton production in the lower St. Lawrence estuary: light and freshwater runoff." Naturaliste Canadien **112**: 77-96.
- Tian, R.C., Vézina, A., Legendre, L., Ingram, R.G., Klein, B., Packard, T., Roy, S., Savenkoff, C., Silverberg, N., Therriault, J.-C., Tremblay, J.-E. (2000). "Effects of pelagic food-web interactions and nutrient remineralization on the biogeochemical cycling of carbon: a modeling approach." Deep-Sea Research. Part II, Topical studies in oceanography **47**(3-4): 637-662.
- Tomas, C.R. (Eds.) (1993) Marine Phytoplankton: a Guide to Naked Flagellates and Coccolithophorids. Academic Press, San Diego.
- Tremblay, R., Myrand, B., Sévigny, J.-M. (1998a). "Genetic characterization of wild and suspension-cultured blue mussels (*Mytilus edulis* Linnaeus, 1758) in the Magdalen Islands (southern Gulf of St. Lawrence, Canada) ". Journal of Shellfish Research **17**(4): 1191-1202
- Tremblay, R., Myrand, B., Sévigny, J.-M., Blier, P., Guderley, H. (1998b). "Bioenergetic and genetic parameters in relation to susceptibility of blue mussels, *Mytilus edulis* (L.) to summer mortality." Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **221**: 27-58.
- Trottet, A., Roy, S., Tamigneaux, E., Lovejoy, C. (2007). "Importance of heterotrophic planktonic communities in a mussel culture environment: the Grande Entrée lagoon, Magdalen Islands (Québec, Canada)." Marine Biology **151**: 377-392.
- Umani, S.F., Beran, A. (2003). "Seasonal variations in the dynamics of microbial plankton communities: first estimates from experiments in the Gulf of Trieste, Northern Adriatic Sea." Marine Ecology Progress Series **247**: 1-16.
- Urrutia, M.B., Iglesias, J.I.P., Navarro, E., Prou, J. (1996). "Feeding and absorption in *Cerastoderma edule* under environmental conditions in the Bay of Marennes-Oleron (western France)." Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom **76**(2): 431-450.
- Ward, J.E., Targett, M. (1989). "Influence of marine microalgal metabolites on the feeding behavior of the blue mussel *Mytilus edulis*." Marine Biology **101**: 313-321.

- White, L., Johns, F. (1997). Évaluation du milieu marin de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent. Pêches et Océans Canada. Institut Maurice-Lamontagne. Mont-Joli. 128 pp.
- Widdows, J., Johnson, D. (1988). "Physiological energetics of *Mytilus edulis*: Scope for growth." Marine Ecology Progress Series **46**(1-3): 113-121.
- Widdows, J. (2001). "Bivalve clearance rates: inaccurate measurements or inaccurate reviews and misrepresentation?" Marine Ecology Progress Series **221**: 303-305.
- Winter, J.E. (1978). "A review on the knowledge of suspension-feeding in lamellibranchiate bivalves, with special reference to artificial aquaculture systems." Aquaculture **13**: 1-33.
- Wong, W.H., Levinton, J.S., Twining, B.S., Fisher, N. (2003). "Assimilation of micro- and mesozooplankton by zebra mussels: A demonstration of the food web link between zooplankton and benthic suspension feeders." Limnology and Oceanography **48**(1): 308-312.
- Yamamuro, M., Koike, I. (1993). "Nitrogen metabolism of the filter-feeding bivalve *Corbicula japonica* and its significance in primary production of a brackish lake in Japan." Limnology and Oceanography **38**(5): 997-1007.
- Zaccone, R., Mancuso, M., Modica, A., Zampino, D. (2005). "Microbiological indicators for aquaculture impact in Mar Piccolo (Taranto, Italy)." Aquaculture International **13**: 167-173.
- Zapata, M., Rodriguez, F., Garrido, J.L. (2000). "Separation of chlorophylls and carotenoids from marine phytoplankton: a new HPLC method using a reserved phase C₈ column and pyridine-containing mobile phases." Marine Ecology Progress Series **195**: 29-45.
- Zeldis, J., Robinson, K., Ross, A., Hayden, B. (2004). "First observations of predation by New Zealand greenshell mussels (*Perna canaliculus*) on zooplankton." Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **311**(2): 287-299.