

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

**INFLUENCE DE L'AQUACULTURE SUR LES FLUX BIOGÉOCHIMIQUES
DANS LE COUPLAGE PELAGOS-BENTHOS
ÎLES-DE-LA-MADELEINE (QUÉBEC, CANADA)**

THÈSE

PRÉSENTÉE À

L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

comme exigence partielle du programme de

DOCTORAT CONJOINT EN OCÉANOGRAPHIE

PAR

MARION RICHARD

Soutenue le 30 août 2006

Composition du Jury :

Bjørn Sundby, Président

Guy Boucher, Membre externe

Philippe Archambault, Directeur

Jacques Clavier, Membre externe

Gérard Thouzeau, Directeur

Barry Hargrave, Membre externe

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.

REMERCIEMENTS

Par où commencer ? ... Et si je commençais tout simplement par le début de cette aventure extraordinaire ? Pourquoi pas... Allez «enwouéaille» (vas-y) comme diraient mes tchums (amis) d'icite (ici)! «L'histoire que je vais vous conter icite n'est pas une menterie (mensonge), elle ne contient ni yable (diable), ni démon (quoi que...) et commence au début du siècle, tout au bout de la terre, au Finistère, à Brest en France... Alors que je travaillais encore à l'IUEM pour mon maître spirituel, Gérard (Thouzeau), ma passion pour la biologie marine m'a poussée à écrire à la terre entière afin de trouver un laboratoire d'accueil dans lequel je pourrai entreprendre des recherches doctorales tout en étant commanditée (financée). Le hasard a fait qu'un bien gentil cousin (un québécois), du nom de Philippe Archambault, s'est intéressé à ma requête. Philippe m'a rapidement proposée de faire le grand saut, et quel saut...6 000 km de longueur...afin de venir travailler à ses côtés dans sa belle province à Rimouski! Ni une ni deux, j'ai pris mon encyclopédie pour localiser cette petite ville à consonance russe (?) et je suis partie... Le Québec...L'aventure ! J'ai débarqué ici à l'automne...l'été des indiens... Imaginez les couleurs fauves des feuilles des érables, les jacassements des oies Bernache qui partent pour le sud, les scalpes d'orignal érigés sur le toit des pick up, l'odeur du blé d'inde (maïs) cuits au barbecue, le son des violons des Cowboys fringants, la fraîche brisé venant du fleuve, les couleurs extraordinaires du couché du soleil sur l'eau... » Êtes vous sûr de vouloir commencer par le début ? Pas moi...ça serait trop long et il vous reste quelques centaines de pages à lire. Je vous propose donc, si ça vous tente, d'aller boire une 'tite shot de bière, une bonne pinte de boréale, de don de dieu, ou de fin du monde, un peu plus tard, afin que nous puissions jaser de mon histoire et de cette belle expérience au Québec !

Pour le moment, je vais essayer d'être concise et de n'oublier personne dans ce petit bout d'histoire de ma vie ! Je n'aurai évidemment pas pu entreprendre ce doctorat sans l'aide de Philippe, de Gérard et de Gaston. Je me rappelle encore de l'accueil chaleureux que m'ont offert Philippe et Gaston quand je suis arrivée à Rimouski. Gaston, bien que tu ne pourras jamais lire cette thèse, je tiens à te remercier pour toute ta gentillesse, ton humour et ton aide. Philippe, Gérard, je sais que vous avez lu et relu toutes les lignes qui suivent...et je vous en remercie ! Je vous remercie de votre extrême gentillesse, de votre soutien, de votre expérience et de vos précieux conseils. Je voulais vous remercier aussi de m'avoir fait confiance et de m'avoir laissée diriger le navire. Même si parfois j'étais à la veille de chavirer, vous avez été là pour me réorienter, merci beaucoup. Je voulais remercier infiniment Philippe de m'avoir supportée financièrement toutes ces années et de m'avoir permis de faire de nombreux congrès et conférences. Grâce à la confiance, au soutien moral de Philippe, aux précieux conseils de Gérard, de Jacques Clavier, Paul Robichaud, Bernard Chenard, Yves Sanson, Sylvain Chartrand et Jean Sébastien Ouellet, mais aussi grâce au prêt de l'atelier du MAPAQ des Îles-de-la-Madeleine, accordé gentiment par Bruno Myrand par l'intermédiaire de Guglielmo Tita, j'ai pu m'expérimenter dans la construction d'enceintes benthiques, métaboliques et pélagiques...Quelle affaire...j'ai soudé, collé, poncé, prié et j'y suis arrivée !:) Grâce à tous les membres de notre équipe (Myriam Callier, Jill Tomac, Frédéric Hartog, Chris McKindsey, Andréa Weise, Paul Robichaud, Marina Léonard, Lysandre) et à quelques électrons libres (Brice Remond, Olivier Pitre, Julien Chopelet, Axel et William Dubost), nous avons pu entreprendre de belles expériences aux Îles de la Madeleine. Je tiens à remercier toute cette

belle «gang» de m'avoir aidée au cours de ces mois de terrain, lors de nombreuses plongées, à bord du petit Gibord jaune, sur le quai, à la salle des bassins ou au laboratoire. Je tiens aussi à remercier nos capitaines, Gérald Arseneault et Roger Lavallée, de leur professionnalisme et de tous les allées et retours entrepris dans les lagunes du Havre-aux-Maisons et de Grande-Entrée. Je remercie spécialement Gérald pour nous avoir dévoiler les secrets de la Bagosse des Îles. Toutes ces expériences n'auraient pas eu lieu sans l'accord des aquaculteurs des Îles-de-la-Madeleine : Carlo Eloquin, Michel Fournier, Alain Huet et Sylvain Vigneau, merci à vous. Un grand merci à Guglielmo Tita pour ses connaissances, sa patience envers mes quantités d'interrogations, pour son accueil chaleureux aux Îles et pour m'avoir permis de jouer dans les bassins du MAPAQ ! Je remercie toutes les personnes qui m'ont prêté du matériel (Four, étuve, fluorimètre, technicon et autres) : Marcel Fréchette, Linda Girard, Patrice Goudreau, Richard Larocque, Suzanne Roy, Aurore Trottet et Alain Gagné. Je remercie Lyne MacLaughlin et Annick Masson pour la qualité de leur travail d'analyses (sels nutritifs et CHN). Je tiens à remercier également Laure Devine pour avoir corrigé l'anglais des deux premiers chapitres de cette thèse. Je remercie spécialement le ministère des Pêches et Océans (PCRDA), le Réseau Aquaculture Québec et la Société de Développement de l'Industrie Maricole ainsi que l'ISMER d'avoir financer cette étude.

Durant ce doctorat, j'ai découvert aussi des amis incroyables qui m'ont aidé chaque jour grâce à leur simplicité, leur joie et leur bonne humeur. Je remercie spécialement Émilie Ruffin d'avoir partagée de nombreux moments de bonheur et de découvertes sur ces terres lointaines et de me supporter actuellement à la veille de ce dépôt. Je remercie tous mes

tchums de riki d'appartenir à la même galère et de se tenir les coudes (Julien, Mymy et juju, Cathou, Aurélie, Aurore, Marc et Emma, xav et tous les autres). Merci à Tim, Jill et Yann des moments exceptionnels passés à Rimouski. Merci à mes amis de Montréal (Will, Anne-Laure, Seb, Claudia, Benjamin, Émilie, Evan et Sened) et de Québec (Yannick, Adrien, Simon, Maud) sans qui je n'arriverai pas à relativiser ; la vie n'est pas qu'un océan de moules, il est rempli aussi de bières! :) Merci à Vaness, Agui et Val qui ont toujours été là et qui n'ont jamais lâché prise malgré l'océan qui nous sépare ; vous avez les bras longs les filles! :)

Et bien évidemment ma vie ne serait pas si merveilleuse si je n'étais pas si bien accompagnée et soutenue par mon petit chéri d'amour, Brice, ainsi que par la famille de mon cœur (mes petits parents adorés, mes frères et sœurs Fabrice, Matthieu, Aline, Estelle, le petit dernier Noah, ma petite mamie, mon oncle et tante chéris, les cousins, leurs petits mais aussi Frédérique et Hervé). Alors des milliers de bisous pour tout l'aide que vous avez pu m'offrir lors des moments les plus difficiles et pour être seulement ici près de moi, sur mon épaule et dans mon cœur...Comme je suis fleur bleue...on ne se refait pas !

Je vous souhaite à tous, une bonne lecture de ce manuscrit qui a été mise en page grâce aux astuces de Karine Le Marchand (merci beaucoup)! Je sais que la majorité des personnes citées ne liront pas ce manuscrit, c'est ainsi que je félicite et remercie spécifiquement les membres de mon jury de thèse, Bjørn Sundby (Takk), Barry Hargrave (Thanks), Guy Boucher, Jacques Clavier, Philippe Archambault et Gérard Thouzeau. Merci à tous !

AVANTS-PROPOS

Cette thèse de Doctorat en Océanographie a été réalisée en cotutelle entre l'Université du Québec à Rimouski (UQAR, Rimouski) et l'Université de Bretagne Occidentale (UBO, Brest), dans le cadre d'un programme de recherche portant sur la capacité de charge environnementale des lagunes des Îles-de-la-Madeleine (Québec, Canada). Plusieurs équipes de recherche (Institut des Sciences de la Mer, Ministère de l'Agriculture de la Pêche et de l'Alimentation du Québec, Dalhousie University), dont la notre (Institut Maurice Lamontagne IML, Ministère des Pêches et Océans Canada), ont intégré ce programme. Un volet de ce dernier porte plus spécifiquement sur l'utilisation d'un modèle de biodéposition. Ce projet appelé BECCS (Bivalve Environmental Carrying Capacity Studies ; IML) est un projet de 3 ans d'expertises multidisciplinaires subventionné par le PCDRA, la SODIM et Pêches et Océans. Les objectifs de BECCS sont de déterminer: (i) la dispersion spatiale de la biodéposition des moules, (ii) les taux de sédimentation, de biodéposition et de remise en suspension, (iii) la réponse du benthos incluant : la chimie des sédiments, les caractéristiques des communautés benthiques, et le devenir de la matière organique (flux à l'interface eau-sédiment), (iv) les facteurs influençant les chutes de moules, et (v) l'influence de la mytiliculture sur l'abondance et la distribution des macroinvertébrés et des poissons. *In fine*, le but est de combiner toutes ces informations dans un modèle mathématique, DEPOMOD, afin de mettre en évidence l'influence de la biodéposition sur les communautés benthiques. Les résultats de cette thèse de Doctorat intègre le troisième objectif de BECCS puisqu'il a pour objectif général de

tester l'influence de l'aquaculture sur les flux biogéochimiques¹ dans le couplage pelagos-benthos des lagunes des Îles-de-la-Madeleine.

Les résultats de ces travaux de Doctorat ont été présentés nationalement et internationalement sous forme d'affiches, de conférences et d'articles scientifiques :

Article

Richard, M.; P. Archambault; G. Thouzeau; G. Desrosiers. 2006. « Influence of suspended mussel lines on the biogeochemical fluxes in adjacent water in the Îles-de-la-Madeleine (Québec, Canada) » **Canadian Journal of fisheries and Aquatic Sciences**, 63, 1198-1213.

Richard, M.; P. Archambault; G. Thouzeau; G. Desrosiers. Sous presse. « 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**.

Richard, M.; P. Archambault; G. Thouzeau; C.W. McKindsey; G. Desrosiers. Soumis. « Influence of suspended scallop cages and mussel lines on pelagic and benthic

¹ Les flux biogéochimiques représentent (i) le changement d'état (*eg.* organique, chimique) d'un élément (*eg.* N : azote, P : phosphore, O : oxygène, C : carbone, Si : silicium) résultant de processus biologiques, géologiques et/ou chimiques mais aussi (ii) le changement de compartiment (*eg.* sédiment ou interface, eau) de soluté, engendré par des processus de diffusion, bioturbation ou resuspension. Le passage alternatif d'un élément ou composé chimique de l'état organique à l'état minéral au sein de la biosphère constitue les grands cycles biogéochimiques : *i.e.* Cycle de l'azote, du phosphore, du carbone...

biogeochemical fluxes in Havre-aux-Maisons Lagoon, Îles-de-la-Madeleine (Quebec, Canada) ». **Canadian Journal of fisheries and Aquatic Sciences**.

Présentations orales

Richard, M.; P. Archambault; G. Desrosiers, G. Thouzeau. 2006. « Influence de la conchyliculture sur les flux biogéochimiques dans le couplage pelagos-benthos: Îles-de-la-Madeleine, Québec, Canada ». Midi-Aquatique, UQÀM, Montréal, Canada, 20 octobre.

Richard, M.; P. Archambault; G. Desrosiers, G. Thouzeau. 2006. « Influence of bivalve aquaculture on the biogeochemical fluxes in benthic-pelagic coupling: Havre-aux-Maisons lagoon, Magdalen Islands, Quebec, Canada ». AQUA2006, Firenze, Italia, 9-13 Mai.

Richard, M.; P. Archambault; G. Desrosiers, G. Thouzeau. 2006. « Influence of suspended mussel lines on the biogeochemical fluxes in water-sediment: Great-Entry lagoon, Magdalen Islands (Quebec, Canada) ». Benthic Ecology Meeting, Québec, Canada, 9-11 Mars.

Richard, M.; P. Archambault; G. Desrosiers, G. Thouzeau. 2004. « Influence of bivalve aquaculture on biogeochemical fluxes: the case of Havre-aux-Maisons, Magdalen Islands ». Aquaculture Canada, Château Frontenac, Quebec, Canada, 17-19 Octobre.

Richard, M.; P. Archambault; G. Desrosiers, G. Thouzeau. 2004. « Influence de la mariculture sur les flux biogéochimiques dans le couplage pelagos-benthos, Cas des lagunes des Îles de la Madeleine (Québec, Canada) ». Environmental Carrying

Capacity Studies for Mussel Aquaculture Workshop, ISMER, Rimouski, Québec, 27 Septembre.

Richard, M.; P. Archambault; G. Desrosiers, G. Thouzeau. 2004. « Influence of mussel line culture on pelagos-benthos coupling: a case study of the Great-Entry lagoon, Magdalen Islands (Quebec, Canada) ». Bedford Institute of Oceanography, Dartmouth, Nova Scotia, Canada, 4 Mai.

Présentations par affiche

Richard, M.; P. Archambault; G. Desrosiers, G. Thouzeau. 2005. « Influence de la mytiliculture sur les flux biogéochimiques à l'interface eau-sédiment, Lagune de Grande-Entrée, Îles de la Madeleine, Québec, Canada ». Réunion annuelle de Québec-Océan, Rivière du Loup, Québec, Canada, 16-17 Novembre.

Richard, M.; P. Archambault; G. Desrosiers, G. Thouzeau. 2005. « Influence de la mytiliculture sur les flux biogéochimiques à l'interface eau-sédiment, Lagune de Grande-Entrée, Îles de la Madeleine, Québec, Canada ». Rencontre technologique organisée par le CQVB et le RAQ, Université Laval, Québec, Canada, 12 septembre.

Richard, M.; P. Archambault; C.W. McKindsey; G. Desrosiers, G. Thouzeau. 2005. « Quels types d'influences peuvent avoir les cultures de pétoncles et de moules sur l'environnement marin? Comment évaluer ces influences? Exemple d'étude aux Îles de la Madeleine ». 2^{ième} Colloque de biologie dans tous ses états (colloque de vulgarisation de la biologie), Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Québec, Canada, 10-11 Mars.

Callier M.D.; M. Richard; C.W. McKindsey; P. Archambault; G. Desrosiers. 2004. « Level of biodeposition supportable by a sandy benthic community: an *in situ* benthocosm experiment ». Aquaculture Canada, Château Frontenac, Quebec, Canada, 17-19 Octobre.

Richard, M.; P. Archambault; G. Desrosiers, G. Thouzeau. 2004. « Influence de la mytiliculture et de la pectiniculture sur les flux biogéochimiques : Lagune du Havre-aux-Maisons, Îles de la Madeleine, Québec ». Ocean Annual meeting, Pohénégamook, Québec, 30 Septembre-1 Octobre.

Richard, M.; P. Archambault; G. Desrosiers, G. Thouzeau. 2004. « Influence des structures mytilicoles sur les flux biogéochimiques dans la colonne d'eau ». Forum québécois en sciences de la mer, Institut Maurice Lamontagne, Mont-Joli, Québec, Canada, 15-16 Avril. Prix de la meilleure affiche (500 \$)

La thèse suivante est composée (i) d'une introduction générale, (ii) de trois chapitres détaillant les résultats obtenus au cours de ce travail, présentés sous forme d'articles scientifiques et rédigés en langue anglaise, (iii) d'une discussion générale récapitulant les résultats principaux des chapitres précédents et exposant des éléments de discussion non abordés au préalable, (iv) d'une conclusion générale, (v) de perspectives de travail (vi) d'annexes et enfin (viii) d'une bibliographie.

RÉSUMÉ

L'aquaculture est une pratique ancestrale qui, de nos jours, est en pleine expansion pour le besoin de la population mondiale croissante. L'aquaculture peut conduire à l'augmentation drastique des flux de sels nutritifs et des consommations d'oxygène dans l'environnement ; ce qui peut aboutir à des processus d'eutrophisation et d'anoxie pouvant engendrer des dommages majeurs à l'environnement et à la production aquacole. Bien que l'aquaculture soit une activité relativement nouvelle au Canada, le gouvernement fédéral souhaite un développement durable de celle-ci. Depuis 2003, une équipe scientifique travaille sur l'élaboration d'un modèle de capacité de charge des lagunes des Îles-de-la-Madeleine, nouvellement exploitées par la conchyliculture. Ce travail de thèse coopère à ce vaste projet. Les trois objectifs de cette étude sont (i) *pro parte* de tester l'influence estivale des cultures de moules et de pétoncles sur l'environnement benthique des lagunes de Grande-Entrée et du Havre-aux-Maisons, (ii) de montrer que les cultures en suspension peuvent, dans leur entité, augmenter les flux biogéochimiques dans l'eau adjacente, et (iii) *in fine* de comparer l'influence benthique et pélagique des structures aquacoles sur les principaux cycles biogéochimiques afin de montrer que l'influence pélagique des cultures en suspension sur le fonctionnement de l'écosystème lagunaire ne devrait pas être négligée. Cette approche comparative est l'une des principales originalités de ce travail de thèse. Trois séries d'expérimentations ont été effectuées *in situ* ou en bassin aux Îles-de-la-Madeleine au cours de l'été 2003 et 2004. Les flux biogéochimiques ont été mesurés sur le fond et à l'interface des structures aquacoles, à l'aide d'enceintes opaques (benthiques, pélagiques ou métaboliques). Le plan d'expérience de chacune de ces études est équilibré et adapté à l'analyse de perturbation environnementale. Les résultats de ces études montrent qu'au contraire des cultures de pétoncles, les cultures de moules enrichissent le sédiment en matière organique et modifient l'abondance des organismes benthiques. Les cultures de moules et de pétoncles augmentent les flux de sels nutritifs à l'interface eau-sédiment, à la différence des consommations d'oxygène. Les structures aquacoles agissent comme support de fixation et de croissance aux espèces cultivées comme à d'autres organismes. Au même titre que le métabolisme des bivalves, le métabolisme de la faune associée et la dégradation de la matière organique à l'interface des structures aquacoles contribue à l'augmentation des flux biogéochimiques dans l'eau adjacente. Les cultures de moules et de pétoncles en suspension, augmentent les flux biogéochimiques dans la colonne d'eau des zones de cultures et contribuent aux principaux cycles biogéochimiques. Leur contribution est non négligeable comparativement à celle de l'interface benthique. Les cultures de bivalves en suspension ont un rôle important dans le cycle de l'azote (surtout des nitrates et des nitrites), alors que l'interface benthique aurait un rôle majeur dans le cycle du silicium. L'influence pélagique des cultures en suspension doit être prise en compte dans son entité dans les modèles de capacité de charge. L'acquisition de données saisonnières et spatiales devrait être la prochaine étape après ce travail de thèse. L'aquaculture pouvant favoriser l'attraction de prédateurs de la mégafaune et la prolifération d'espèces végétales, l'étude de l'effet de ces derniers sur les principaux cycles biogéochimiques permettrait d'obtenir une vision globale de l'influence de l'aquaculture sur le fonctionnement des écosystèmes lagunaires des Îles-de-la-Madeleine.

ABSTRACT

Aquaculture is an ancestral practice which is now in expansion to respond to the need of increasing world population. Aquaculture increases nutrient fluxes and oxygen consumption in the environment and leads to eutrophication and anoxic events which could damage the environment and the aquaculture production. Although aquaculture is a new activity in Canada, the federal government aims to sustainable aquaculture. Since 2003, scientist team work to create a carrying capacity model of the Îles-de-la-Madeleine lagoons, newly exploited by bivalve farming. This PhD study is part of this project. The three objectives of this study are: (i) to test the summer influence of mussel and scallop cultures on the benthic environment in Grande-Entrée and Havre-aux-Maisons lagoons, (ii) to show that suspended cultures, in their integrity, could increase biogeochemical fluxes in adjacent water, and (iii) to compare the benthic and pelagic influence of suspended aquaculture structures on the main biogeochemical cycles to highlight that the pelagic influence of suspended bivalve cultures on ecosystem functioning should not be neglected. This comparative approach is one of the originalities of this PhD thesis. Two *in situ* and one tank experiments were carried out in the Îles-de-la-Madeleine archipelago during the summers 2003 and 2004. Biogeochemical fluxes were measured at the water-sediment interface and at the interface of aquaculture structures using dark chambers (benthic, pelagic and metabolic). Experimental design of each study was balanced and adapted to analyse environmental disturbances. The results of these studies show that in contrast to scallop cultures, mussel cultures induce organic enrichment in the sediment and decrease benthic macrofauna abundance. Mussel and scallop cultures increase benthic nutrient fluxes but not oxygen consumption. Aquaculture structures act as settlement and growth substrates for cultivated bivalves, as well as for biofouling organisms. As bivalve metabolism, the metabolism of the associated fauna and the degradation of organic matter trapped within the structure contribute to increase biogeochemical fluxes in adjacent water. Suspended mussel and scallop cultures increase biogeochemical fluxes in the water column in culture zones and contribute to the main biogeochemical cycles. Their contribution should not be neglected in comparison to that of the benthic interface. Suspended aquaculture structures play an important role in nitrogen cycle (especially one of nitrate and nitrite) whereas the benthic interface plays a great role in silicate cycle. The pelagic influence of suspended aquaculture needs to be included, in integrity, in carrying capacity models. Acquisition of seasonal and spatial data should be the next step after this PhD study. Aquaculture is known to favour attraction of megafaunal predators and proliferation of algae and plants, the effect of the latter on biogeochemical cycles could be studied in the future to obtain an over-all knowledge of the influence of aquaculture on lagoon ecosystem functioning in the Îles-de-la-Madeleine.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	ii
AVANTS-PROPOS	vii
RÉSUMÉ	xiii
ABSTRACT	xv
TABLE DES MATIÈRES.....	xvii
LISTE DES TABLEAUX.....	xxii
LISTE DES FIGURES	xxv
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1.1 L'aquaculture d'hier à aujourd'hui.....	2
1.1.1 Histoire de l'aquaculture.....	2
1.1.2 Expansion de l'aquaculture.....	3
1.1.3 Techniques d'aquaculture	5
1.2 Influence de l'aquaculture sur l'environnement.....	7
1.2.1 Influence de l'aquaculture sur l'environnement benthique	7
1.2.2 Influence de l'aquaculture sur l'environnement pélagique.....	12
1.2.3 Influence de l'aquaculture dans le couplage pelagos-benthos.....	14
1.3 Étude spécifique de l'influence de l'aquaculture aux Îles-de-la-Madeleine.....	17
1.3.1 Mise en situation : vers un développement durable au Canada.....	17
1.3.2 Sites d'études : Les Îles-de-la-Madeleine.....	20
1.3.3 Objectifs.....	28

1.3.4 Matériel et méthodes.....	32
CHAPITRE 1: SUMMER INFLUENCE OF 1- AND 2-YR-OLD MUSSEL CULTURES ON BENTHIC FLUXES IN GRANDE-ENTRÉE LAGOON	37
RÉSUMÉ	38
ABSTRACT.....	39
2.1 Introduction.....	40
2.2 Materials and methods	43
2.2.1 Study area	43
2.2.2 Experimental design	46
2.2.3 Field measurements	47
2.2.4 Sample processing	48
2.2.5 Flux and ratio calculations.....	50
2.2.6 Statistical treatment.....	50
2.3 Results.....	51
2.3.1 Bottom-water characteristics	51
2.3.2 Sediment organic matter characteristics	53
2.3.3 Macrofauna community.....	54
2.3.4 Biogeochemical fluxes.....	55
2.3.5 Nutrient ratios	59
2.4 Discussion	61
2.4.1 Influence of suspended mussel long lines.....	61
2.4.2 Summer variability	67

CHAPITRE 2 : INFLUENCE OF SUSPENDED MUSSEL LINES ON THE BIOGEOCHEMICAL FLUXES IN ADJACENT WATER.....	72
RÉSUMÉ	73
ABSTRACT.....	74
3.1 Introduction.....	75
3.2 Materials and methods	77
3.2.1 Experimental system.....	77
3.2.2 Experimental design	78
3.2.3 Incubation protocol	79
3.2.4 Physico-chemical measurements and sample collections.....	80
3.2.5 Laboratory processing.....	81
3.2.6 Data standardisation.....	82
3.2.7 Statistical analyses	84
3.3 Results	85
3.3.1 Environmental conditions	85
3.3.2 Associated fauna with mussels	85
3.3.3 Oxygen consumption	88
3.3.4 Nutrient fluxes	90
3.3.5 Mussel metabolic rates and condition index.....	94
3.3.6 Variations of nutrient ratios	96
3.4 Discussion	100
3.4.1 Influence of mussel metabolism on biogeochemical fluxes in water	100

3.4.2 Influence of the AFOM complex on biogeochemical fluxes.....	104
3.4.3 Influence of mussel lines on nutrient pools and ratios.....	108
CHAPITRE 3 :	111
RÉSUMÉ	112
ABSTRACT	113
4.1 Introduction	114
4.2 Methods	116
4.2.1 Study area	116
4.2.2 Study shellfish cultures.....	118
4.2.3 Experimental design	119
4.2.4 Experimental chambers.....	121
4.2.5 Physico-chemical measurements and sample collections.....	122
4.2.6 Sample processing	123
4.2.7 Flux calculation and standardization	125
4.2.8 Statistical analyses	126
4.3 Results	127
4.3.1 Influence of mussel and scallop cultures on the pelagic environment	127
4.3.2 Influence of mussel and scallop cultures on the benthic environment	132
4.3.3 Pelagic vs. benthic interfaces.....	135
4.4 Discussion	138
4.4.1 Influence of mussel and scallop cultures on the pelagic environment	138
4.4.2 Influence of mussel and scallop cultures on the benthic environment	141

4.4.3 Pelagic vs. benthic interfaces: relative contributions and roles	144
DISCUSSION GÉNÉRALE.....	148
5.1 Influence de l'aquaculture sur l'environnement benthique	149
5.1.1 Récapitulatif des résultats obtenus.....	149
5.1.2 Comparaison des systèmes benthiques lagunaires.....	153
5.2 Influence de l'aquaculture sur l'environnement pélagique	160
5.3 Contribution et rôle des structures aquacoles dans les principaux cycles biogéochimiques au sein des cultures.....	163
5.3.1 Récapitulatif des principaux résultats obtenus.....	163
5.3.2 Influence des structures aquacoles selon l'échelle spatiale d'étude	166
5.3.3 Variation estivale	170
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	172
PERSPECTIVES	175
7.1 Approfondissement de l'étude	176
7.1.1 Environnement benthique	176
7.1.2 Influence pélagique et contribution dans les cycles biogéochimiques	178
7.2 Perspectives de recherches complémentaires.....	179
7.2.1 Attraction des prédateurs de la mégafaune	179
7.2.2 Développement de végétaux.....	180
7.2.3 Spatialisation et saisonnalité des cycles biogéochimiques	182
ANNEXES	186
BIBLIOGRAPHIE.....	195

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Production et croissance des 10 principaux groupes d'espèces aquacoles élevées mondialement (FAO, 2004).....	4
Tableau 2 : Taux de croissance estivale de moules d'élevage mesurés dans différentes régions du globe.....	27
Table 3: Results of the analyses of variance (ANOVAs) testing the effect of treatment (TR: C1, C2, M1, M2), date (Da: July, August, September), and their interaction (TR x Da) on bottom water (temperature, salinity and oxygen concentration), sediment (organic matter content OM and POC:PON ratios) and macrofauna (biomass, abundance) characteristics .	51
Table 4: Results of the analyses of variance (ANOVAs) testing the effect of treatment (TR: C1, C2, M1, M2), date (Da: July, August, September) and their interaction (TR x Da) on oxygen and nutrient fluxes.....	56
Table 5: Results of the analyses of variance (ANOVAs) testing the effect of treatment (TR: C1, C2, M1, M2), date (Da: July, August, September), incubation time (Ti: T ₀ , T _{3h}) and their interactions on Si/P, Si/N and N/P ratios.....	60
Table 6: Macrofaunal community associated with one- and two-year-old mussel lines (L1 and L2) in August and September 2003	86
Table 7: Results of the one-way analyses of variance (ANOVAs) testing the effect of treatment (TR: W, M1, L1 and W, M2, L2) on the oxygen demand (O ₂) and nutrient fluxes in August and in September 2003.....	89

Table 8: Results of the analysis of variance (ANOVA) testing the effect of treatment (TR: M1, M2), date (Da: August, September) and their interaction on individual respiration rates, excretion (PO_4 and NH_4) rates and O/N ratios.	95
Table 9: Results of the analyses of variance (ANOVAs) testing the effect of treatment (TR: W, M1, M2, L1, L2), date (Da: August, September), incubation time (Ti: t_0 , t_{0+1h30}) and their interactions on N/P, Si/N and Si/P ratios.....	97
Table 10: Results of the analyses of variance testing the effect of culture zone (S, M1 and M2) on the biomass and abundance of total suspended macrofauna (Total), cultivated bivalves (Bivalve) and associated fauna (Associated).....	128
Table 11: Results of analyses of variance testing the effect of culture zone (S, M1 and M2) on pelagic fluxes.....	131
Table 12: Mean fluxes (\pm SE) measured at the interface of aquaculture structures (S, M1, M2) standardized to 1kgDW of macrofauna (bivalve + associated fauna). Significance of analysis of variance (ANOVA) and HSD tests comparing the influence of aquaculture structure type (S, M1, M2) on pelagic fluxes are also given.....	132
Table 13: Results of analyses of variance testing the effect of zone (C, S, M1 and M2) on sediment organic matter content (OM) and macrofaunal biomass and abundance	132
Table 14: Results of analyses of variance testing the effect of zone (C, S, M1 and M2) on benthic fluxes.....	135
Table 15 : Results of analyses of variance testing the effect of culture zones (ZONE: S, M1 and M2), interface type (INT: Pelagic, Benthic) and their interaction (ZONE*INT) on nutrient ratios: Silicate/Phosphate (Si/P) and Nitrogen/Phosphate (N/P).....	136

Table 16: Results of analyses of variance testing the effect of culture zone (ZONE: S, M1 and M2), interface type (INT: Pelagic, Benthic) and their interaction (ZONE*INT) on biogeochemical fluxes	137
Tableau 17 : Moyennes (\pm Erreur type) de la profondeur maximale des zones d'études, de la salinité, de la température et de la teneur en oxygène dans l'eau de fond, mesurées au mois de Juillet 2003 au niveau de la lagune de Grande-Entrée (GE) et au mois de Juillet 2004 au niveau de la lagune du Havre-aux-Maisons (HAM).....	155
Tableau 18 : Résultats d'ANOVA testant l'effet de la zone (ZONE: C, M1, M2, S) sur le volume d'eau contenu dans les enceintes benthiques déployées dans la lagune du HAM en juillet 2004.....	188
Tableau 19 : Résultats du test HSD réalisé sur les moyennes des volumes contenus dans les enceintes benthiques déployées sur chacune des zones (C, S, M1, M2) en juillet 2004....	189
Tableau 20 : Résultats d'ANOVA testant l'effet du traitement (TR : C1, C2, M1, M2), de la date (Da : Juillet, août, septembre) et de leur interaction (TR * Da) sur le volume d'eau contenu dans les enceintes benthiques déployées dans la lagune de GE en juillet 2003....	190
Tableau 21 : Tableau récapitulatif décrivant les contenus initiaux et standardisés des systèmes benthiques et pélagiques ainsi que la variation des volumes d'eau standardisés des systèmes pélagiques et benthiques dans différentes études	191

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Évolution de la production aquacole mondiale (millions de tonnes ; principaux groupes d'espèces) de 1970 à 2002 (source : FAO, 2004).	3
Figure 2 : Exemples de différentes techniques d'élevage de mollusques utilisées aujourd'hui dans le monde.....	6
Figure 3 : Organigramme décrivant les différentes équipes de recherche impliquées dans le projet « capacité de charge environnementale des lagunes des Îles-de-la- Madeleine ». Les principales thématiques de recherche sont indiquées avec le nom de leur responsable.	18
Figure 4 : a) Carte de l'est de l'Amérique du Nord et localisation des Îles-de-la-Madeleine dans le Golfe Saint-Laurent; b) Carte des Îles-de-la-Madeleine et localisation des lagunes expérimentales : lagune du Havre-aux-Maisons (HAM) et lagune de Grande-Entrée (GE). Les lieux de captage du naissain de moules (lagune du Bassin : Trembay <i>et al.</i> , 1998) et de pétoncles (nord-est de l'Île d'Entrée : MAPAQ, 2004b ; 2004c) sont également représentés par une étoile.....	20
Figure 5 : Variation de la température de l'eau de la lagune de Grande-Entrée mesurée de fin novembre 2003 à début août 2004, à l'aide d'une sonde thermique fixée à une profondeur de 1 m sur une filière en suspension de moules (Données BECCS).....	22
Figure 6 : Variation de la teneur en Chlorophylle <i>a</i> contenue dans l'eau de la lagune de GE, mesurée à deux profondeurs (1 m et 5 m) de fin juin à mi-octobre 2003 (Trottet <i>et al.</i> , 2006).	24

Figure 7 : Schéma descriptif des différentes pièces constituant le système d'enceinte benthique construit au sein de l'équipe BECCS d'après le modèle réalisé par l'équipe de J. Clavier et G. Thouzeau (LEMAR-UMR 6539, Plouzané, France).	33
Figure 8 : (a) Maps of the Îles-de-la-Madeleine. (b) Location of aquaculture farms and experimental sites in Grande-Entrée lagoon.....	44
Figure 9 : Mean (\pm SE) water temperature (A) and oxygen concentration (B) on the three experimental dates (July, August and September) in GE	52
Figure 10 : Mean (\pm SE) sediment organic matter content (a) observed in different sites (C1, C2, M1, M2), and (b) POC: PON ratio calculated for the three experimental dates (July, August and September) in GE	53
Figure 11 : Mean (\pm SE) total macrofauna biomass (a) and abundance (b) observed on the three experimental dates (July, August and September; left) and in different sites (C1, C2, M1, M2) in GE.....	54
Figure 12 : Mean (\pm SE) oxygen consumption measured at the three experimental dates (July, August and September) in GE	55
Figure 13 : Mean (\pm SE) benthic silicate (a), ammonium (b), phosphate (c) and nitrite (d) fluxes represented according to their significant source of variation: sites (C1, C2, M1, M2) in GE, dates (July, August, September) or interaction of both factors	58
Figure 14 : Mean (\pm SE) values of Si/P (a) and N/P (b) ratios calculated in the different sites (C1, C2, M1 and M2) in GE at the beginning (T_0) and at the end (T_{3h}) of the incubations.....	61

Figure 15 : Mean biomass percentage of each faunal group of the macrofauna associated with mussels (sedentary epifauna, grey bars; errant epifauna, open bars; sedentary infauna, solid bars) on one- (L1) and two- (L2) year-old lines in August and September 2003.....	88
Figure 16 : Mean (\pm SE) oxygen (a), ammonium (b) and phosphate (c) fluxes measured in the Aquamoule experiments for each treatment (W, M1, L1, M2, L2) in August and September 2003.	91
Figure 17 : Mean (\pm SE) silicate (a), nitrate (b) and nitrite (c) fluxes measured in the Aquamoule experiments for each treatment (W, M1, L1, M2, L2) in August and September 2003.	93
Figure 18 : Mean (\pm SE) values of the mussel O/N ratios (M1 and M2 were combined) in August and September 2003	96
Figure 19 : Mean (\pm SE) values of the N/P ratios measured at the beginning (T_0) and at the end (T_{1H30}) of the incubation experiments, for each treatment (W, M1, L1, M2, L2) and each date (August and September 2003)	98
Figure 20 : Mean (\pm SE) values of the Si/N (A) and Si/P (B) ratios measured at the beginning (T_0) and at the end (T_{1H30}) of the incubation experiments, for each treatment (W, M1, L1, M2, L2)	99
Figure 21 : Location of study area. Maps of (a) Îles-de-la-Madeleine, and (c) Havre-aux-Maisons lagoon, scallop and mussel cultures and study zones (S, M1, M2, C).....	117
Figure 22: Schematic of <i>in situ</i> deployment of pelagic and benthic experimental systems	120
Figure 23: Mean (\pm SE) pelagic macrofaunal (a, b) biomass and (b) abundance in scallop (S), 1-yr-old mussel (M1) and 2-yr-old mussel (M2) zones in HAM	129

Figure 24: Mean (\pm SE) pelagic and benthic fluxes measured in scallop (S), 1-yr-old mussel (M1) and 2-yr-old mussel (M2) and in control (C: only for benthic fluxes) zones in HAM: (a) oxygen consumption (O_2), and (b) ammonium (NH_4), (c) silicate ($Si(OH)_4$), and (d) phosphate (PO_4) fluxes	130
Figure 25: Mean (\pm SE) sediment organic matter (OM) content (a), benthic macrofaunal biomass (b) and abundance (c) measured in control (C), scallop (S), 1-yr-old mussel (M1) and 2-yr-old mussel (M2) zones in HAM.....	133
Figure 26 : Variation générale des paramètres SAB selon un gradient d'enrichissement en matière organique (Pearson et Rosenberg, 1978)	150
Figure 27 : Moyennes (\pm Erreur type) des biomasses d'organismes établis au niveau des structures aquacoles (bivalves + faune associée), pondérées à l'aire de différentes cultures (M1, M2, S) des lagunes de Grande-Entrée (GE) et du Havre-aux-Maisons (HAM).....	152
Figure 28 : Moyennes (\pm Erreur type) (a) des teneurs en matière organique (MO) contenue dans le sédiment, (b) de la biomasse et (c) de l'abondance des organismes benthiques mesurées sur les sites témoins (C), les sites de moules de 1 an (M1), les sites de moules de 2 ans (M2) et les sites de pétoncles (S) des lagunes de Grande-Entrée (GE : juillet 2003) et du Havre-aux-Maisons (HAM : juillet 2004)	154
Figure 29 : Lagune de Grande-Entrée : localisation a) du chenal de navigation, b) des îles artificielles conçues par l'amoncellement des sédiments de dragage du chenal (Île de Seleine et du chenal), c) du dépôt sous-marin localisé dans de la zone centrale profonde (6 mètres), e) de la ferme mytilicole et e) des sites témoins (C) et des sites mytilicoles (M1, M2) utilisés durant les expérimentations de 2003 (C ; cf. Chapitre 1).....	157

- Figure 30 : (a) Schéma montrant le déploiement des structures aquacoles en suspension au niveau d'une culture de moules ; b) représentation et calcul de la densité pondérée des structures aquacoles ; (c) représentation et calcul de la densité locale. 167
- Figure 31 : Moyennes (\pm Erreur type) des biomasses locales d'organismes établis au niveau des structures aquacoles (bivalves + faune associée) dans les différents sites de culture (M1, M2, S) de la lagune de Grande-Entrée (GE) et du Havre-aux-Maisons (HAM). 168
- Figure 32 : Moyennes (\pm Erreur type) de la consommation en oxygène (a), et des flux d'ammonium (b), de phosphate (c), et de silicate (d) mesurés en juillet 2004 au niveau de l'interface des structures aquacoles (pélagique) et de l'interface benthique à proximité des paniers de pétoncles (S), des filières de moules de 1 an (M1) et des filières de moules des 2 ans (M2) dans la lagune du HAM. 169
- Figure 33 : Variation temporelle de la teneur en Chlorophylle *a* mesurée dans la lagune de Grande-Entrée de la fin novembre 2003 à début mai 2004, enregistrée à l'aide d'une sonde YSI déployée par le MAPAQ des Îles de la Madeleine (responsable B. Myrand ; G. Tita, pers. com.)..... 184
- Figure 34 : Schématisation de la standardisation moyenne des flux pélagiques et benthiques employée dans le chapitre 3 et du calcul de variation de volume des systèmes d'enceintes 190
- Figure 35 : Schéma de calcul des flux biogéochimiques aux interfaces benthique et pélagique : aux mesures de flux brutes (eau-interface) sont soustraites une mesure moyenne de flux résultant de l'activité métabolique du seston (flux eau). Le cylindre gris représente une interface pélagique. Le disque représente une interface benthique 192

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 L'aquaculture d'hier à aujourd'hui

1.1.1 Histoire de l'aquaculture

L'aquaculture (culture ou élevage d'espèces aquatiques) est née du passage progressif d'une activité de prédation sur le milieu naturel qu'est la pêche, à une activité de gestion, comme le sont devenus l'agriculture et l'élevage. Cette activité est une pratique ancestrale. En effet, les premières cultures de poissons (pisciculture) sont identifiées en Chine (Carpe) et en Egypte (Tilapia), 2000 ans avant Jésus Christ (Ferlin, 1994; Harache, 2003). Au V^e siècle avant Jésus Christ, les grecs développent les premiers établissements de grossissement des huîtres. Quelques siècles plus tard, en 1235, en France, un naufragé irlandais, du nom de Patrick Walton, découvre par hasard les premières techniques de cultures de moules en plantant en mer des pieux entre lesquels il tend des filets afin de piéger des oiseaux pour se nourrir. Quelques semaines plus tard, il remarque que les pieux sont couverts de petites moules (naissains) et que ces dernières se développent rapidement (Anonyme, 2006). Au XVI^e siècle, la pisciculture d'eau douce en étangs est en plein essor en Europe (Ferlin, 1994). Au XVII^e siècle, le Japon réalise le premier élevage d'huîtres. Au XIX^e siècle, débute le développement de la conchyliculture en Europe. Au début du XX^e siècle, les principales espèces cultivées en France sont l'huître plate (*Ostrea edulis*), l'huître portugaise (*Crassostrea angulata* : à partir de 1920) et la moule (*Mytilus edulis*; IFREMER, 2003). Dès 1930, l'élevage contrôlé de poissons et de crustacés se développe grâce à la multiplication des connaissances scientifiques sur différents aspects clés des techniques d'élevage et de production (reproduction contrôlée, approvisionnement en juvéniles, nutrition adaptée, diagnostics et traitement sanitaires; Ferlin, 1994). La production de truite

arc en ciel est en expansion dans les années 60 en Europe et en Amérique du Nord (Harache, 2003).

1.1.2 Expansion de l'aquaculture

Depuis une quarantaine d'années, le développement des techniques d'élevage est en plein essor. La production aquacole mondiale augmente de manière significative depuis les années 1970 (Figure 1). En 2002, elle atteint 51,4 millions de tonnes (dont 71% attribuables à la Chine) pour une valeur de 60 milliards de dollars US (FAO, 2004). Les poissons d'eau douce (surtout les carpes) sont les principales espèces à être cultivées suivi des mollusques (huîtres, véréridés, moules) et des plantes aquatiques (Figure 1; Tableau 1).

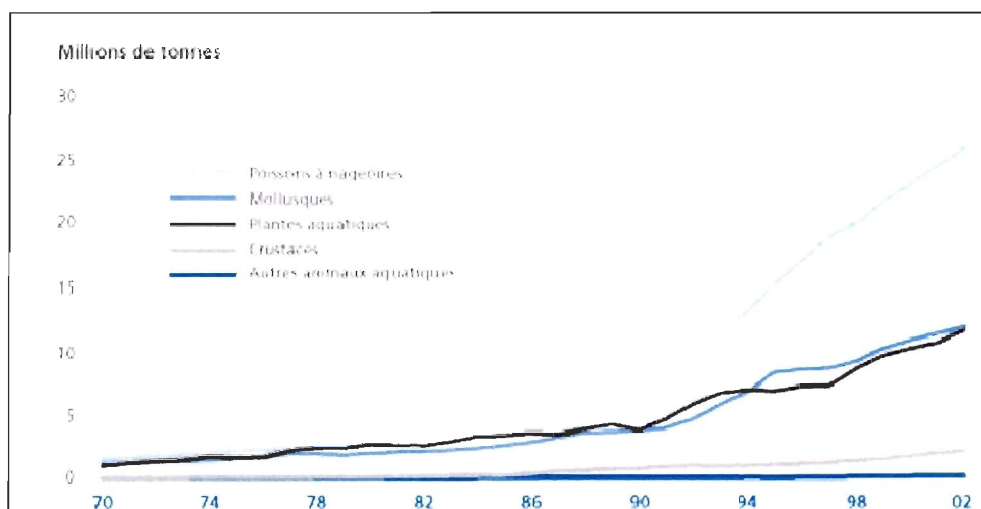


Figure 1 : Évolution de la production aquacole mondiale (millions de tonnes ; principaux groupes d'espèces) de 1970 à 2002 (source : FAO, 2004)

Tableau 1 : Production et croissance des 10 principaux groupes d'espèces aquacoles élevées mondialement (FAO, 2004)

Groupes d'espèces	2000	2002	Part du total 2002	Taux de croissance annuel moyen
	(tonnes)			(%)
Carpes et autres cyprinidés	15 451 646	16 692 147	41,9	3,9
Huîtres	3 997 394	4 317 380	10,8	3,9
Mollusques marins divers	2 864 199	3 739 702	9,4	14,3
Clams, coques, arches	2 633 441	3 430 820	8,6	14,1
Saumons, truites, éperlans	1 545 149	1 799 383	4,5	7,9
Tilapias et autres cichlidés	1 274 389	1 505 804	3,8	8,7
Moules	1 370 953	1 444 734	3,6	2,7
Mollusques marins divers	1 591 813	1 348 327	3,4	-8,0
Crevettes	1 143 774	1 292 476	3,2	6,3
Peignes, pectens	1 154 470	1 226 568	3,1	3,1

Au contraire de l'aquaculture, la pêche, par l'exploitation exagérée des stocks, engendre, dans les années 70, une double faillite économique (coûts supérieurs aux revenus) et écologique (non renouvellement des générations conduisant à la disparition plus ou moins rapide d'espèces ; FAO, 2004). Ceci entraîne progressivement l'apparition de la notion d'aménagement des pêches tendant à une optimisation écologique et économique de l'exploitation. Parallèlement, la contribution de l'aquaculture aux approvisionnements mondiaux de poissons, de crustacés et de mollusques ne cesse d'augmenter (3,9% de la production totale pondérale en 1970 vs. 29,9% en 2002). A l'échelle mondiale, l'aquaculture s'est développée avec un taux de croissance moyen annuel de 8,9% par an depuis 1970, contre seulement 1,2% pour la pêche et 2,8% pour les systèmes de production

de viande sur la terre ferme au cours de cette même période (FAO, 2004). Aux vues de ces derniers résultats et de la continuelle croissance démographique mondiale (3 milliards en 1960; 6,5 milliards en 2005; 9,1 milliards en 2050 : Haub, 1998; United Nations, 2005), il est évident que l'aquaculture constitue aujourd'hui une activité majeure dans l'ensemble des activités de production alimentaire (FAO, 2004).

1.1.3 Techniques d'aquaculture

Les techniques d'élevage aquacole diffèrent selon l'espèce cultivée. L'élevage des mollusques se décompose en deux phases, (i) l'obtention de naissains (prélèvement en milieu naturel ou production en écloséries) et (ii) le grossissement. Il existe plusieurs techniques de grossissement selon l'espèce considérée et le milieu d'exploitation (Figure 2). Plusieurs techniques sont adaptées aux zones intertidales (estran) : (i) l'élevage au sol où les mollusques sont placés directement sur ou dans le sédiment, selon l'espèce élevée (*e.g.* les huîtres, les palourdes, les coqueaux, les clams), (ii) l'élevage en claires où les mollusques et plus particulièrement les huîtres sont placées dans des bassins fermés, faiblement profonds, renouvelés lors des marées de pleine eau, et (iii) l'élevage hors-sol où les mollusques sont placés dans des poches maillées (*e.g.* les huîtres) ou sur des pieux de bois appelés bouchots (*e.g.* les moules). D'autres techniques d'élevage en pleine eau se développent préférentiellement dans des milieux protégés et riches (étangs, lagunes, baies) mais également en pleine mer. Le principe est le suivant: les mollusques sont soit (i) placés dans des paniers ou dans des boudins, soit (ii) fixés sur des supports (barres de bois, cordes).

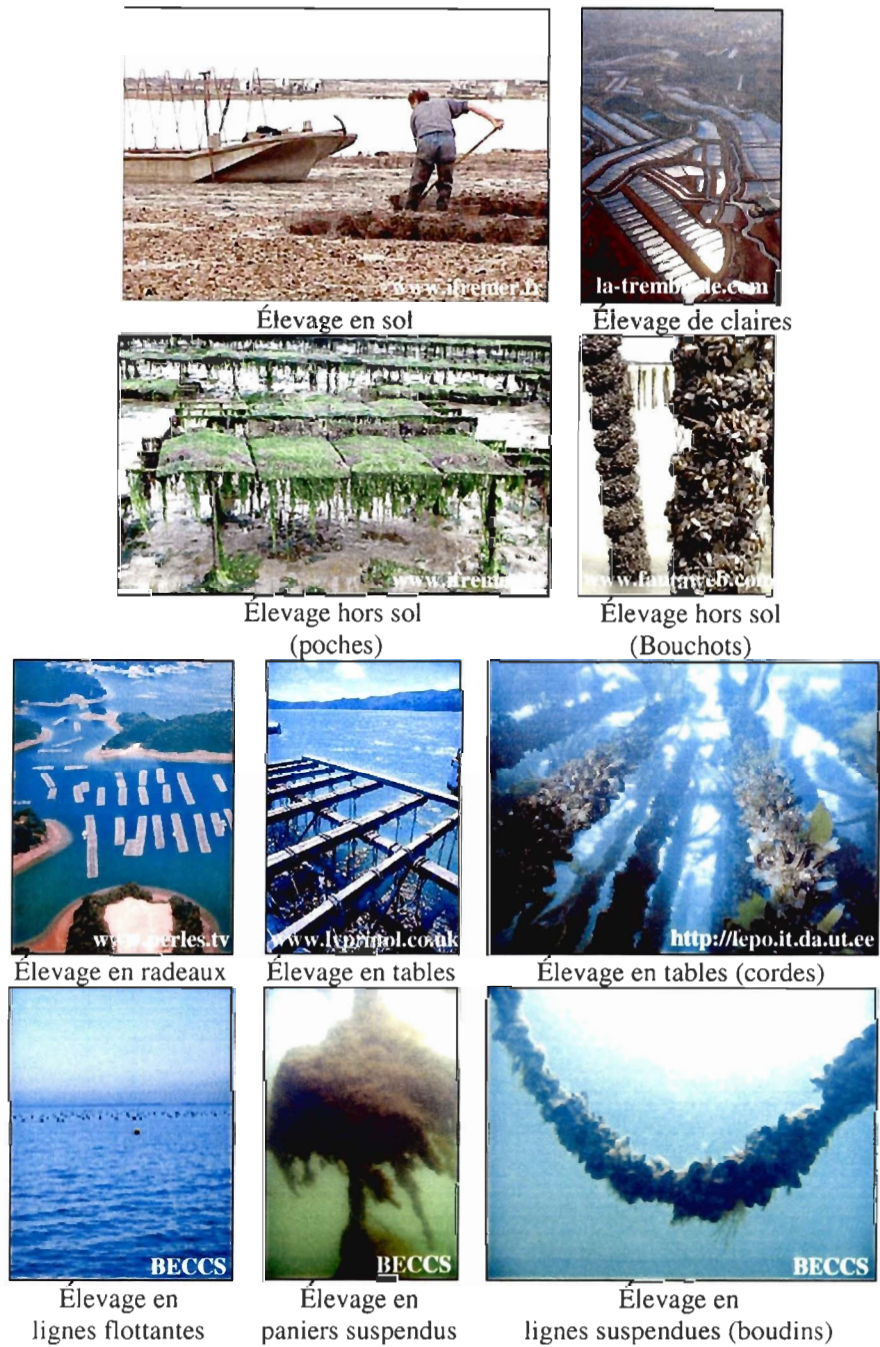


Figure 2: Exemples de différentes techniques d'élevage de mollusques utilisées aujourd'hui dans le monde

Ces supports sont eux-mêmes maintenus par des structures fixes (tables) ou flottantes (*e.g.* radeaux, lignes flottantes). De la même manière que pour les cultures de mollusques, les cultures de poissons et de crevettes existent en milieu fermé (bassins), semi-fermé (étangs) ou ouvert (« sea-ranching », cages flottantes ; FAO, 1976; Ferlin, 1994).

1.2 Influence de l'aquaculture sur l'environnement

Comme toute activité d'exploitation d'une ressource et/ou d'un milieu, l'aquaculture peut avoir de nombreuses répercussions sur l'environnement. La littérature existante montre que, dans certaines conditions, l'élevage aquacole intensif peut avoir des effets en cascade sur les réseaux trophiques estuariens et côtiers, en modifiant la structure des habitats, la composition spécifique de divers niveaux trophiques, les flux d'énergie et de matière, et les cycles des éléments nutritifs (Defur et Rader, 1995; Cranford *et al.*, 2003; 2006).

1.2.1 Influence de l'aquaculture sur l'environnement benthique

La pisciculture peut générer un enrichissement conséquent en matière organique du milieu et plus particulièrement du fond, via l'ajout de nourriture et les produits d'excrétion particulière des poissons (Pohle *et al.*, 2001; Carroll *et al.*, 2003; Hargrave *et al.*, 2003; Vezzuli *et al.*, 2003; Brooks *et al.*, 2004). Contrairement aux élevages de poissons, la culture de mollusques ne nécessite pas d'ajout de nourriture (Cranford *et al.*, 2003; 2006). Les mollusques d'élevage comme les huîtres, les moules et les pectinidés sont des organismes filtreurs. Ils se nourrissent de seston (plancton et détritiques organiques),

disponible naturellement dans l'environnement (Tenore *et al.*, 1973 ; Bayne *et al.*, 1989 ; Prins et Smaal, 1989 ; Grant *et al.*, 1997 ; Dupuy *et al.*, 2000). L'introduction de fortes densités de mollusques peut entraîner des modifications du réseau trophique originel de l'écosystème. Ainsi, les élevages de moules peuvent entraîner un détournement de la matière particulaire vers le réseau trophique benthique *via* les activités de filtration et de biodéposition (fécès et pseudofécès: Cranford *et al.*, 2003) des bivalves. La sédimentation des biodépôts, plus denses et de plus grande taille que les particules originelles (agglomération), conduit à augmenter l'apport en matière organique vers le benthos (organismes vivant sur, dans ou près du fond). Les taux de sédimentation (Dahlbäck et Gunnarson, 1981 ; Hatcher *et al.*, 1994 ; Grant *et al.*, 1995 ; Grant *et al.*, 2005 ; Giles *et al.*, 2006) et la teneur en matière organique du sédiment (Grenz *et al.*, 1991b ; Chivilev et Ivanov, 1997 ; Hartstein et Rowden 2004 ; Hartstein et Stevens, 2005) observés au niveau des sites mytilicoles sont en effet souvent supérieurs à ceux observés au niveau de sites témoins. Ce modèle est aussi applicable aux cultures d'huîtres (Sornin *et al.*, 1990 ; Hayakawa *et al.*, 2001) et de pétoncles (Pilditch *et al.*, 1996 ; Zhou *et al.*, 2002 ; Wang *et al.*, 2004). Par ailleurs, la chute de moules engendrée par 1) des processus d'auto-régulation (Alunno-Bruscia *et al.*, 2000), 2) par la présence de fortes densités d'épibiontes (Witman et Suchanek, 1984), ou 3) par l'épuisement des moules après la ponte (Myrand, 1991), peut provoquer, de manière sporadique, une augmentation considérable de cet apport en matière organique sur le fond (Grant *et al.*, 1995; Chamberlain *et al.*, 2001; Crawford *et al.*, 2003).

Quelque soit l'origine de l'apport en matière organique (aquaculture, rejets urbains, agricoles ou industriels), celui-ci peut influencer la structure et le fonctionnement des communautés benthiques selon un gradient d'enrichissement (Pearson et Rosenberg, 1978 ; Cloern *et al.*, 2001 ; Gray *et al.*, 2002). Plusieurs études montrent des variations significatives de la biomasse, de l'abondance et de la diversité de la macrofaune benthique sous des infrastructures conchylicoles (Mattsson et Lindèn, 1983; Mazouni *et al.*, 1996 ; Chivilev et Ivanov, 1997 ; Stenton-Dozey *et al.*, 2001 ; Carroll *et al.*, 2003 ; Christensen *et al.*, 2003 ; Hartstein et Rowden, 2004) ou sous des cages à poissons (Karakassis et Hatziyanni, 2000 ; Pohle *et al.*, 2001 ; Brooks *et al.*, 2004). Mattsson et Lindèn (1983) et Hargrave *et al.* (1993) mentionnent un changement des espèces dominantes de la macrofaune sous les structures aquacoles, tendant à favoriser la prolifération d'organismes opportunistes de petite taille (*e.g.* ver de vase de la famille des *Capitellidae*). Mirto *et al.* (2000) observent quant à eux des modifications des communautés de la méiofaune résultant de l'activité de biodéposition des moules. Une diminution de l'abondance et de la biomasse de la méiofaune est souvent liée à l'enrichissement en matière organique résultant des activités piscicoles (Mazzola *et al.*, 1999 ; La Rosa *et al.*, 2001a ; Mirto *et al.*, 2002 ; Danovaro *et al.*, 2003). Enfin, cet apport de matière organique est reconnu pour stimuler l'activité microbienne (Grenz *et al.*, 1990 ; Holmer *et al.*, 2003b) et augmenter la densité totale des différentes composantes de la boucle microbienne (La Rosa *et al.*, 2001a, b ; La Rosa *et al.*, 2002 ; Danovaro *et al.*, 2003 ; La Rosa *et al.*, 2004). Il est bien évident que le changement de composition des communautés benthiques à toutes les échelles de taille des organismes modifie le fonctionnement de l'écosystème benthique dans son ensemble.

La dégradation de ce surplus de matière organique à l'interface eau-sédiment implique une demande en oxygène plus importante en raison de l'activité microbienne (oxydation de la matière organique et réduction des agents oxydés) et de la respiration de la macrofaune benthique. En effet, la consommation benthique en oxygène des fermes aquacoles est le plus souvent supérieure à celle des sites témoins, tant au niveau des cultures piscicoles (Hargrave *et al.*, 1993 ; Holmer *et al.*, 2002 ; Nickell *et al.*, 2003) que des cultures conchylicoles (Mazouni *et al.*, 1996 ; Grenz *et al.*, 1992 ; Christensen *et al.*, 2003 ; Giles *et al.*, 2006). Si l'apport en matière organique est trop important, la demande benthique en oxygène peut être supérieure à la disponibilité en oxygène du milieu, générant alors des conditions anoxiques caractérisées par des processus d'ammonification et de sulfato-réduction (Barranget *et al.*, 1994). Ces processus conduisent alors à la disparition de nombreuses espèces et aboutissent à un milieu azoïque (Diaz et Rosenberg, 1995 ; Nilsson et Rosenberg, 2000 ; Gray *et al.*, 2002). Par l'apport supplémentaire de nourriture, la pisciculture est d'avantage reconnue pour générer ces processus anaérobies que la conchyliculture (Hargrave *et al.*, 1993 ; Holmer *et al.*, 2002 ; Crawford *et al.*, 2003 ; Holmer *et al.*, 2003b ; Brooks *et al.*, 2004). Néanmoins, certains auteurs comme Dahlbäck et Gunnarson (1981), Mattsson et Lindèn, (1983), Hatcher *et al.* (1994) et Grant *et al.* (1995) observent une augmentation des concentrations de sulfures dans le sédiment situé sous des filières de moules. L'augmentation des concentrations de sulfures à la surface du sédiment est souvent couplée à la présence de bactéries sulfo-oxydantes (*e.g. Beggiatoa sp.*) caractérisées par des mattes blanchâtres répandues sur le fond des fermes conchylicoles

(Dahlbäck et Gunnarson, 1981 ; Crawford *et al.*, 2003) et piscicoles (Crawford *et al.*, 2001 ; Brooks *et al.*, 2004). La présence de ces mattes est un très bon indicateur de la dégradation de l'environnement benthique par les activités aquacoles (Crawford, 2003; Crawford, 2006).

La dégradation (minéralisation) de la matière organique conduisant à la production de sels nutritifs, la dégradation benthique de l'excédent de matière organique engendré par les activités aquacoles peut conduire à une augmentation des flux de sels nutritifs à l'interface eau-sédiment. En particulier, les flux benthiques d'ammonium et de phosphate des sites piscicoles (Hargrave *et al.*, 1993 ; Holmer *et al.*, 2002 ; Nickell *et al.*, 2003) et conchylicoles (Lerat *et al.*, 1985 ; Hatcher *et al.*, 1994 ; Stenton-Dozey *et al.*, 2001 ; Christensen *et al.*, 2003 ; Giles *et al.*, 2006) peuvent être supérieurs à ceux des sites témoins. D'autres auteurs (Baudinet *et al.*, 1990 ; Grenz *et al.*, 1991b ; Grenz *et al.*, 1992 ; Souchu *et al.*, 1998 ; Thouzeau *et al.*, sous presse) se sont intéressés à l'influence des structures aquacoles sur les flux benthiques de silicate, puisque cet élément est essentiel pour le développement du phytoplancton siliceux (*e.g.* diatomées ; Smaal 1991 ; Egge et Aksnes, 1992). Ces auteurs ont observé une augmentation drastique des flux benthiques de silicate liée à l'activité de dégradation des biodépôts des mollusques d'élevage. D'autre part, la diminution de la couche oxique, en favorisant l'établissement d'un milieu réduit, peut engendrer une augmentation des processus de dénitrification avec la production de nitrite, d'ammonium puis d'azote gazeux à l'interface eau-sédiment des sites aquacoles (Gilbert *et al.*, 1997). Cette augmentation des flux benthiques de sels nutritifs (ammonium en particulier), a pour conséquence d'augmenter les teneurs en sels nutritifs à l'interface

eau-sédiment des sites aquacoles (Souchu *et al.*, 2001). Dans le cas d'un brassage suffisant de la colonne d'eau, les sels nutritifs régénérés dans la couche superficielle du sédiment sont remis à disposition dans les eaux de surface et servent à soutenir de nouvelles floraisons phytoplanctoniques (La Rosa *et al.*, 2002). La sédimentation de ces blooms augmenterait par la suite l'apport en matière organique sur le fond, ceci plus particulièrement sur les sites conchylicoles, ce qui accentuerait alors le processus (Aller, 1988).

1.2.2 Influence de l'aquaculture sur l'environnement pélagique

Outre l'influence indirecte de l'aquaculture sur le milieu benthique, l'introduction massive d'organismes peut aussi induire des modifications directes au niveau de l'environnement pélagique. La conchyliculture, via l'activité de filtration des mollusques, est reconnue pour engendrer d'avantages de répercussions au niveau du fonctionnement de l'environnement pélagique, que les cultures de poissons (Cranford *et al.*, 2003 ; Cranford *et al.*, 2006). Ainsi, les denses populations de mollusques filtreurs, qu'elles soient naturelles, invasives ou cultivées, peuvent entraîner une diminution de la biomasse sestonique dans les eaux environnantes (Dame et Dankers, 1988 ; Idrisi *et al.*, 2001 ; Smaal *et al.*, 1997), d'autres, peuvent contrôler la biomasse phytoplanctonique (Riemann *et al.*, 1988 ; Loo et Rosenberg, 1989 ; Hily, 1991 ; Prins *et al.*, 1998 ; Ackerman *et al.*, 2001 ; Smaal *et al.*, 2001) tout en stimulant la production primaire (Cloern, 1982; Officer *et al.*, 1982 ; Dame et Libes, 1993 ; Dankers et Zuidema, 1995 ; Souchu *et al.*, 2001 ; Newell *et al.*, 2002, 2004 ; Vaughn *et al.*, 2004). Les facteurs contribuant à optimiser la production primaire seraient :

1) l'éclaircissement des eaux (réduction de la turbidité) induit par l'activité de filtration des mollusques, 2) l'optimisation de la croissance des microalgues par le broutage continu des vieilles cellules, et 3) l'augmentation des taux de reminéralisation de la matière organique, remettant de fortes teneurs en sels nutritifs à disposition des cellules algales (Prins *et al.*, 1995). Le troisième point mérite d'être développé. De nombreux travaux portant sur l'influence des communautés benthiques de bivalves établies à «plat» (*e.g.* lit, récif naturel ou table de culture) montrent ou évoquent l'idée que l'augmentation du taux de minéralisation de la matière organique provient de l'activité de nutrition et d'excrétion dissoute de l'espèce cible et des organismes associés, mais aussi de la dégradation de la matière organique piégée à l'interface eau-sédiment (Murphy et Kremer, 1985 ; Boucher-Rodoni et Boucher, 1990 ; Asmus *et al.*, 1995 ; Bartoli *et al.*, 2001). Peu de travaux ont par contre élargit cette problématique aux cultures en suspension (Mazouni *et al.*, 1998 ; 2001 ; Mazouni, 2004 ; Nizzoli *et al.*, 2006). L'effet direct des cultures en suspension sur les flux biogéochimiques est souvent réduit à l'excrétion azotée et à la respiration de l'espèce cible (*e.g.* Bacher *et al.*, 1995). Pourtant, les structures aquacoles nouvellement immergées fondent office de récifs artificiels pouvant accueillir de nombreuses espèces (Claereboudt *et al.*, 1994 ; Taylor *et al.*, 1997 ; Mazouni *et al.*, 2001). L'activité de biodéposition des organismes cibles et de la faune associée entraîne une accumulation de matière organique qui génère la création d'un compartiment de sédiment meuble, capable d'accueillir des espèces dites endogées (Mazouni *et al.*, 1998 ; Mazouni *et al.*, 2001). La structure aquacole en suspension pourrait alors être considérée comme une nouvelle interface benthique « en suspension » et agir comme une interface d'échanges biogéochimiques dans la colonne

d'eau. Dans l'Étang de Thau (France), Mazouni *et al.* (1998, 2001) indiquent que la production d'azote observée à l'interface des pignes d'huîtres pourrait provenir aussi bien des huîtres que du complexe faune associée-matière organique piégée entre les coquilles d'huîtres. Par des expériences en bassin, Leblanc *et al.* (2003) montrent que le complexe faune associée-matière organique contribue bel et bien à la production d'ammonium et de nitrite à l'interface des filières de moules. Il pourrait en être de même pour les flux d'oxygène, de phosphate et de silicate. Dans certains cas, la biomasse de la faune associée sur les structures aquacoles est supérieure à la biomasse de l'espèce cultivée (*e.g.* elle atteint 80% sur les structures ostréicoles dans la lagune de Thau, France ; Mazouni 1995). Ce résultat signifie qu'il serait aberrant de ne pas tenir compte de l'influence de l'intégralité de la structure aquacole (espèces cibles + faune associée + matière organique) sur les flux biogéochimiques dans la colonne d'eau, comme le spécifient Mazouni *et al.* (2001) pour les flux d'azote.

1.2.3 Influence de l'aquaculture dans le couplage pelagos-benthos

De manière directe et indirecte, les structures aquacoles ont tendance à augmenter les flux de sels nutritifs et la consommation en oxygène tant sur le fond que dans la colonne d'eau. Cette augmentation est connue pour être maximale au cours de l'été (Lerat *et al.*, 1985 ; Mazouni *et al.*, 1996 ; Crawford *et al.*, 2003 ; Hargrave *et al.*, 2003) lorsque la température élevée de l'eau et l'abondance de nourriture stimulent le métabolisme des organismes (Pearson et Rosenberg, 1978 ; La Rosa *et al.*, 2001b) et accélèrent la dégradation de la matière organique. L'augmentation des flux biogéochimiques dans le

couplage pelagos-benthos engendre des modifications des stocks de nutriments et d'oxygène dans le milieu (Chapelle *et al.*, 2000 ; Souchu *et al.*, 2001 ; 1998). L'augmentation excessive des stocks de sels nutritifs dans la colonne d'eau peut conduire à des épisodes dystrophiques avec des proliférations algales sur le fond (Asmus *et al.*, 1995 ; Bartoli *et al.*, 2001 ; Souchu *et al.*, 2001 ; Holmer *et al.*, 2003a ; Crawford *et al.*, 2003 ; Thouzeau *et al.*, sous presse), enrichissant d'avantage le sédiment en matière organique. La modification des dynamiques de minéralisation de la matière organique dans les zones enrichies en matière organique peuvent modifier les ratios existant entre les différents sels nutritifs (Baudinet *et al.*, 1990 ; Prins *et al.*, 1998). Ces modifications peuvent changer la dynamique des successions phytoplanctoniques et donc la composition des communautés phytoplanctoniques (Redfield *et al.*, 1963 ; Officer *et al.*, 1982 ; Smayda, 1990). L'augmentation drastique des flux d'ammonium, tant au niveau de l'interface eau-sédiment qu'au niveau de la colonne d'eau, pourrait favoriser la recrudescence des cellules algales de petite taille (Officer *et al.*, 1982). La diminution des rapports Si/N et Si/P peut favoriser le développement de cellules algales non-siliceuses (flagellés) au détriment des espèces siliceuses (diatomées ; Smayda, 1990), modifiant ainsi la disponibilité en algues fourrage pour les organismes filtreurs. Certaines espèces de dinoflagellés (*e.g.* *Alexandrium tamarense*, *Karenia mikimotoi*...) peuvent être toxiques ; leur prolifération cause la mortalité de certains organismes, notamment aux stades post-larvaires et juvéniles (populations naturelles ou cultivées de mollusques, poissons d'élevage ; Chauvaud, 1998 ; Thouzeau *et al.*, 2003), perturbe la croissance coquillière des mollusques adultes (Chauvaud *et al.*, 2001) et contamine les mollusques filtreurs, les rendant impropres à la

consommation (Cranford *et al.*, 2006). Bien que de nombreuses efflorescences phytoplanctoniques toxiques aient été observées au niveau des sites aquacoles, aucune relation de cause à effet n'a été démontrée (Cranford *et al.*, 2006). La diminution de la concentration en oxygène dans l'environnement (respiration des organismes + dégradation de la matière organique) peut induire des phénomènes d'hypoxie puis d'anoxie dans les écosystèmes impactés. L'anoxie, couplée à l'empoisonnement des eaux par la production benthique de sulfures, peut engendrer la mortalité de nombreux organismes dont ceux en élevage (Mazouni *et al.*, 1996 ; Holmer *et al.*, 2002 ; Thouzeau *et al.*, sous presse).

L'ampleur des dommages engendrés par l'aquaculture dépend de la densité des organismes d'élevage introduits dans le milieu mais aussi de la capacité de charge environnementale de l'écosystème². Selon certains auteurs (Dame et Prins, 1998 ; Bacher *et al.*, 2006), les facteurs régissant la capacité de l'environnement à soutenir une production conchylicole peuvent être réduits à la production primaire, à l'activité de filtration des organismes et au temps de rétention des eaux. La capacité de charge d'un milieu fermé stagnant est en effet probablement inférieure à celle d'un milieu ouvert à fort hydrodynamisme bénéficiant de la dispersion des biodépôts et du renouvellement des masses d'eau et plus particulièrement des stocks d'oxygène et de matières particulaires et dissoutes (Cranford *et al.* 2003 ; 2006).

² La capacité de charge environnementale d'un milieu est définie comme étant la production aquacole maximale pouvant être soutenue par un apport naturel de nourriture par le milieu ambiant sans pour autant affecter les rendements futurs et l'intégrité de l'écosystème (Koutitonsky et Tita, 2006 ; McKindsey *et al.*, 2006a)

1.3 Étude spécifique de l'influence de l'aquaculture aux Îles-de-la-Madeleine

1.3.1 Mise en situation : vers un développement durable au Canada

Aux vues des dommages écologiques et économiques majeurs encourus par la surexploitation du milieu par l'aquaculture intensive, il est important d'étudier l'influence de l'aquaculture sur l'environnement marin et de définir la capacité de charge environnementale du milieu pour le développement d'une aquaculture durable. Dans l'est canadien, l'aquaculture commerciale débute dans les années 1970 et se développe rapidement au cours des années 1980 et 1990 (MPO, 2006d). Les deux principales espèces aquacoles élevées au niveau des provinces maritimes (Nouveau-Brunswick, Terre-Neuve-et-Labrador, Nouvelle-Écosse, Île-du-Prince-Édouard) et du Québec sont le saumon et la moule (MPO, 2006d). Au Québec, l'aquaculture en eau marine se concentre essentiellement sur l'élevage de moules (*Mytilus edulis*) et de pétoncles (*Placopecten Magellanicus* : MAPAQ, 2004a). Le chiffre d'affaires de la mariculture est estimé à 2,1 M \$, soit 915 tonnes de produits. Les productions de moules au Québec atteignent 500 tonnes en 2003 et en 2004 (MAPAQ, 2004a). Ces productions sont relativement faibles comparativement aux productions européennes (e.g. production de 68 000 tonnes de moules en 2000 en France ; IFREMER, 2003). Néanmoins, le Gouvernement du Canada reconnaît les avantages importants que représente l'aquaculture pour la société. Le développement d'une aquaculture durable au Canada est une des priorités fédérales (MPO, 2006a ; 2006b). Ainsi depuis quelques années, le Ministère des Pêches et Océans Canada, par le biais d'un Programme Coopératif de Recherche et Développement en Aquaculture (PCRDA),

subventionne quelques études portant sur les interactions aquaculture-environnement (MPO, 2006c). Depuis 2003, une équipe multidisciplinaire composée de différents groupes de recherche (Institut Maurice Lamontagne IML, Institut des Sciences de la Mer ISMER, Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec MAPAQ, Université de Dalhousie : Figure 3) travaille sur l'élaboration d'un modèle numérique de capacité de charge des lagunes des Îles-de-la-Madeleine, nouvellement exploitées par la conchyliculture.

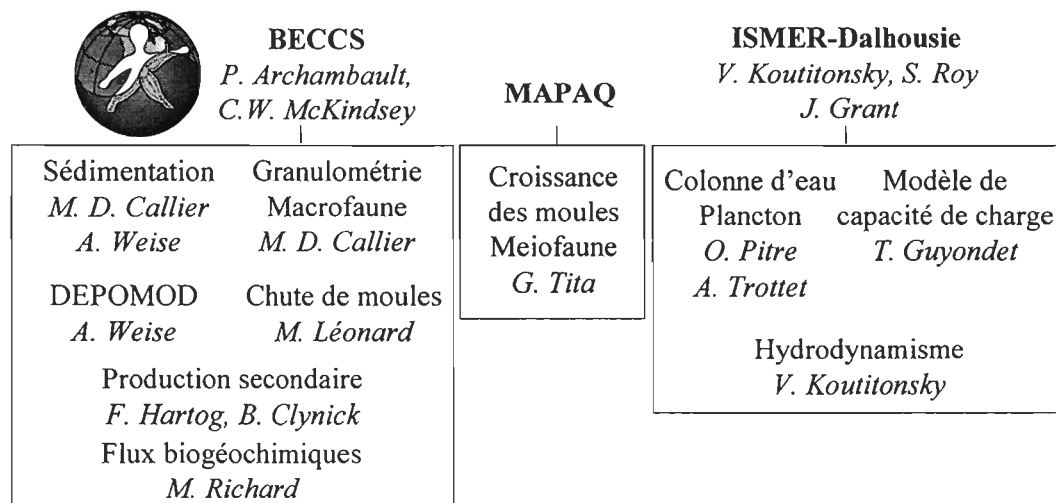


Figure 3 : Organigramme décrivant les différentes équipes de recherche impliquées dans le projet « capacité de charge environnementale des lagunes des Îles-de-la-Madeleine ». Les principales thématiques de recherche sont indiquées avec le nom de leur responsable

Certains auteurs développent des modèles « réducteurs » de capacité de charge dits d'exploitation³ (Dame et Prins, 1998 ; Gagnery *et al.*, 2001) ne permettant pas de gérer l'aquaculture de façon durable (Defur et Rader, 1995). L'équipe canadienne pense par contre, et comme d'autres auteurs (Dame, 1996; Smaal *et al.*, 1998 ; McKindsey *et al.*, 2006a), qu'il est préférable de gérer l'aquaculture à partir de modèles de capacité de charge environnementale de type « écosystémique ». Le modèle numérique développé au sein de cette équipe (T. Guyondet sous la direction de V. Koutitonsky: cf. Figure 3) tient compte à la fois de la circulation des eaux, des paramètres environnementaux biotiques et abiotiques, des interactions « espèce exploitée/compétiteurs trophiques/benthos » mais aussi des grands cycles biogéochimiques. Le travail de Doctorat ci-après appartient à ce programme de recherche (M. Richard ; cf. Figure 3). L'étude de l'influence de l'aquaculture sur les cycles biogéochimiques au niveau de l'ensemble des écosystèmes lagunaires des Îles-de-la-Madeleine est nécessaire au modèle de capacité de charge de ces lagunes. Néanmoins, cet objectif ultime dépasse le cadre de ce doctorat dont l'objectif (dans l'optique d'une première étape de la compréhension des processus) est restreint à l'étude de l'influence locale (*i.e.* à échelle de la culture) et estivale de l'aquaculture sur les cycles biogéochimiques liés aux processus de respiration et de dégradation de la matière organique (*i.e.* les processus de photosynthèse ne sont pas pris en compte).

³ Les modèles de capacité de charge dits d'exploitation sont basés majoritairement sur des données de dynamique de population de l'espèce exploitée, ainsi que sur des données environnementales concernant exclusivement leur source d'alimentation (production primaire dans le cas des bivalves filtreurs)

1.3.2 Sites d'études : Les Îles-de-la-Madeleine

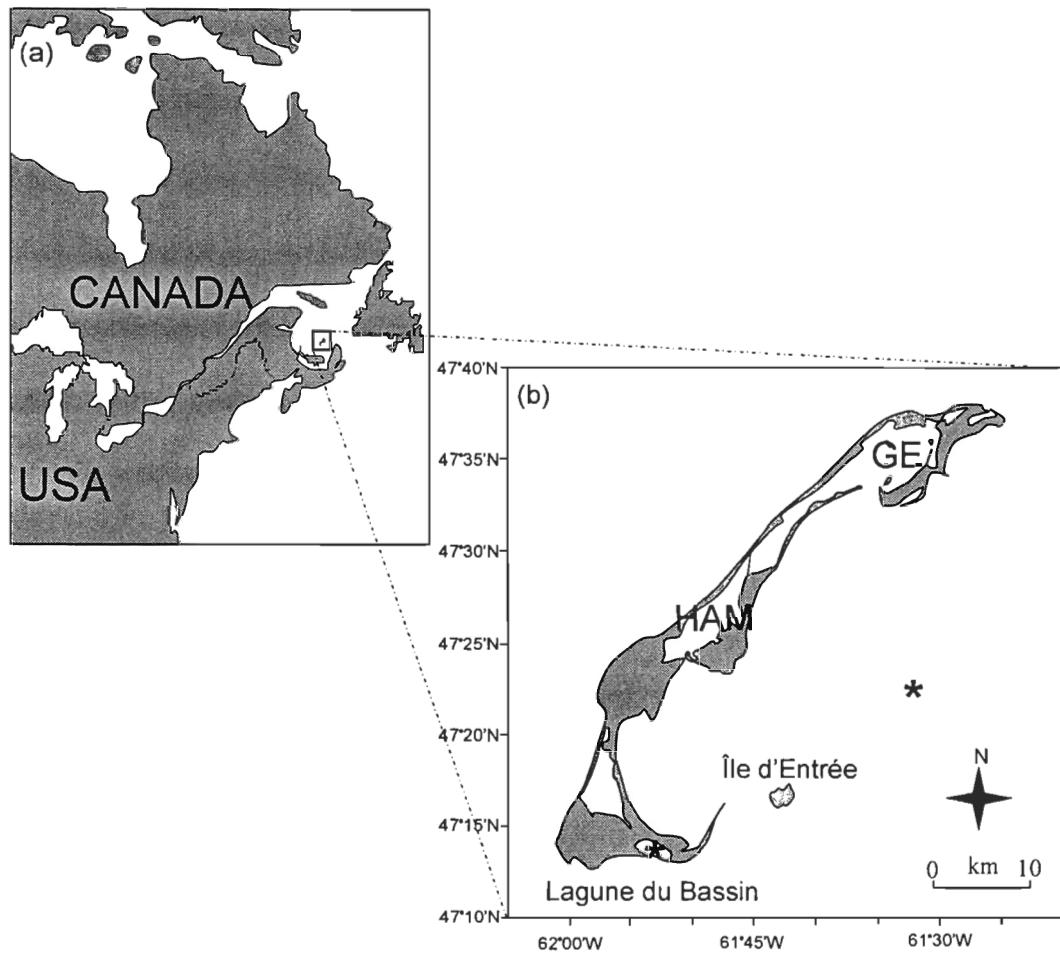


Figure 4 : a) Carte de l'est de l'Amérique du Nord et localisation des Îles-de-la-Madeleine dans le Golfe Saint-Laurent; b) Carte des Îles-de-la-Madeleine et localisation des lagunes expérimentales : lagune du Havre-aux-Maisons (HAM) et lagune de Grande-Entrée (GE). Les lieux de captage du naissain de moules (lagune du Bassin : Trembay *et al.*, 1998) et de pétoncles (nord-est de l'Île d'Entrée : MAPAQ, 2004b ; 2004c) sont également représentés par une étoile

L'archipel des Îles-de-la-Madeleine est situé à l'est du Canada, dans la partie sud du Golfe Saint-Laurent ($47^{\circ} 25' N$, $61^{\circ}45' W$, Québec, Canada ; Figure 4a) ; il est constitué d'un groupe d'îles reliées, pour la plupart, par des cordons dunaires doubles entre lesquels se trouvent des lagunes (Poirier et Myrand, 1982 ; Figure 4b). Les lagunes de Grande-Entrée (au nord-est : GE ; Figure 4b) et du Havre-aux-Maisons (sud-ouest : HAM ; Figure 4b) sont ouvertes par des passes, au sud, sur le Golfe Saint-Laurent (Figure 4b). Ces lagunes communiquent l'une avec l'autre par un chenal central dont la profondeur varie de 1 à 3 m (Figure 4b ; Koutitonsky *et al.*, 2002).

En raison de la faible influence des marées (amplitude moyenne : 0,58 m), la circulation des eaux dans les lagunes se fait principalement grâce à l'action des vents (Koutitonsky et Tita, 2006). La circulation des eaux des lagunes varie selon la direction, la fréquence, l'intensité des vents. Néanmoins, selon Koutitonsky et Tita (2006), lorsque les vents soufflent du sud-ouest (prédominants durant la période estivale), deux « courants de dérive » sont générés près des côtes, dans les parties peu profondes de la lagune. Ces courants sont orientés dans la direction du vent et contribuent à l'accumulation des eaux vers l'extrémité de la lagune de GE. Cette accumulation produit une élévation du niveau ainsi qu'un gradient horizontal. Par conséquent, ces eaux plongent et alimentent le courant de retour, appelé « courant de pente », opposé à la direction du vent. Le temps de renouvellement des masses d'eau de ces lagunes est de 20 à 35 jours lorsque les vents et les courants de marée sont considérés (Koutitonsky, 2004 ; Koutitonsky et Tita, 2006). Les vents entraînent un brassage vertical suffisamment important pour mélanger complètement la colonne d'eau des lagunes peu profondes (profondeur moyenne 3 m, profondeur

maximale 6 m ; Koutitonsky *et al.*, 2002). La faible profondeur des eaux et l'intensité du mélange turbulent favorisent les échanges biogéochimiques entre le fond et la colonne d'eau, permettant un couplage pelagos-benthos fort (Soetaert *et al.*, 2000). Les lagunes se comportent comme des étangs : la température de l'eau est en corrélation étroite avec la température de l'air (Auclair, 1977).

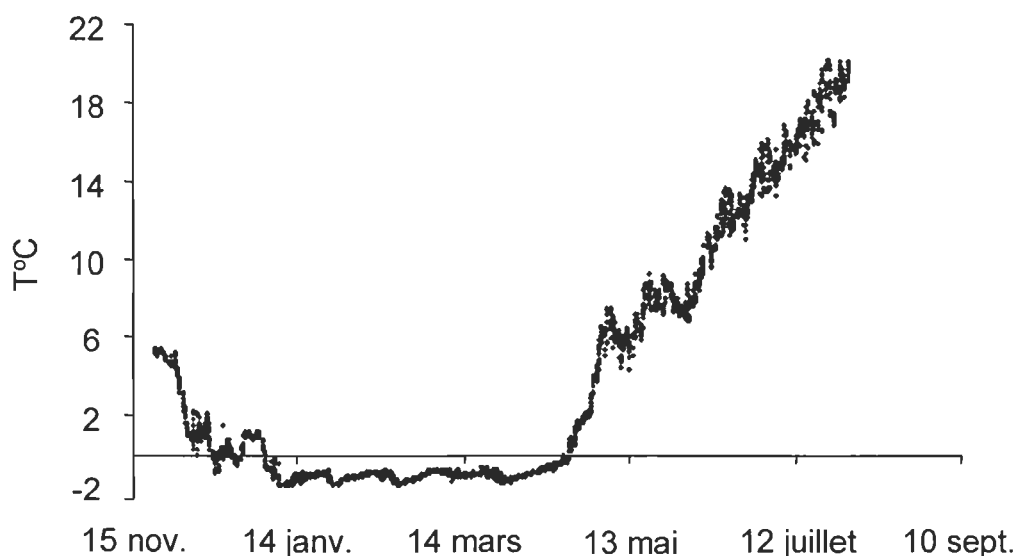


Figure 5 : Variation de la température de l'eau de la lagune de Grande-Entrée mesurée de fin novembre 2003 à début août 2004, à l'aide d'une sonde thermique fixée à une profondeur de 1 m sur une filière en suspension de moules (Données BECCS)

Tandis que la température de l'eau des lagunes peut atteindre des valeurs maximum de 20-23°C en juillet-août (Auclair, 1977, Roy *et al.*, 1991, Mayzaud *et al.*, 1992 : Figure 5), les lagunes sont recouvertes de glace de décembre à avril-mai (Figure 5). Le couvert de glace limitant l'effet des vents sur la circulation des masses d'eau, le temps de renouvellement de

ces masses d'eau diminuent significativement au cours de l'hiver et est supérieur à 40 jours (Koutitonsky et Tita, 2006).

Contrairement à de nombreux sites exploitées pour l'aquaculture (*e.g.* baie de Tracadie, Canada ; étang de Thau, France; lagune de Sacca di Goro, Italie), le système lagunaire des Îles-de-la-Madeleine est peu fertilisé; les lagunes ne subissent pas d'enrichissements en matière organique et en sels nutritifs issus de rejets urbains ou agricoles (Souchu *et al.*, 1991). Le système lagunaire présente de faible teneur en sels nutritifs (Mayzaud *et al.*, 1989 ; Souchu *et al.*, 1991 ; Trottet *et al.*, 2006). Trottet *et al.* (2006) relatent que l'échange d'eau avec le Golfe ne modifie pas les concentrations en sels nutritifs de la lagune de GE. Les concentrations estivales observées à GE sont similaires à celle observées dans les eaux du Golfe (Souchu *et al.*, 1991 ; De Sève et Dunbar, 1992 ; Mayzaud *et al.*, 1992 ; Savenkoff *et al.*, 2000 ; Trottet *et al.*, 2006). L'essentiel des apports en sels nutritifs semble reposer sur les précipitations et sur le recyclage de la matière organique (Souchu et Mayzaud, 1991) ; et plus particulièrement sur la reminéralisation bactérienne et l'excrétion des hétérotrophes (Souchu *et al.*, 1991) . La minéralisation benthique joue, dans ces conditions, un rôle majeur dans le recyclage de la matière organique (Mayzaud *et al.* 1989 ; Souchu et Mayzaud, 1991).

Selon les observations de Trottet *et al.* (2006), les teneurs en chlorophylle *a* varient de 0,8 à 3,11 $\mu\text{g L}^{-1}$ au cours de l'été dans la lagune de GE (Figure 6).

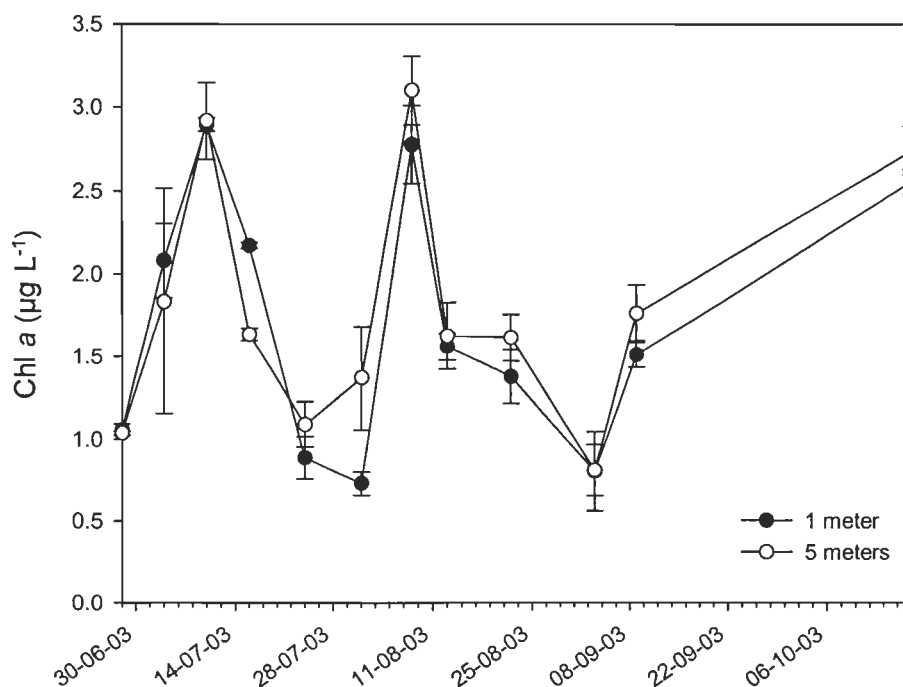


Figure 6 : Variation de la teneur en Chlorophylle *a* contenue dans l'eau de la lagune de GE, mesurée à deux profondeurs (1 m et 5 m) de fin juin à mi-octobre 2003 (tiré de Trottet *et al.*, 2006)

Ces teneurs sont relativement similaires à celle observées estivalement dans le Golfe St-Laurent (Moyenne de Chl *a* ± ET : $1,53 \pm 2,18 \mu\text{g L}^{-1}$: Doyon et Ingram, 2000). À GE, les teneurs maximales sont observées pendant les floraisons de diatomées (juillet, août, septembre ; Figure 6). À l'exception des périodes d'efflorescence, le réseau trophique planctonique observé à GE est dominé par la boucle microbienne. La communauté planctonique est dominée par des cellules phytoplanctoniques de petite taille (<10 µm) et est représentée par une forte biomasse de microplancton hétérotrophe (Trottet *et al.*, 2006). La présence de ce réseau trophique microbien est également observé dans les eaux du Golfe

(Savenkoff *et al.*, 2000). Néanmoins la production planctonique observée estivalement à GE est relativement forte ($\approx 220 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) comparativement aux eaux du Golfe (Trottet *et al.*, 2006). Selon Trottet *et al.* (2006) la lagune de GE aurait des caractéristiques communes avec certaines lagunes tropicales oligotrophes (*e.g.* Takapoto, Polynésie Française : Niquil *et al.*, 2001 et Uvea, Nouvelle- Calédonie : Le Borgne et Rodier, 1997), caractérisées par de faibles teneurs en sels nutritifs, la présence d'un réseau microbien, une faible biomasse phytoplanctonique et une forte production primaire.

Les zones les plus profondes (*i.e.* 5-6 m) des lagunes de GE et du HAM (Figure 4b) sont exploitées depuis les années 80 pour la mytiliculture. La technique d'élevage employée est la technique de pleine eau, très répandue au Québec (Castro, 2005). Le cycle biologique de la moule bleue (*Mytilus edulis* L.) est constitué d'une première phase pélagique dont la durée est approximativement de 3 à 4 semaines aux Îles-de-la-Madeleine (Poirier et Myrand, 1982), et d'une seconde phase benthique débutant lors de la fixation de la larve pédivéligère sur un substrat propice où se réalise la métamorphose (de la larve en post-larve). Aux Îles-de-la-Madeleine, le captage de naissain (post-larves de moules) s'effectue au cours de l'été à l'aide de substrats artificiels (collecteurs), suspendus dans la colonne d'eau (Castro, 2005), déployés à l'extérieur des lagunes de GE et de HAM, dans la lagune du Bassin (Figure 4b ; Trembay *et al.*, 1998). Au cours de l'automne (*i.e.* octobre), le naissain de moules est transféré dans les lagunes de grossissement (GE et HAM) et est placé dans des boudins traditionnels ou continus, suspendus à des lignes flottantes ancrées dans le sédiment (Castro, 2005). Le cycle complet de grossissement des moules aux Îles est

de 18 mois à 2 ans. Pour des raisons pratiques, les mytiliculteurs séparent les filières de moules de 1 an (M1) et les filières de moules de 2 ans (M2) dans deux zones distinctes de la ferme. Visuellement, ces deux structures aquacoles semblent différentes tant au niveau de la taille des moules (*e.g.* ≈ 4 cm pour M1 vs. ≈ 6 cm pour M2 en août) qu'au niveau de la quantité d'organismes associés et de la quantité de matière organique piégée entre les moules qui semblent être plus importantes au niveau des filières de 2 ans. Depuis plusieurs années, de nombreux épisodes de mortalité massive de moules (Poirier et Myrand, 1982 ; Tremblay *et al.*, 1998) associés à la chute de ces dernières sur le fond, sont observés au courant du mois d'août aux Îles-de-la-Madeleine. Cette tendance contraint les producteurs à récolter l'essentiel de leur production avant cette période. 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.*, 1998). Les productions annuelles de moules de HAM et GE sont respectivement de 160 tonnes (2004) et de 180 tonnes (2003). La surface des fermes est de $1,25 \text{ km}^2$ (HAM : A. Huet et M. Fournier ; com. pers.) et de $2,5 \text{ km}^2$ (GE : C. Eloquin ; com. pers.). Les densités des structures aquacoles aux Îles-de-la-Madeleine sont faibles comparativement à celles observées au niveau d'autres fermes aquacoles. En effet, au niveau de la Baie de Tracadie (Île-du-Prince-Édouard, Canada), la production de moules est de 4600 tonnes (Miron *et al.*, 2005) pour une surface de 14 km^2 (Waite *et al.*, 2005). Au niveau de l'étang de Thau en France, les productions de bivalves (huîtres et moules) avoisinent 20 000 t pour 10 km^2 de ferme (Gagnery *et al.*, 2001). En Espagne, les productions de moules atteignent 200 000 t pour un estuaire de 250 km^2 (Ria de Arousa,

Pérez Camacho *et al.*, 1995). Le taux de croissance estivale des moules des Îles-de-la-Madeleine est comparable voir supérieur à celui des moules cultivées dans d'autres régions du globe (Tableau 2).

Tableau 2 : Taux de croissance estivale de moules d'élevage (*Mytilus edulis*) mesurés dans différentes régions du globe

Localité	Longueur (mm) (Mai-Juin)	Taux de croissance (mm j ⁻¹)	Références
Ria de Arousa (Espagne)	37-51	0,1 à 0,13	Fuentes <i>et al.</i> , 1998
Pertuis Breton (France)	35-40	0,04 à 0,07	Garen <i>et al.</i> , 2004
Chupa inlet (White Sea: Russie)	15-30	0,2 à 0,26	Sukhotin et Kulakowski, 1992
St Peter Bay (IPE, Canada)	17-27	0,17	Lauzon-Gray <i>et al.</i> , 2005
New London Bay (IPE, Canada)	17-27	0,14	Lauzon-Gray <i>et al.</i> , 2005
Tracadie Bay (IPE, Canada)	25-35	0,06 à 0,12	Waite <i>et al.</i> , 2005
Grand-Entrée (QC, Canada)	30-35	0,12 à 0,22	Myrand et Goudreault 1995; Tremblay <i>et al.</i> , 1998

Trottet *et al.*, (2006) suggèrent que les protistes hétérotrophes observés dans la lagune de GE pourraient représenter une part importante du régime alimentaire des moules des Îles-de-la-Madeleine.

À partir de 1990, la pectiniculture fait son apparition aux Îles-de-la-Madeleine en plus de la mytiliculture : des efforts importants de recherche et de développement sont consacrés à l'élevage du pétoncle géant (*Placopecten Magellanicus*, G.) et aboutissent à la mise en place d'un projet pilote d'ensemencement en 1992 et d'opérations commerciales

dès 2000. La pectiniculture est localisée dans les lagunes de Grande-Entrée et du Havre-aux-Maisons (MAPAQ, 2004a). La technique d'élevage des pétoncles est une technique de pleine eau. Le cycle biologique du pétoncle géant comprend également une phase pélagique (4 à 6 semaines) et une phase benthique (Castro, 2005). Le captage de juvéniles est effectué au cours de l'été au nord-est de l'Île d'Entrée (MAPAQ, 2004b ; 2004c ; Figure 4b) à l'aide de collecteurs japonais (Castro, 2005). Au cours de l'automne suivant, les juvéniles de pétoncles (> 7 mm : Hébert, com. pers) sont transférés dans des paniers pyramidaux (« pearl net ») regroupés par 5 et suspendus aux mêmes lignes flottantes que celles utilisées par les mytiliculteurs (Castro, 2005). Dans la lagune de Grande-Entrée, les pétoncles sont élevés pendant environ 3 ans avant d'être commercialisés. Dans la lagune du Havre-aux-Maisons, le grossissement des pétoncles dure 9 à 10 mois et a pour but d'ensemencer les zones de pêches (Cliche et Guigère, 1998).

1.3.3 Objectifs

Les objectifs principaux de ce travail de Doctorat sont (i) de tester l'influence estivale des filières de moules et des paniers de pétoncles sur l'environnement benthique des lagunes des Îles-de-la-Madeleine, (ii) de montrer que les structures aquacoles en suspension, dans leur entité (bivalves + faune associée + matière organique), augmentent les flux biogéochimiques dans l'eau adjacente et (iii) de comparer l'influence de chacune des interfaces sur les flux biogéochimiques afin de montrer qu'au même titre que l'interface benthique, les structures aquacoles, dans leur entité, peuvent jouer un rôle non négligeable dans la modification des bilans des principaux cycles biogéochimiques, liés au processus de

respiration et de dégradation de la matière organique.

Cette thèse comprend de trois chapitres rédigés en anglais sous forme d'articles scientifiques. Le premier chapitre a été accepté pour publication par le journal *Marine Ecology Progress Series* et est actuellement sous presse. Le deuxième chapitre a été publié dans le numéro 63 du mois de juin 2006 du *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* (CJFAS). Le troisième chapitre a été soumis au mois de septembre 2006 au journal CJFAS. Les objectifs principaux de chacun de ces chapitres sont les suivants.

L'objectif principal du premier chapitre est de tester *in situ* l'influence estivale des filières de moules sur les flux biogéochimiques liés aux processus de respiration et de dégradation de la matière organique, à l'interface eau-sédiment dans la lagune de Grande Entrée. Une des particularités de ce chapitre est de dissocier l'influence des filières de moules de 1 an de celle des moules de 2 ans sur les flux biogéochimiques, en émettant l'hypothèse que l'influence des filières de moules de 2 ans sur les flux biogéochimiques et sur les rapports stoechiométriques de sels nutritifs est supérieure à celle des filières de moules de 1 an. Cet aspect n'a jamais été testé dans les études publiées jusqu'alors, bien que plusieurs cohortes d'organismes soient présentes dans l'environnement. Le deuxième objectif de ce chapitre est de tester la variabilité estivale de l'influence des structures aquacoles en émettant l'hypothèse que cette influence est supérieure au cours du mois d'août lorsque la température de l'eau est plus élevée. Il est important de noter que pour mieux comprendre la variabilité des flux biogéochimiques, les deux hypothèses de travail

sont étudiées en parallèle avec l'évolution des caractéristiques de l'eau de fond, du sédiment et de la macrofaune benthique (abondance et biomasse).

Puisque très peu d'auteurs se sont intéressés à l'influence directe de l'entité « structure aquacole en suspension » sur les flux biogéochimiques (Mazouni *et al.*, 1998 ; Leblanc *et al.*, 2003 ; Mazouni, 2004), l'objectif principal du deuxième chapitre est de tester, en bassin, l'influence des filières de moules (considérées dans leur intégralité, *i.e.* moules + complexe faune associée-matière organique) sur les flux liés aux processus de respiration et de dégradation de la matière organique dans l'eau adjacente. L'objectif secondaire de cette expérience est d'évaluer la contribution relative des moules et celle du complexe faune associée-matière organique sur les flux d'oxygène, d'ammonium, de phosphate, de nitrate, de nitrite et de silicate. Seuls Leblanc *et al.* (2003) ont réalisé ce type d'expérience sur des filières de moules, mais ils n'ont pas évalué les flux d'oxygène et de silicate. À la différence de leurs travaux, notre étude dissocie l'influence des deux types de filières (moules de 1 an et moules de 2 ans). Cette étude est réalisée lors de deux périodes contrastées: (i) en août, mois durant lequel la température de l'eau est élevée et les épisodes de mortalité massive des moules sont régulièrement observés aux Îles-de-la-Madeleine (Tremblay *et al.*, 1998), et (ii) en septembre, mois pendant lequel la température de l'eau diminue, l'état physiologique des moules est meilleur, et la biomasse de la faune associée est plus importante. Plus spécifiquement, trois hypothèses sont émises dans cette étude: (i) le métabolisme des moules contribue aux flux biogéochimiques dans l'eau adjacente et son influence dépend de l'état physiologique des individus et de la température de l'eau, (ii) le

complexe faune associée-matière organique contribue également aux flux biogéochimiques à l'interface eau-filière et son influence dépend de sa composition et donc du temps d'immersion des lignes, et (iii) les filières de moules ont une influence significative sur les stocks de nutriments et sur les rapports stoechiométriques entre les différents sels nutritifs (Si/N/P).

Le troisième chapitre a pour objectif premier de tester et de comparer, de manière *in situ* et simultanée, l'influence des filières de moules de 1 an avec celle des filières de moules de 2 ans et celle des paniers de pétoncles sur les environnements pélagique et benthique de la lagune du Havre-aux-Maisons. Cette étude est la première jamais réalisée *in situ* sur l'influence des cultures suspendues de pétoncles et de moules sur les flux biogéochimiques aux deux interfaces (eau-filière et eau-sédiment). Dans la littérature, seul Mazouni (2004) a étudié *in situ* l'influence des cultures d'huîtres en suspension sur le cycle de l'azote dans l'étang de Thau. L'objectif final de cette étude est de comparer l'influence directe et indirecte des structures aquacoles sur les flux d'oxygène et de sels nutritifs liés aux processus de respiration et de dégradation de la matière organique, afin d'illustrer l'importance de chacune des deux interfaces (benthiques et pélagiques) sur les principaux cycles biogéochimiques. *Pro parte*, les trois hypothèses de cette étude sont les suivantes :

(i) la présence de structures aquacoles conduit à l'introduction d'organismes et à une augmentation des flux biogéochimiques dans la colonne d'eau (ii) la teneur en matière organique, l'abondance de la macrofaune et les flux biogéochimiques benthiques sont plus importants au niveau des zones de cultures qu'au niveau de la zone témoin, au contraire de

la biomasse de la macrofaune benthique, et (iii) les rapports stoechiométriques de productions de sels nutritifs et la contribution des interfaces aux flux d'oxygène et de sels nutritifs varient selon l'interface d'échange (benthique vs. pélagique). *In fine*, puisque la biomasse des organismes en suspension présents au niveau des cultures de moules de 2 ans est supérieure à celles mesurées au niveau des autres cultures de bivalves, l'influence benthique et pélagique des filières de moules de 2 ans est présumée être supérieure à celle des filières de moules de 1 an et à celle des paniers de pétoncles.

1.3.4 Matériel et méthodes

Les recherches suivantes ont été entreprises au cours des périodes libres de glace et plus particulièrement au cours de l'été pendant lequel l'influence de l'aquaculture sur l'environnement est connue pour être maximale (Lerat *et al.*, 1985 ; Mazouni *et al.*, 1996 ; Crawford *et al.*, 2003 ; Hargrave *et al.*, 2003).

Les flux biogéochimiques des trois études ont été mesurés *in situ* (Chapitres 1 et 3) ou en laboratoire (Chapitre 2) à l'aide d'enceintes. L'utilisation d'enceintes opaques a été préférée à celle d'enceintes claires afin d'inhiber les processus de photosynthèse (Lerat *et al.*, 1990) et de mesurer exclusivement les flux engendrés par la respiration des organismes et la dégradation de la matière organique. Il est important de noter qu'aucune prolifération de macro-algues n'a été observée au niveau des sites expérimentaux.

Trois types d'enceintes ont été utilisés : (i) benthiques (interfaces eau-sédiment), (ii) métaboliques (Aquamoule) et (iii) pélagiques (interfaces eau-filières). L'Aquamoule et

l'enceinte pélagique sont des adaptations inédites des enceintes benthiques dont le principe (Figure 7) a été utilisé dans de nombreuses études (*e.g.* Boucher et Boucher-Rodoni, 1988 ; Boucher et Clavier, 1990 ; Clavier et Garrigue, 1999 ; Grenz *et al.*, 2003 ; Martin, 2005 ; Martin *et al.*, sous presse ; Thouzeau *et al.*, sous presse).

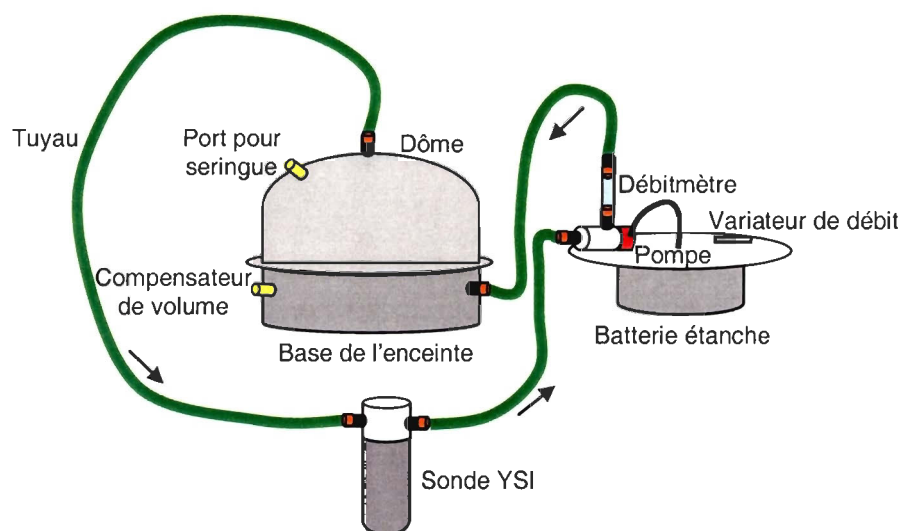


Figure 7 : Schéma descriptif des différentes pièces constituant le système d'enceinte benthique construit au sein de l'équipe BECCS d'après le modèle réalisé par l'équipe de J. Clavier et G. Thouzeau (LEMAR-UMR 6539, Plouzané, France). Les flèches indiquent le sens de circulation de l'eau dans le système

Le système est composé de trois éléments, une enceinte (base + dôme dans le cas de l'enceinte benthique et de l'Aquamoule ; 2 dômes dans le cas de l'enceinte pélagique), une pompe et son variateur de débit, et une sonde YSI 6600 (capteurs de salinité, température, profondeur et oxygène). Le tout est relié par trois tuyaux en caoutchouc, afin de créer un

système de circulation fermé permettant à la sonde YSI d'enregistrer continuellement, durant l'incubation, les paramètres caractéristiques de l'eau contenue dans les enceintes (Figure 7).

La remise en suspension de l'interface benthique favorise (i) la diffusion des métabolites réduits contenus dans l'eau interstitielle vers l'eau surnageante (Boynton *et al.*, 1981), (ii) l'oxydation des métabolites réduits (Boynton *et al.*, 1981), (iii) l'oxydation bactérienne de la matière organique en suspension (Tengdberg *et al.*, 2003), et (iv) l'activité de bioturbation de l'endofaune benthique (Biles *et al.*, 2003). Par conséquent, la remise en suspension de l'interface eau-sédiment dans les enceintes benthiques aboutirait artificiellement à l'augmentation des flux biogéochimiques (Boynton *et al.*, 1981; Booij *et al.*, 1991; Malan et McLachlan, 1991; Forster *et al.*, 1996; Biles *et al.*, 2003; Tengberg *et al.*, 2003). Le caractère amovible de l'enceinte permet d'éviter au maximum tout type d'artefact de mesures. Il évite par exemple le phénomène de succion de l'eau interstitielle engendré par l'installation d'enceinte close. *In situ*, la base de l'enceinte est posée délicatement dans le sédiment afin d'éviter au maximum la resuspension de l'interface. Après quelques minutes, le dôme de l'enceinte est refermé tout aussi délicatement. Aucune bulle d'air ne doit être présente dans le système afin de mesurer correctement les concentrations en oxygène et *in fine* les consommations. La mise en marche du système de circulation permet l'évacuation des bulles d'air contenues dans le système (*e.g.* tuyaux, pompes). Celle-ci doit donc être antérieure à la fermeture de l'enceinte. Le débit de la pompe est ensuite fixé à 2 L min^{-1} (G. Boucher, J. Clavier, G. Thouzeau : com. pers.). Ce débit permet une circulation suffisante de l'eau dans le système afin d'enregistrer

correctement les paramètres caractéristiques de l'eau, sans engendrer de remise en suspension de l'interface benthique. Le système incube une à deux heures selon la biomasse d'organismes contenue dans les enceintes. Par leur grande dimension (50 cm de diamètre), les enceintes permettent de faire des mesures sur des échantillons (surfaces sédimentaires ou nombres d'individus) de taille suffisamment grande pour minimiser l'effet de l'hétérogénéité spatiale de la distribution des individus sur les flux (Balzer *et al.*, 1983; Grenz *et al.*, 1991a ; Grenz *et al.*, 2003 ; Thouzeau *et al.*, sous presse). De plus, le large volume des enceintes utilisées (55 à 83L) et les courtes périodes d'incubation lors de nos expériences ont limité les risques de stress hypoxique ou thermique, et *de facto* les risques de stress métabolique des communautés benthiques ou pélagiques. Des mesures *in situ* des flux benthiques ont été préférées à des mesures en laboratoire afin d'éviter tout stress métabolique lié par exemple à la remontée de carottes sédimentaires (*e.g.* changements de pression, de température; Balzer *et al.*, 1983).

Les hypothèses de chacun de ces trois chapitres sont testées à partir d'un plan d'expérience équilibré : chaque facteur ou combinaison de facteurs a un nombre égal de réplicats, ce qui permet d'augmenter la puissance des tests, (*i.e.* probabilité de rejeter l'hypothèse nulle lorsque l'effet du facteur de variation est significatif) et par conséquent la validité de l'interprétation des résultats d'analyses (Underwood, 1997). Afin de tester exclusivement l'effet des différents facteurs de variation, chacun des réplicats d'analyse a été effectué au hasard, ceci permettant d'intégrer la variabilité environnementale et expérimentale des mesures au sein de la totalité des réplicats de mesures. Au contraire de la

majorité des études traitant de l'influence de l'aquaculture sur le milieu environnant (Baudinet *et al.*, 1990 ; Grenz *et al.*, 1992 ; Hatcher *et al.*, 1994 ; Grant *et al.*, 1995 ; Mazouni *et al.*, 1996), dans le chapitre 2, l'emploi de deux sites témoins, géographiquement distincts, a été préféré à celui d'un seul site localisé afin d'éviter de tester l'effet site de manière confondue à celui de l'aquaculture. Cette méthode est plus rigoureuse quant à l'interprétation des résultats d'analyses (Underwood, 1996). Dans le chapitre 3, l'emploi d'une vaste région périphérique en guise de zone témoin permet de tester la variabilité engendrée par l'aquaculture, *vs.* la variabilité naturelle des flux observée à la même profondeur. Cette méthode permet également une meilleure analyse de l'influence de l'aquaculture sur l'environnement (Underwood, 1997), tout en diminuant le nombre total de mesures.

CHAPITRE 1

SUMMER INFLUENCE OF 1- AND 2-YR-OLD MUSSEL CULTURES ON BENTHIC FLUXES IN GRANDE-ENTRÉE LAGOON, ÎLES-DE-LA-MADELEINE (QUEBEC, CANADA)

Marion Richard, Philippe Archambault, Gérard Thouzeau, Gaston Desrosiers

Sous presse dans la revue Marine Ecology Progress series

RÉSUMÉ

L'influence estivale des filières de moules de 1 an et de 2 ans sur les flux benthiques (oxygène, silicate, ammonium, phosphate, nitrate et nitrite) a été étudiée en parallèle aux caractéristiques de l'eau de fond, du sédiment et de la macrofaune benthique dans la lagune de Grande-Entrée (GE). Des expériences ont été effectués *in situ*, à l'aide de chambres benthiques et de carottes sédimentaires, au niveau de sites de culture de moules (M1 et M2) et de deux sites témoins, en juillet en août et en septembre 2003. Au contraire des cultures de M1, les cultures de M2 enrichissent le sédiment en matière organique et augmentent les flux benthiques de Si(OH)_4 , NH_4 , PO_4 et NO_2 . Les flux de Si(OH)_4 , NH_4 et PO_4 sont supérieurs en août lorsque la température de l'eau est la plus élevée. La production benthique de sels nutritifs du site M2 pourrait réduire la limitation en azote et en silicate dans l'eau adjacente. Les filières de moules ne modifient pas la biomasse des organismes de la macrofaune benthique. Néanmoins, elles favorisent le recrutement d'organismes de petite taille. Les filières de moules ne semblent pas modifier la demande benthique en oxygène. La biomasse de la macrofaune benthique et la consommation d'oxygène augmentent parallèlement au cours de l'été. La demande benthique en oxygène pourrait être régit par la respiration de la macrofaune mais également par l'oxydation des métabolites inorganiques réduits accumulés dans le sédiment (*e.g.* sulfures). La nature réduite du sédiment peut être naturelle dans la lagune de GE. Néanmoins l'accumulation continue de biodépôts de moules depuis 1985 aurait pu contribuer à la dégradation de l'environnement benthique des zones de cultures dans la lagune de GE.

ABSTRACT

The summer influence of 1- and 2-yr-old suspended mussel lines on benthic fluxes (oxygen, silicate, ammonium, phosphate, nitrate and nitrite) was studied in Grande-Entrée lagoon (GEL). This influence and its temporal variation were examined in relation to bottom water, sediment and macrofauna characteristics. *In situ* mensurative experiments using benthic chambers and sediment cores were carried out at two mussel sites (M1 and M2) and two control sites in July, August and September 2003. In contrast to 1-yr-old mussel lines (M1), 2-yr-old lines (M2) enriched the sediment in organic matter and increased Si(OH)_4 , NH_4 , PO_4 and NO_2 fluxes at the water-sediment interface. Si(OH)_4 , NH_4 and PO_4 fluxes were highest in August, when temperature was the greatest. The main nutrient releases observed at the water-sediment interface in M2 could reduce nitrogen and silica limitation in the water column. Mussel lines did not influence benthic macrofauna biomass, but favoured the recruitment of many small-sized organisms. No influence of mussel lines was observed on oxygen consumption at the water-sediment interface. Macrofauna biomass and O_2 consumption increased in parallel during the summer, but the respiration of the low biomass alone cannot explain the greater overall benthic oxygen demand. The latter was probably also driven by the oxidation of reduced compounds such as sulfides. The reduced nature of the sediment could be natural in GEL, but the continuous accumulation of mussel biodeposits since 1985 has probably contributed to the degradation of the benthic environment in the mussel farm.

2.1 Introduction

Mussels are suspension feeders which remove suspended particles from the water column before producing pseudofaeces and faeces (Navarro and Thompson, 1997; Cranford et al., 2003; Hartstein and Rowden, 2004). The latter rapidly settle to the seabed, especially under conditions of slow or poor water flushing and exchange (Cranford et al., 2003). In addition to the settlement of relatively large volumes of biodeposits, mussel fall-off and shell debris accumulate beneath mussel long lines (Grant et al., 1995; Christensen et al., 2003).

Biodeposition could enhance sedimentation rate which has been shown to be 2 to 4 times higher in shellfish farms than outside the farms (Dahlbäck and Gunnarsson, 1981; Hatcher et al., 1994; Callier et al., 2006). It could also induce organic matter enrichment of sediments (Deslous-Paoli et al., 1998; Stenton-Dozey et al., 2001; Miron et al., 2005) and affect the quality of the particulate organic matter (POM) available for benthic organisms (Grenz et al., 1990; La Rosa et al., 2001b). Organic enrichment is known to stimulate biological activity but also to change the benthic community structure (biomass, abundance and species; Pearson and Rosenberg, 1978; Gray et al., 2002). Since metabolism of the whole benthic community depends partly on macrofauna biomass (Mazouni et al., 1996; Welsh, 2003) and abundance (Nickell et al., 2003; Welsh, 2003), changes in the macrofaunal community structure will affect the oxygen and nutrient fluxes at the water-sediment interface (Welsh, 2003). Indeed, biodeposition has been shown to increase benthic fluxes (Baudinet et al., 1990; Grenz et al., 1992; Mazouni et al., 1996). Therefore aquaculture practices could induce changes in the relative concentrations of silica, nitrogen

and phosphorus (Hatcher et al., 1994), thus modifying nutrient ratios (Redfield et al., 1963) and phytoplankton species composition (Smayda, 1990). In particular, nitrogen turnover would be accelerated (Christensen et al., 2003).

Bivalve biodeposition (Lerat et al., 1985; Navarro and Thompson, 1997) and mussel drop-offs (Myrand and Gaudreault, 1995) are known to be higher in summer. The higher water temperature and food supply in summer stimulate the metabolic activities of benthic macrofauna (Pearson and Rosenberg, 1978) and bacteria (La Rosa et al., 2001b). Consequently, benthic fluxes would be greater during warm periods (Lerat et al., 1985; Mazouni et al., 1996). In summer, intensive bivalve production can induce excessive organic matter loading and critical nutrient releases and oxygen demand in the surrounding water. As a result, eutrophication can favour blooms of harmful phytoplankton (Smayda, 1990; Cranford et al., 2003) while anoxia and poisoning of the bottom water (by excessive release and build up of ammonium and sulfide) can cause mass mortality of the whole macrofauna community (Deslous-Paoli et al., 1998; Gray et al., 2002). Excessive bivalve production could induce serious ecological and economical consequences. Assessing the potential impact of mussel farming is thus important for developing an ecologically sustainable management of aquaculture (Danovaro et al., 2004).

Shellfish production by aquaculture is increasing significantly throughout the world (Danovaro et al., 2004). In Canada, the bivalve aquaculture industry has expanded rapidly over the last two decades (Cranford et al., 2003). Since the 1980s, the mussel industry has developed in an oligotrophic lagoon (Souchu et al., 1991), called Grande-Entrée, in the Îles-de-la-Madeleine (47° 35' N, 61° 31' W, Québec, Canada).

Mussels (*Mytilus edulis* L.) are cultured on suspended long lines for a 2 year grow-out cycle in the Îles-de-la-Madeleine. Since Callier et al., (2006) showed that sedimentation rates recorded beneath 2-yr-old mussel lines were greater than those beneath 1-yr-old lines; a greater influence of 2-yr-old mussel lines on the benthic system was expected in this study.

The principal objective of this study was to test and compare the summer influence of the two ages of suspended mussel lines on the oxygen demand, nutrient fluxes (ammonium, phosphate, nitrate, nitrite and silicate) and nutrient ratios at the water-sediment interface. The second objective was to examine the variability of these influences throughout the summer. More specifically, two hypotheses were tested: (i) benthic fluxes are greater at the 2-yr-old mussel site than at the 1-yr-old site, and both mussel sites have greater fluxes than control sites. These fluxes drive changes in nutrient ratios at the water-sediment interface; and (ii), benthic fluxes are significantly different among experimental dates. These two hypotheses were studied in relation to bottom water, sediments and macrofauna characteristics (abundance and biomass).

This study is the first one to dissociate the influence of several ages of aquaculture structures on benthic fluxes in a coastal ecosystem, whereas several cohorts of bivalves are usually present in worldwide cultured areas. The results of this study are expected to be relevant for modelling of the carrying capacity of marine ecosystems sustaining several-yr-grow-up bivalve cultures.

2.2 Materials and methods

2.2.1 Study area

Grande-Entrée lagoon (GE) is located in the northeast part of the Îles-de-la-Madeleine, Québec, Canada (Figure 8a). The surface area of the lagoon is 58 km² and the mean depth is 3 m (Koutitonsky et al., 2002). A navigation channel separates the lagoon into a shallow (1 to 3 m) sandy area to the west and a relatively deep (5 to 7 m) muddy basin to the east (Koutitonsky et al., 2002; Figure 8b). An amphidromic point close to the Îles-de-la-Madeleine decreases the influence of the tide, which has a mean amplitude of 0.58 m (Koutitonsky et al., 2002). In the Îles-de-la-Madeleine, it is frequently windy and wind speeds can reach 15 m s⁻¹ (Souchu et al., 1991). As a result, the water column tends to be well mixed (Souchu et al., 1991). West of the channel, current speeds up to 20 cm s⁻¹ have been recorded vs. 5 cm s⁻¹ in the deeper eastern zone (Koutitonsky et al., 2002). Water residence time in the lagoon deeper areas ranges between 20 and 35 days when tidal- and wind-driven currents are considered (Koutitonsky and Tita, 2006). However, it significantly decreases in winter (> 40 days) when ice-cover (December to April-May) prevents any wind influence on the lagoon hydrology (Koutitonsky and Tita, 2006). In the lagoon, water temperatures rise on average from 8°C in June to 20°C in the third week of August before decreasing to ca. 9°C by October (Koutitonsky et al., 2002). Salinity is about 30-31 from May to August (Souchu et al., 1991). Chlorophyll *a* concentration ranges between 0.5 and 2 µg L⁻¹ (Roy et al., 1991).

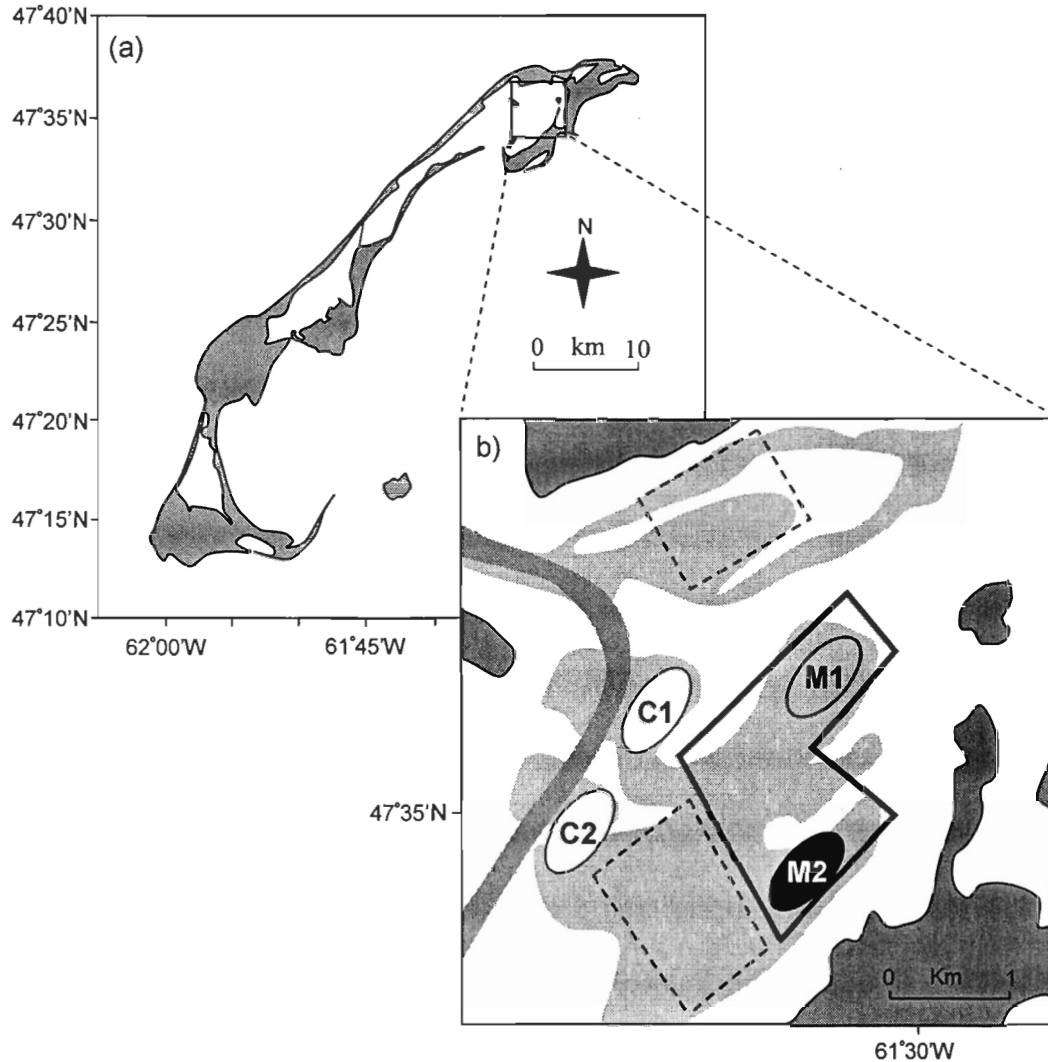


Figure 8: (a) Maps of the Îles-de-la-Madeleine. (b) Location of aquaculture farms and experimental sites in Grande-Entrée lagoon. The black bold polygon indicates the mussel farm location. The two black hatched quadrants indicate scallop farms. The southern scallop farm was inactive whereas the northern farm was productive in 2003. The ellipses indicate the four experimental sites: control 1 (C1), control 2 (C2), 1-yr-old mussel (M1) and 2-yr-old mussel (M2). The dark grey area represent the channel, the grey areas illustrate deeper zone (mean of 6 m)

Because of the absence of rivers, rainfalls are the only freshwater inputs (Souchu and Mayzaud, 1991). Atmospheric input has been shown to contribute significantly to the inorganic nitrogen cycle (Souchu and Mayzaud, 1991). The lagoon system exhibits oligotrophic characteristics: nutrient inputs could originate mainly from recycling resulting from bacterial remineralization and excretion by heterotrophic organisms (Souchu et al., 1991).

Since 1985, the mussel industry has exploited GE (Souchu et al., 1991). Before 2001, suspended mussel lines were deployed in the majority of the deepest zones of the lagoon (Figure 8b). Few deep zones were never exploited by aquaculture (*e.g.* east zone of the navigation channel; Figure 8b). Since 2001, the mussel farm was separated in two distinct zones sustaining one-yr-old (M1: 12 to 14 month old) or 2-yr-old (M2: 24 to 26 months old) mussel lines (Figure 8b). The latter were replaced by juveniles (0+) each fall following harvest. The mean mussel size was about 4 cm for M1 vs. 6 cm for M2 between 5 and 11 August 2003. At this time, the mussel dry weight (DW, with shells) per meter of line was 1293 ± 212 g DW.m⁻¹ for M1 vs. 1657 ± 374 g DW m⁻¹ for M2. In 2003, a total of 318 suspended mussel lines representing 114 km cumulative length were present in the lagoon over a 250 ha surface area (G. Tita pers. com.). The lines were separated from each other by 20 m. Annual mussel production reached 180 t in 2003. Since the end of the 1990's, two scallop-farming zones (*Placopecten magellanicus*) have been selected in Grande-Entrée lagoon. However, the southern site (130 ha) has never been active whereas the northern one (100 ha) has been productive between 1999 and 2004 (Figure 8b; G. Tita pers. com.). During these years, the northern site was occupied by suspended lines bearing

a total number of scallops ranging from 1.5 to 3 million individuals (3 age classes; G. Tita pers. com.).

2.2.2 Experimental design

In situ mensurative experiments (*sensu* Hulbert, 1984), called hereafter experiments, were performed in the GE during the warmest months of the year. In 2003, experiments were carried out between 20 and 26 July, 18 and 23 August, and 7 and 15 September (hereafter July, August and September). Experiments were performed at 4 different sites: 1-yr-old mussel lines (M1), 2-yr-old mussel lines (M2), and two control sites which were never exploited by aquaculture (C1 and C2; Figure 8b). In contrast to many studies (Baudinet et al., 1990; Grenz et al., 1992; Hatcher et al., 1994; Grant et al., 1995, Mazouni et al., 1996), two control sites were selected rather than one to test exclusively the influence of aquaculture with no confounding factor (Underwood, 1996). According to several authors (Dahlbäck and Gunnarson, 1981; Mattsson and Lindén, 1983), the influence of bivalve biodeposition would be restricted to a radius of 20 to 40 m around the farms. In GE, the mean estimated dispersal of faecal pellets ranges from 0 - 7.4 m (2-yr-old mussel) to 7 - 24.4 m (1-yr-old mussel; Callier et al., 2006). During strong wind events, whereas the current velocity reaches 18 cm.s^{-1} , the estimated dispersion may be up to 19.4 m (M2) and 24.1 m (M1) (Callier et al., 2006). The control sites were located at more than 500 m of aquaculture sites (Figure 8b) to avoid the influence of mussel biodeposition on the benthic environment. Control sites were separated from each other by more than 500 m. Mean depth (\pm SE) of experimental sites was 6.14 ± 0.08 m. Experiments were haphazardly

carried out within sites and among sites to integrate the spatial and temporal variability of our measurements in the whole data set. Three replicates were carried out per site and per date. The total number of *in situ* experiments was 36 (4 treatments, 3 dates, 3 replicates).

2.2.3 Field measurements

Benthic chambers (see Introduction and Figure 7; Boucher and Clavier, 1990; Thouzeau et al., in press) were used to measure biogeochemical fluxes at the water-sediment interface rather than peeper and core techniques which are less appropriate (Balzer et al., 1983; Grenz et al., 1991a). We used dark chambers instead of clear ones to avoid recording photosynthetic activity (Lerat et al., 1990), since this study focussed on the comparison of benthic respiration and nutrient regeneration rates between mussel sites and control sites. Benthic chambers were composed of an acrylic tube and a removable acrylic hemisphere. Large enclosures (50 cm diameter) were selected to limit perturbation of the biogeochemical processes due to the insertion of the base into the sediment, which could damage fauna, funnels and burrows (Glud and Blackburn, 2002). Moreover, the use of large benthic chambers minimizes the effects of spatial heterogeneity in benthic fauna distribution (Balzer et al., 1983). In addition, the large water volume in the chambers (66 to 78 L depending on base insertion) allows to avoid or limit the increases in biogeochemical fluxes caused by confinement or water warming.

Each benthic chamber was delicately put into the sediment by SCUBA divers. The incubation time was set at three hours after a pilot study determined the ideal incubation time to allow ammonium fluxes to be measured and to reach final oxygen concentrations

that were not lower than 80% of the initial concentrations (Richard et al., 2006). Each benthic chamber was linked to a submersible pump and to an YSI 6600 probe. The adjustable submersible pumps connected to waterproof batteries provided homogenization of the water inside the enclosures without noticeable particle resuspension. Water flow in each chamber was adjusted to 2 L min^{-1} , allowing stable measurements to be recorded by the YSI probe (Richard et al., 2006, Thouzeau et al., in press). The latter recorded oxygen concentration ($\text{mg L}^{-1} \pm 0.01$), temperature ($^{\circ}\text{C} \pm 0.01$) and salinity (± 0.01) in the chamber at 1-min intervals. This monitoring allowed us to verify if there were any changes in the experimental conditions that could modify the biogeochemical processes in the chamber (*e.g.* an increase in water temperature).

Water samples were collected using 60-ml syringes every 90 minutes (start, middle and end of incubation) for nutrient analyses (ammonium, silicate, phosphate, nitrate and nitrite). Three syringes were filled at each sampling time to minimize the variability of nutrient concentrations. At the end of the incubation, the hemisphere was delicately pulled off the base. SCUBA divers used 60 ml disposable syringes whose ends had been cut off to collect six sediment samples for analysis of the organic matter contained in the top 2 cm. A large sediment core, whose surface area was 262.5 cm^2 (Wildish et al., 2003), was also collected by SCUBA divers to identify the macrofaunal community.

2.2.4 Sample processing

Sediment organic matter characteristics

Three samples of the top 2 cm of sediment were dried separately at 60°C for 48 to 72 hours, weighed, and burned for 4h at 450°C to calculate the ash-free dry weight (AFDW) of the sediment (Byers et al., 1978). Sediment AFDW was measured to the nearest 10^{-5} g with an AG285 Mettler Toledo balance. Sediment organic matter content is expressed as percent to the total sediment weight. The three other samples of the top 2 cm of sediment were analyzed for particulate organic carbon (POC) and particulate organic nitrogen (PON) contents with a Carlo Erba NC 2500 elementary analyzer. Finally, POC: PON ratios were calculated.

Macrofauna community

In the field, macrofauna samples were washed over a 0.5 mm sieve and frozen at -18°C. At the laboratory, samples were thawed and organisms were counted to calculate total macrofaunal abundance. Samples were then dried at 60°C for 48 to 72 hours and weighed to obtain total macrofauna biomass (dry weight; mg). The dry mass was measured to the nearest 10^{-5} g with an AG285 Mettler Toledo balance. Abundance and biomass were standardized to one square metre.

Nutrients analyses

Ten millilitres per syringe were immediately sampled in the field to measure ammonium concentration according to the OPA method (Holmes et al., 1999) with an Aquafluor handheld Turner Designs fluorometer. Because of technical problems in July, ammonium measurement was performed only in August and September. The remaining

water samples were stored in three cryovials and frozen (-80°C) after filtering through $0.2\ \mu\text{m}$ cellulose acetate Target syringe filters. Analyses for dissolved nitrate, nitrite, phosphate and silicate were performed on a II PAA II Brann + Luebbe auto-analyzer according to Tréguer and Le Corre (1975).

2.2.5 Flux and ratio calculations

Oxygen consumptions were determined from the slopes of the linear regressions established between concentration and incubation time. Nutrient fluxes were estimated from the change in nutrient concentration over the incubation time. Fluxes were reported to the chamber volume and surface area. Ammonium, nitrate and nitrite concentrations were summed to calculate total nitrogen concentration for each treatment and date at the beginning (T_0) and at the end (T_{3h}) of each incubation. Initial and final N/P and Si/N ratios were calculated in atomic equivalents in August and September whereas Si/P ratios were calculated for all dates.

2.2.6 Statistical treatment

Analyses of variance (ANOVAs) were performed to compare (1) the characteristics of bottom water (temperature, salinity and oxygen concentration), sediment (organic matter content, POC:PON ratios) and macrofauna (biomass and abundance; Table 3), and (2) biogeochemical fluxes (oxygen consumption and nutrient fluxes; Table 4) among the four treatments (TR: C1, C2, M1 and M2) and three dates (Da: July, August and September with the exception of ammonium fluxes: August and September only). A final series of

ANOVAs were also performed to compare nutrient ratios among the four treatments (C1, C2, M1 and M2), different dates (July, August and September for Si/P; August and September for N/P and Si/N) and two incubation times (Ti: T₀ and T_{3h}; Table 5). Cochran's Test was used to verify homogeneity of the variances (Underwood, 1997); when required, data were transformed (see Table 3 - Table 5). When a source of variation was significant, SNK pair-wise multiple comparison tests were carried out to identify the differences.

2.3 Results

2.3.1 Bottom-water characteristics

Table 3: Results of the analyses of variance (ANOVAs) testing the effect of treatment (TR: Control 1, Control 2, 1-yr-old mussel and 2-yr-old mussel sites), date (Da: July, August, September), and their interaction (TR x Da) on bottom water (temperature, salinity and oxygen concentration), sediment (organic matter content OM and POC:PON ratios) and macrofauna (biomass, abundance) characteristics (***: $p < 0.001$, **: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$)

Variation source	df	WATER						SEDIMENT				MACROFAUNA			
		Temperature		Salinity		Oxygen		OM		POC:PON		Biomass		*Abundance	
		MS	F	MS	F	MS	F	MS	F	MS	F	MS	F	MS	F
TR	3	0.40	0.82	0.02	0.71	2.16	1.61	16.74	6.23 *	0.36	1.44	2.39	0.11	2.1	4.84 **
Da	2	54.14	109.71 ***	0.22	7.37 **	10.18	7.60 **	6.14	2.29	1.56	6.30 *	92.31	4.36 *	16.02	36.94 ***
TR x Da	6	0.91	1.70	0.01	0.32	1.45	1.08	1.06	0.39	0.21	0.83	7.29	0.34	0.35	0.81
Error	24	0.49		0.03		1.34		2.69		0.25		21.19		0.43	

^aln(x)

Date was a significant source of variation for the bottom-water temperature, salinity and oxygen concentration (Table 3). The mean bottom-water temperature showed a significant decrease, by more than 3°C between July-August and September (Figure 9a).

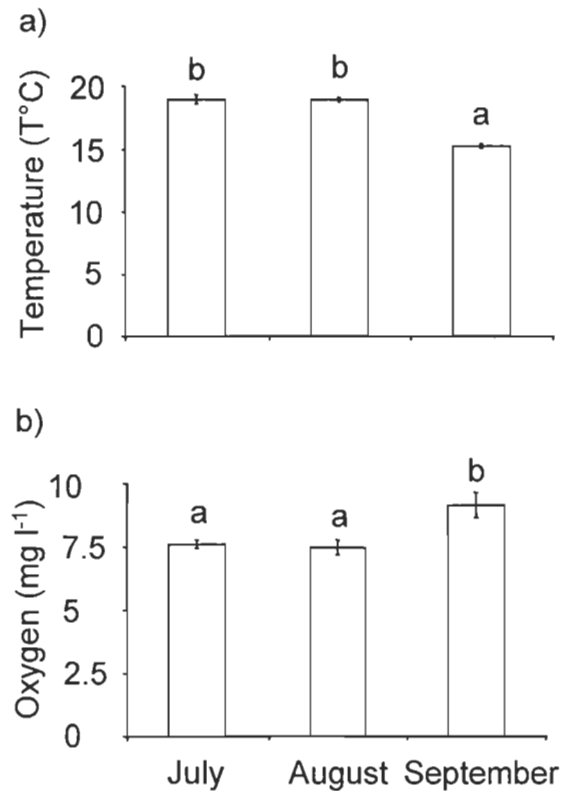


Figure 9: Mean (\pm SE) water temperature (A) and oxygen concentration (B) on the three experimental dates (July, August and September) in GE. Different letters indicate a significant difference between dates

The mean water salinity measured in July and August was significantly lower than in September (30.75 vs. 30.98). Finally, the mean oxygen concentration at the water-sediment interface

increased significantly from July-August to September (Figure 9b). Percent oxygen saturation of bottom-water varied between 97.5 and 109.7% from July-August to September.

2.3.2 Sediment organic matter characteristics

Treatment was a significant source of variation for the total amount of organic matter contained in the top 2 cm of sediment (Table 3). The results of the SNK tests showed that the mean organic matter content was significantly higher at the 2-yr-old mussel site than at the control and 1-yr-old mussel sites (1.5 times higher; Figure 10a).

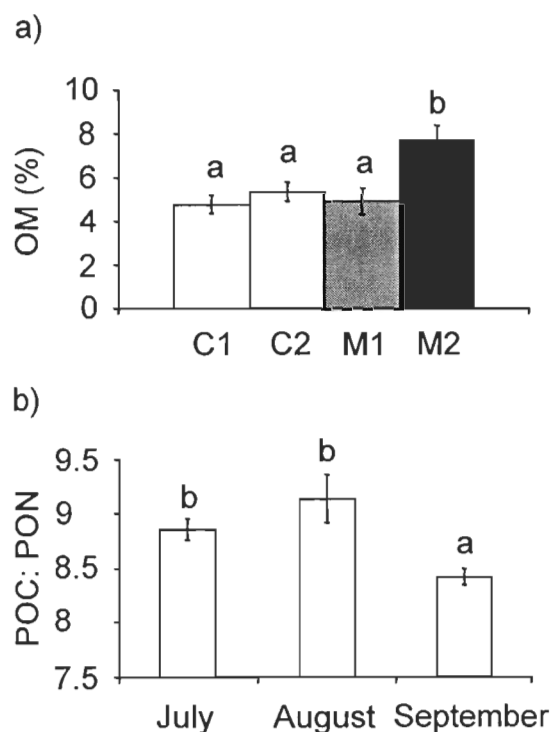


Figure 10: Mean (\pm SE) sediment organic matter content (a) observed in different sites (C1: Control 1, C2: Control 2, M1: 1-yr-old mussel and M2: 2-yr-old mussel), and (b) POC: PON ratio calculated for the three experimental dates (July, August and September) in GE. Different letters indicate significant differences between treatments (in a) or dates (in b)

According to the ANOVAs (Table 3), the POC:PON varied significantly among dates. The mean POC:PON ratios were significantly higher in July and August than in September (Figure 10b).

2.3.3 Macrofauna community

There was no difference among treatments, but date was a significant source of variation for total macrofauna biomass (Table 3). The mean total macrofauna biomass was almost 5 times higher in September than in July and August (Figure 11a).

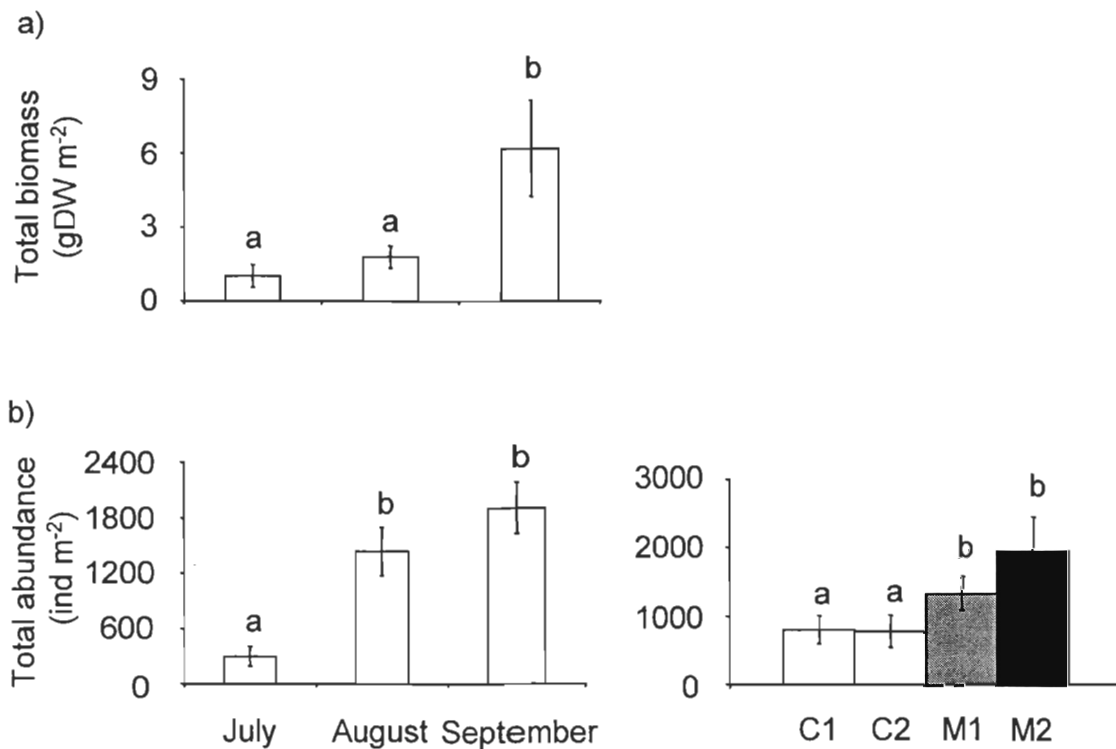


Figure 11: Mean (\pm SE) total macrofauna biomass (a) and abundance (b) observed on the three experimental dates (July, August and September; left) and in different sites (C1: Control 1, C2: Control 2, M1: 1-yr-old mussel and M2: 2-yr-old mussel; right) in GE. Different letters indicate significant differences between dates (in a and b) or treatments (in a)

In contrast, treatment and date were significant sources of variation for total macrofaunal abundance (Table 3): abundance was 2 times higher at the mussel sites (M1 and M2) than at the control sites (C1 and C2; Figure 11b). The mean total macrofaunal abundance increased between July and August at each site (Figure 11b).

2.3.4 Biogeochemical fluxes

Oxygen fluxes were always negative during this study, highlighting oxygen consumption at the water-sediment interface. There were no significant differences among the treatments, but date was a significant source of variation for oxygen consumption (Table 4). The mean oxygen consumption was about 3 times higher in September than in July and August (SNK; Figure 12).

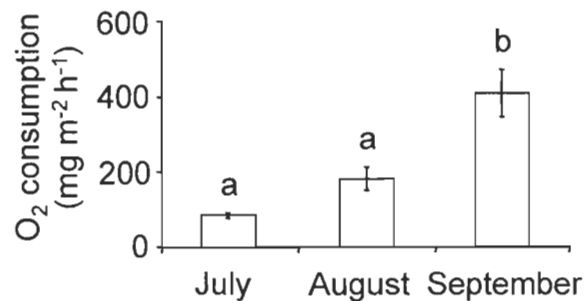


Figure 12: Mean (\pm SE) oxygen consumption measured at the three experimental dates (July, August and September) in GE. Different letters indicate significant difference between dates

Table 4: Results of the analyses of variance (ANOVAs) testing the effect of treatment (TR: C1, C2, M1, M2), date (Da: July, August, September) and their interaction (TR x Da) on oxygen (O₂) and nutrient fluxes (silicate: Si(OH)₄, ammonium: NH₄; phosphate: PO₄, nitrate: NO₃, nitrite: NO₂). Note that ammonium fluxes were not measured in July (***: p < 0.001, **: p < 0.01, *: p < 0.05)

Fluxes	Variation source	df	MS	F	
O ₂	TR	3	301.41	0.01	
	Da	2	329768.05	12.93	***
	TR x Da	6	4872.11	0.19	
	Error	24	25495.57		
Si(OH) ₄	TR	3	314099.35	35.82	***
	Da	2	35386.16	4.04	*
	TR x Da	6	39377.52	4.49	**
	Error	24	8768.4		
NH ₄	TR	3	60844.11	43.29	***
	Da	1	23557.43	16.76	***
	TR x Da	3	9794.15	6.97	**
	Error	16	1405.46		
^a PO ₄	TR	3	3.12	6.2	**
	Da	2	2.98	5.9	**
	TR x Da	6	1.01	2.01	
	Error	24	0.5		
NO ₃	TR	3	1.44	0.69	
	Da	2	5.01	2.41	
	TR x Da	6	3.33	1.6	
	Error	24	2.08		
NO ₂	TR	3	4.91	14.36	***
	Da	2	0.43	1.25	
	TR x Da	6	0.11	0.34	
	Error	24	0.34		

^aln(x+1)

Silicate fluxes were the highest nutrient flux recorded in this study, reaching 867.58 $\mu\text{mol (SiOH)}_4 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$. The interaction of treatment and date was a significant source of variation for silicate fluxes (ANOVA; Table 4). Silicate fluxes measured at the water-sediment interface of M2 were significantly greater than the fluxes measured at control sites (C1 and C2) and at M1 for all dates (Figure 13a). The maximum mean silicate flux observed at M2 was in August and was almost 8 times greater than the mean silicate flux observed in C1, C2 and M1. No significant temporal variation was observed at M1, C1 and C2 whereas silicate fluxes in M2 increased significantly from July to August and decreased from August to September (SNK; Figure 13a).

Ammonium fluxes were the second highest nutrient flux measured in this study (up to 448.83 $\mu\text{mol NH}_4 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$). As for silicate fluxes, the interaction of treatment and date was a significant source of variation for ammonium fluxes (Table 4). According to *a posteriori* test results, ammonium fluxes measured at the water-sediment interface at M2 were significantly greater than the fluxes measured at C1, C2 and M1 in August and in September (Figure 13b). Ammonium fluxes measured at M2 were highest in August and were more than 5 times greater than ammonium fluxes measured at C1, C2 and M1 at the same date. Ammonium fluxes did not vary temporally in C1, C2 and M1 whereas they decreased from August to September in M2 (Figure 13b).

Phosphate fluxes ranged from 0.42 to 128.48 $\mu\text{mol PO}_4 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$. Date was a significant source of variation (Table 4). The mean phosphate fluxes measured in July and August were almost 3 times greater than in September (Figure 13c).

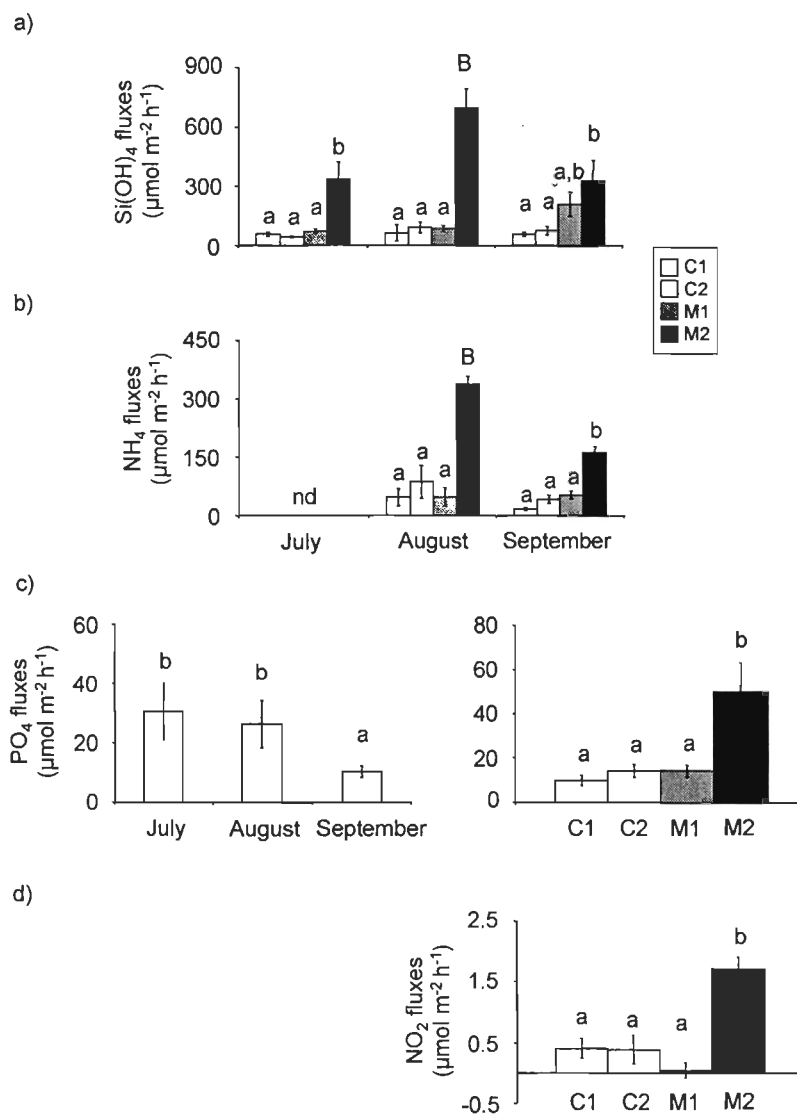


Figure 13: Mean (\pm SE) benthic silicate (a), ammonium (b), phosphate (c) and nitrite (d) fluxes represented according to their significant source of variation: sites (C1: Control 1, C2: Control 2, M1: 1-yr-old mussel and M2: 2-yr-old mussel) in GE, dates (July, August, September) or interaction of both factors. nd = no data. Different letters indicate significant differences between treatments (c right, d) on a given date (a, b) or between dates (c left). Capital letters indicate significant differences between dates for a given treatment (a)

Treatment was also a source of variation (Table 4): the mean phosphate fluxes were significantly higher at M2, with values 4 times greater than at the other sites for all dates (Figure 13c).

Nitrate fluxes were low during this study, ranging from -8.25 to $4.52 \mu\text{mol NO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$. No pattern was observed for nitrate fluxes (no significant source of variation; Table 4). Nitrite fluxes were also low (-0.43 to $2.44 \mu\text{mol NO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$), but, in contrast to nitrate fluxes, significant difference was observed among treatments (Table 4). Indeed, the mean nitrite fluxes were on average 6 times greater in M2 than in C1, C2 and M1 (Figure 13d).

2.3.5 Nutrient ratios

The interaction between treatment and time was significant for Si/P and N/P ratios (Table 5). For both ratios, no significant difference was observed between the initial ratios (T_0) measured at the different sites, whereas the final ratios (T_{3h}) measured at M2 were greater than the values calculated at C1, C2 and M1 (Figure 14). Final Si/P ratios at M2 were about 1.7 times greater than the initial ratios (Figure 14a), whereas final N/P ratios were 3 times greater than initial values (Figure 14b). Time was a significant source of variation for Si/N ratios (Table 5). The mean of the initial Si/N ratios was significantly greater than the mean of final ratios.

Table 5: Results of the analyses of variance (ANOVAs) testing the effect of treatment (TR: C1, C2, M1, M2), date (Da: July, August, September), incubation time (Ti: T₀, T_{3h}) and their interactions on Si/P, Si/N and N/P ratios. Note that Si/N and N/P ratios were not calculated in July (***: $p < 0.001$, **: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$)

Ratios	Variation source	df	MS	F	
Si/P	TR	3	4.8791	5.35	**
	Da	2	47.6704	52.3	***
	Ti	1	22.4821	24.66	***
	TR x Da	6	4.5118	4.95	***
	TR x Ti	3	6.8044	7.46	***
	Da x Ti	2	5.3111	5.83	**
	TR x Da x	6	0.9368	1.03	
	Error	48	0.9116		
N/P	TR	3	1.3858	2.8	
	Da	1	0.4218	0.85	
	Ti	1	12.7486	25.79	***
	TR x Da	3	1.7232	3.49	*
	TR x Ti	3	2.7212	5.51	**
	Da x Ti	1	0.0009	< 0.01	
	TR x Da x	3	0.1844	0.37	
	Error	32	0.4943		
^a Si/N	TR	3	0.3927	2.2	
	Da	1	0.0591	0.33	
	Ti	1	1.2162	6.81	*
	TR x Da	3	0.1775	0.99	
	TR x Ti	3	0.2762	1.55	
	Da x Ti	1	0.1858	1.04	
	TR x Da x	3	0.0281	0.16	
	Error	32	0.1786		

^a(x + 1)²

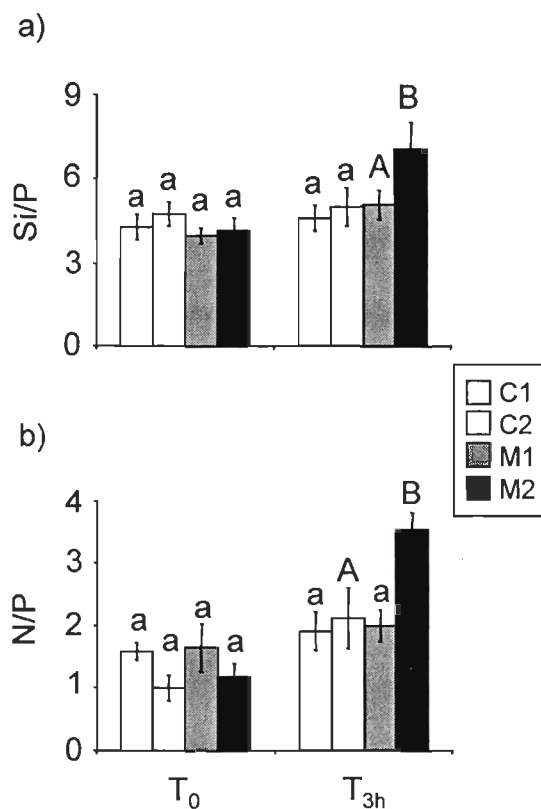


Figure 14: Mean (\pm SE) values of Si/P (a) and N/P (b) ratios calculated in the different sites (C1, C2, M1 and M2) in GE at the beginning (T₀) and at the end (T_{3h}) of the incubations. Different letters indicate significant differences between treatments at a given time. Capital letters illustrate significant differences between times for a given treatment

2.4 Discussion

2.4.1 Influence of suspended mussel long lines

Bottom-water temperature, salinity and oxygen concentration were similar in all experimental sites. The mean oxygen concentration measured at the water-sediment

interface (7.6 to 9.1 mg L⁻¹) during the chamber experiments indicated normoxic conditions since hypoxia occurs at ca. 6 mg L⁻¹ (Gray et al., 2002). Mussel farms did not induce oxygen depletion in bottom waters leading to anoxia in Grande-Entrée lagoon, as it has been observed in oyster farms in France (Deslous-Paoli et al., 1998; Thouzeau et al., in press). However, organic matter content in surface and subsurface sediments was greater at M2 than at the other sites. As in many shellfish farms (Dahlbäck and Gunnarsson, 1981; Mattsson and Lindén, 1983; Stenton-Dozey et al., 2001), mussel lines in GE (M2) induced sediment organic matter enrichment. The latter originates from biodeposition activities that enhance sedimentation rates (Hatcher et al., 1994, Cranford et al., 2003). Indeed, sedimentation rates observed under 2-yr-old mussel lines were almost twice as high as those observed in control sites in GE (mean of 34.8 g DW m⁻² d⁻¹ at M2 vs. 16.8 g DW m⁻² d⁻¹ at control sites in July 2003; Callier et al., 2006). In contrast, no significant sediment organic matter enrichment was observed at M1 compared to control sites during the summer period. It is possible that lower biomass of 1-yr-old mussels compared to that of 2-yr-old mussels was insufficient to induce organic enrichment, as suggested by some authors (Miron et al., 2005).

Shellfish biodeposits could affect the quality of particulate organic matter available for benthic organisms (Grenz et al., 1990; La Rosa et al., 2001b). The ratio of particulate organic carbon to particulate organic nitrogen (POC:PON) has been used as a proxy for organic matter quality (Nickell et al., 2003). Since nitrogen is degraded more rapidly than carbon, low ratios indicate labile organic matter whereas high values signify refractory organic matter (Nickell et al., 2003). POC:PON ratios between 4 and 8 correspond to

phytoplankton, faecal pellets and other easily degraded material of high nutritional value, whereas ratios larger than 10 characterize detritus, sediment or other mineralized material of low nutritional value (Kautsky and Evans, 1987). In GE, POC:PON ratios between 8.4 and 9.1 observed during this study would indicate fresh or slightly degraded material. No significant difference was observed between the POC:PON ratios measured in the first 2 cm of sediment in mussel sites and in control sites, similar to what Hatcher et al. (1994) observed at a suspended mussel farm in Upper South Cove, Nova Scotia, Canada. The measurement of POC:PON ratios in the superficial (*e.g.* 0.5 cm) layer of the sediment could be a better indicator of mussel farm influence than measurements in the top 2 cm, since most of the particulate carbon and nitrogen that sink to the bottom may not be incorporated into the sediment (Hatcher et al., 1994) and could be rapidly degraded by benthic community.

Following the Pearson and Rosenberg model (1978), or more recent derived models (Nilsson and Rosenberg, 2000; Gray et al., 2002), high organic matter enrichment caused by biodeposition could result in the disappearance of large-sized animals (*e.g.* echinoderms; Mattsson and Lindén, 1983), in biomass decrease (Mazouni et al., 1996; Stenton-Dozey et al., 2001), and in the proliferation of small-sized opportunistic species (Mattsson and Lindén, 1983; Christensen et al., 2003; Hartstein and Rowden, 2004). While 2-year-old mussel lines induced sediment organic matter enrichment in GE, no significant difference was observed in the macrofauna biomass between M2 and the control sites. However, macrofaunal abundances in mussel sites (M1 and M2) were greater than in control sites. The last results signify that individual mass was lower in mussel sites than in control sites,

thus indicating an increase in organisms of smaller size in mussel sites. Callier et al. (2006) observed that benthic communities were dominated by small-sized opportunistic species in mussel sites in GE. These results indicate benthic habitat degradation in mussel culture.

The measurement of oxygen consumption in the overlying water of undisturbed sediments is a rapid and sensitive index of benthic community metabolism (Hargrave, 1969a). Sediment organic matter enrichment is known to stimulate biological activity, thus increasing oxygen demand at the water-sediment interface (Pearson and Rosenberg, 1978). Indeed, oxygen consumption rates measured under aquaculture structures are often greater than those measured outside the farms (Hargrave et al., 1993, Mazouni et al., 1996, Christensen et al., 2003). Even though organic enrichment and increased macrofaunal abundance were observed in M2, no significant difference was observed for oxygen consumption between mussel and control sites in GE. According to Grant et al. (1995) and Stenton-Dozey et al. (2001) and contrary to the statement by Hargrave (1969a), oxygen consumption is not a sensitive indicator of the impact of mussel culture on the benthic system since it is affected by many factors. Sediment oxygen demand is driven by the respiration of benthic organisms and by the microbial-mediated oxidation of organic matter and reduced inorganic metabolites (Nickell et al., 2003). The relative proportions of each of these processes could be different between mussel and control sites. Further characterization of aerobic and anaerobic metabolisms using asphyxiation techniques (Van Der Loeff et al., 1984) could help to better understand the processes driving oxygen consumption at the water-sediment interface in GE.

In GE, as in other shellfish farms (Hatcher et al., 1994; Stenton-Dozey et al., 2001; Christensen et al., 2003), increased sedimentation rates and organic enrichment observed in culture site induced increased nutrient fluxes compared to the other sites. Indeed, silicate, ammonium, phosphate and nitrite releases were 4 to 8 times greater in M2. In our study, silicate releases in GE were the largest followed by ammonium, phosphate, nitrate and nitrite releases, as Baudinet et al. (1990) and Grenz et al. (1992) already observed in mussel and oyster farms, respectively. The large silicate fluxes observed at M2 could originate from the dissolution of biogenic silica trapped in mussel biodeposits accumulated at the water-sediment interface (Lerat et al., 1990). Mussel biodeposits are composed of large-sized diatom cells and chain forms (pseudofaeces) or frustules of small-sized diatom cells and chains forms (faeces; Navarro and Thompson, 1997). Diatom tests are made of biogenic silica (Balzer et al., 1983), which could explain the pattern observed in our study. The large ammonium and phosphate fluxes observed at M2 could originate from the degradation of faeces, pseudofaeces and animal tissues accumulated in sediment, since bivalve biodeposits are usually considered to be an important source of nitrogen (Kautsky and Evans, 1987) and phosphorus (Sornin et al., 1986). Organic matter degradation with nitrification-denitrification processes induces nitrate-nitrite releases at the water-sediment interface. Nitrification occurs in the upper aerated sediments and denitrification in the deeper anoxic zone (Jenkins and Kemp, 1984). Increased reductive processes (denitrification and dissimilative reduction of nitrate into ammonium) have often been noted in shellfish farms (Christensen et al., 2003). In GE, the high nitrite fluxes at M2 could be due to these reductive processes. Overall, the high nutrient fluxes observed at M2

highlight the direct influence of mussel biodeposition on the benthic environment. In contrast, biodeposition at M1 may not be high enough to increase benthic nutrient releases.

Under oyster lines in Thau lagoon (France), Thouzeau et al. (in press) showed that bivalve biodeposition could favour biogenic silica, organic nitrogen and phosphorus retention at the water-sediment interface. High mineralization rates of biodeposits do accelerate nutrient turnover by massive releases of nutrients at the water-sediment interface, which in turn can modify the nutrient budgets around farms (Baudinet et al., 1990; Thouzeau et al., in press). The ecological importance of nutrient regeneration is the lessening of nutrient limitation for phytoplankton, which could result in increased primary production and turnover (Smaal, 1991). However, disequilibria in nutrient release kinetics can change the original nutrient ratios and the specific composition of phytoplankton communities (Baudinet et al., 1990). According to Redfield's theories (1963), normal nutrient ratios for phytoplankton growth are 16:16:1 for Si:N:P, respectively. Any variation of these ratios results in nutrient limitation. In Grande-Entrée lagoon, initial N/P ratios were < 16, indicating potential nitrogen limitation for phytoplankton production as previously mentioned by Souchu et al. (1991). In the same way, low Si/P ratios (< 16) would mean that silicate was limiting in GE. However, these potential limitations could originate from greater phosphate releases compared to nitrogen and silicate releases at the experimental sites. Phosphate release would be enhanced by the dissolution of ferric oxides and hydroxides in reduced conditions (Balzer et al., 1983; Mazouni et al., 1996). Indeed, low redox values were recorded in the first centimetre of sediment in August 2003 (-67 to -141 Eh mV depending on site; M. Callier unpublished data), which indicates hypoxic conditions

(Wildish et al., 1999)⁴. By increasing N and Si releases, mussel-biodeposit remineralization in the 2-yr-old mussel sites induced an increase in the Si/N and N/P ratios, which could reduce the potential nitrogen and silica limitation in the overlaying water of this oligotrophic lagoon.

2.4.2 Summer variability

Sediment organic matter content is partly linked to temporal variations of sedimentation rates (decay of phytoplankton blooms, faeces and pseudofaeces sedimentation) and mussel drop-off. During the summer, the succession of phytoplankton blooms (Roy et al., 1991) and mass mortality events (Myrand and Gaudreault, 1995) are well known in GE; both phenomena can induce summer variations in organic matter inputs to the sediment. Nevertheless, no variation in organic matter content was observed in the first 2 cm of sediment between July, August and September 2003. This indicates that either organic matter accumulations in the surface layer (small-sized particles) were high enough to be recorded in the top sediments, or organic matter degradation was fast. In addition, the spatial variability (aggregated distribution) of mussel drop-offs could induce variability of organic matter within treatments that led to non-significant temporal variations in sediment organic content at M2.

⁴ According to other authors, as Bjørn Sundby (pers. com.), sediment is oxic or anoxic but never hypoxic. They do not agree with the classification established by Wildish *et al.*; sediment must be described by the thickness of the oxic layer. In GE, the thickness of the oxic layer was low and less than 1 cm

The POC:PON ratios measured in the first 2 cm of sediment decreased slightly between July-August and September. Organic matter would be more degraded in July-August than in September; this could be partly explained by the variations in temperature. Indeed, in parallel, silica, ammonium and phosphate fluxes varied over the three months at 2-yr-old mussel site. Maximum ammonium and phosphate releases in July and August would be linked to the high water temperatures in early summer. Indeed, high water temperature and organic matter enrichment from M2 could stimulate bacterial proliferation (La Rosa et al., 2001a, b; Lomstein et al., 2006) and favour organic matter mineralization that induced greater nutrient releases. The decreasing water temperature in September would be responsible for decreasing metabolic activities and lower ammonium and phosphate releases. The highest ammonium fluxes observed in August could also result from the degradation of large numbers of decaying mussels (Balzer et al., 1983; Lomstein et al., 2006) resulting from mass mortality events. In addition, lower oxygen concentration in overlying water in August compared to September would have favoured ammonium and phosphate releases (Balzer et al., 1983; Mazouni et al., 1996; Lomstein et al., 2006). Dissolution of biogenic silica is also positively related to temperature (Lerat et al., 1990), which could explain the high silica releases observed in August. However, biogenic silica (BSi) dissolution is a long-time process (Baudinet et al., 1990) while ammonium and phosphate fluxes originate mainly from the rapid degradation of fresh organic material by macrofauna and bacteria. The slow dissolution of BSi accumulating in the sediment could explain the lower releases observed in July (though water temperature was high), compared with August. In contrast to silicate, ammonium and phosphate fluxes, no temporal variation

was observed for nitrite and nitrate fluxes in the lagoon. Nitrite and nitrate regenerations were not correlated with temperature, in agreement with observations by Mazouni et al. (1996).

Oxygen consumption increased from July-August to September. Though water temperature and oxygen consumption are often positively correlated (Hargrave, 1969a; Pearson and Rosenberg, 1978; Hatcher et al., 1994), oxygen consumption in this study increased whereas temperature decreased. Since oxygen consumption depends on the benthic community biomass (Mazouni et al., 1996) and abundance (Nickell et al., 2003), a parallel could be drawn between the increases in oxygen consumption and benthos biomass/abundance which originated from recruited organisms. Nevertheless, oxygen consumptions in GE (from 133 mg O₂ m⁻² h⁻¹ in July-August to 408 mg O₂ m⁻² h⁻¹ in September) are high in comparison with previously reported values under mussel cultures in Canada (*e.g.* 48 mg m⁻² h⁻¹: Hatcher et al., 1994) and in France (*e.g.* 64 mg m⁻² h⁻¹: Baudinet et al., 1990). The GE values correspond to oxygen demands measured under salmon cages in the Bay of Fundy (132 mg m⁻² h⁻¹: Hargrave et al., 1993) and in the Loch Creran (579 mg m⁻² h⁻¹: Nickell et al., 2003). In contrast, the mean macrofauna biomasses observed in GE (1.56 in July, 1.75 in August and 4.75 g DW m⁻² in September) were very low and corresponded to values observed under oyster lines in the Thau lagoon during an anoxic event (Mazouni et al., 1996) or in areas impacted by mussel lines in South Africa (< 5 g DW m⁻² in mussel site vs. 20 to 60 g DW m⁻² in control sites: Stenton-Dozey et al., 2001). Respiration by the low macrofaunal biomass in GE cannot explain the high oxygen consumption rates recorded. Hargrave et al. (1993) related the high oxygen uptake under

salmon cages with sediment sulfide accumulation and not with water temperature. In GE, reduced sediment could promote sulfate reduction (Cranford et al., 2003) and lead to sulfide accumulation in surface sediments (Dahlbäck and Gunnarsson, 1981). Indeed, high sulfide concentrations were observed in the first centimetre of sediment in August 2003 (mean of 1747 to 2407 $\mu\text{M L}^{-1}$ depending on site; M. Callier unpublished data) and characterized hypoxic sediment (Wildish et al., 1999). Oxygen uptake should be driven by oxidation of these reduced metabolites⁵. The production of hydrogen sulfide and the hypoxic conditions, which are toxic for macrofauna (Hargrave et al., 1993; Gray et al., 2002; Miron et al., 2005), would explain the low macrobenthic biomass and the occurrence of small-sized individuals. The increased oxygen demand would originate partly from the respiration of newly recruited organisms, and mainly from the oxidation of sulfides accumulated during the summer. Sulfide oxidation would be favoured by irrigation activities of small-sized organisms (Nickell et al., 2003).

As we expected, the 2-yr-old suspended mussel lines had a greater influence on the benthic environment than 1-yr-old mussel lines in Grande-Entrée lagoon. Indeed, the 2-yr-old mussel lines induced local organic enrichment and increased benthic nutrient fluxes whereas the 1-yr-old mussel lines did not. In the oligotrophic GE, the benthic area beneath the 2-yr-old mussel lines acts as source of nutrients (particularly of nitrogen and silica) in

⁵ In August, white mats of bacteria were observed in M2 site. These bacteria were probably sulphur-oxidizers as *Beggiatoa* sp.

the summer, whose magnitude varies according to bottom-water and sediment characteristics. This source could induce summer variations in the nutrient standing stocks and ratios in overlying waters. In contrast, the 1-yr-old mussel lines seemed not to influence nutrient cycling. The results of this study highlight the importance to dissociate the influence of various ages of culture devices in the carrying capacity models of marine ecosystems exhibiting several-yr-grow-up bivalve cultures.

It is likely that control sites were affected by organic load when considering the low macrofaunal biomass, high oxygen demand (this study), low redox, high sulfide concentration and the presence of opportunistic species (M. Callier unpublished data.) in sediment. Benthic metabolism in GE could be mainly driven by the microbial-mediated oxidation of organic matter and reduced inorganic metabolites. Reduced conditions in the sediment could be natural in GE, since the sediment of some deep zones was already described as "black, soft, and stinking" in 1982 that is before aquaculture development (Poirier and Myrand, 1982). In 1982, the maximum depth in GE was 10 m (Poirier and Myrand, 1982) compared to 7.2 m in 2003 (YSI data recording, this study). Mussel biodeposits could have accumulated in sediment of the deeper zones since 1985 and explain partly this silting. This continuous biodeposit accumulation could have progressively brought about the degradation of the benthic environment in the deeper zones of the lagoon.

CHAPITRE 2

INFLUENCE OF SUSPENDED MUSSEL LINES ON THE BIOGEOCHEMICAL FLUXES IN ADJACENT WATER IN THE ÎLES-DE-LA-MADELEINE (QUEBEC, CANADA)

Marion Richard, Philippe Archambault, Gérard Thouzeau, Gaston Desrosiers

Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences (CJFAS), 63, 1198-1213

RÉSUMÉ

Des flux d'oxygène et de nutriments ont été mesurés à l'aide d'enceintes de 80 litres contenant de l'eau, des moules de 1 ou 2 ans, ou des sections de filières de 1 ou 2 ans (moules + complexe faune associée-matière organique : AFOM) en août et en septembre 2003 aux Îles-de-la-Madeleine. Les filières agissent comme une source de nutriments et comme un puit d'oxygène dans l'eau adjacente. L'importance des flux à l'interface de la filière dépend du nutriments ($\text{NH}_4 \gg \text{Si}(\text{OH})_4, \text{PO}_4 > \text{NO}_3 > \text{NO}_2$). Le métabolisme des moules contribue majoritairement à la consommation d'oxygène et aux flux d'ammonium et de phosphate. L'influence des moules est plus importante en période de stress. Le complexe AFOM contribue principalement aux flux de nitrate, de nitrite et de silicate. Ces flux proviennent probablement d'avantage de la dégradation de la matière organique que du métabolisme de la faune associée. L'influence du complexe AFOM dépend de sa composition et donc du temps d'immersion des lignes. Grâce à leur production d'ammonium, les filières de moules pourraient être un facteur de réduction de la limitation en azote du milieu. Les filières de moules devraient être intégrées comme une nouvelle interface d'échanges biogéochimiques dans les études de capacité de charges.

ABSTRACT

Oxygen consumption and nutrient fluxes were measured in 80-L enclosures containing water, one- or two-year-old mussels, or one- or two-year-old line sections (mussels + associated fauna–organic matter complex: AFOM) in August and September 2003 in the Îles-de-la-Madeleine. Mussel lines acted as nutrient sources and oxygen sinks in adjacent water. The magnitude of fluxes at the mussel line interface depended on the nutrient ($\text{NH}_4 \gg \text{Si}(\text{OH})_4, \text{PO}_4 > \text{NO}_3 > \text{NO}_2$). Mussel metabolism contributed greatly to oxygen consumption and ammonium and phosphate releases. Mussel influence was greater in stressful periods. The AFOM complex mainly contributed to nitrate, nitrite and silicate fluxes. These fluxes could originate from organic matter degradation rather than associated fauna metabolism. The influence of AFOM depended on its composition and thus on line immersion time. Mussel lines by ammonia releases could be a factor of reduction of nitrogen limitation in the water column. Mussel line should be integrated as a new interface of biogeochemical exchanges in environmental carrying capacity studies.

3.1 Introduction

Natural, cultivated or invasive bivalve populations can play a predominant role in nutrient turnover (Murphy and Kremer, 1985; Dame and Libes, 1993; Dankers and Zuidema, 1995) and strongly modify the functioning of shallow coastal ecosystems (Cloern, 2001; Chauvaud et al., 2003). In case of suspended bivalve cultures, studies have focussed more on the influence of bivalve biodeposition on biogeochemical fluxes at the water-sediment interface (Baudinet et al., 1990; Hatcher et al., 1994; Christensen et al., 2003) than on the effect of the bivalve culture devices on biogeochemical fluxes in the water column (Mazouni et al., 1998; LeBlanc et al., 2003; Mazouni, 2004). Nevertheless, in agreement with Mazouni et al. (1998, 2001), it is possible that suspended aquaculture structures can act as a new interface for solute exchanges by macrofauna (bivalves + epibionts) metabolism and by the mineralization of organic matter trapped between shells. This new interface could play a central role in nutrient recycling. In addition to the influence of mussel lines on nutrient pools, various nutrient releases can change the nutrient ratios in water (Redfield et al., 1963) and enhance the probability of modifying phytoplankton species composition (Smayda, 1990).

Blue mussels (*Mytilus edulis* Linneus) have been cultivated on suspended long lines since the 1980s in Grande-Entrée lagoon, Îles-de-la-Madeleine (Québec, Canada, 47° 37' N, 61° 31' W). Commercial size is obtained after 18 months of culture. Thus, two-year-old and one-year-old mussel lines are deployed in the farm. The principal aim of this study was to test the influence of these two types of mussel lines on oxygen and nutrient (ammonium, phosphate, nitrate, nitrite and silicate) fluxes in surrounding waters and to evaluate the

relative contributions of mussels and of the associated fauna–organic matter complex (hereafter AFOM) on biogeochemical fluxes during the summer (ice-free period) which is the productive season and when suspended mussel line influence on biogeochemical fluxes was probably greater. Since, the magnitude of the mussel line influence probably depends on various factors related to macrofauna metabolism and organic matter mineralization, such as the water temperature, mussel condition and AFOM composition; experiments were carried out during two contrasted periods: (i) in August, when water temperature is high and mass mussel mortality events are regularly observed in the Îles-de-la-Madeleine (Tremblay et al., 1998), and (ii) in September, when temperature is lower, when mussel condition and the associated fauna biomass are probably greater.

More specifically, three hypotheses were tested: (i) mussel metabolism contributes to biogeochemical fluxes and its influence depends on water temperature and mussel stress, (ii) the AFOM complex also contributes to biogeochemical fluxes and its influence depends on its composition and thus on mussel line immersion time, and (iii) mussel lines have a significant influence on nutrient pools and ratios. The results of this study should help us to highlight the necessity to integrate the total influence of this new suspended interface on biogeochemical cycle in benthic-pelagic coupling in future environmental carrying capacity studies.

3.2 Materials and methods

3.2.1 Experimental system

Tank experiments were performed using the facilities of the MAPAQ (Ministère de l'Agriculture de la Pêche et de l'Alimentation du Québec, Îles-de-la-Madeleine). The tank (length: 180 cm, width: 110 cm, height: 64 cm) was filled with unfiltered seawater to avoid disturbance in organism metabolism and biogeochemical fluxes in the incubation chambers (*e.g.* metabolic stress due to starvation; Hatcher et al., 1997). Two benthic chambers (see Introduction and Figure 7; Boucher and Boucher-Rodoni, 1988; Boucher and Clavier, 1990; Thouzeau et al., in press) were placed in the tank's circulating water to avoid water warming during the experiments. Water warming is known to modify biogeochemical fluxes, *e.g.* , by increasing the oxygen consumption of benthic communities (Hargrave, 1969a; Grant et al., 1991; Nakamura, 2003). The original opened-bottom benthic chambers were modified for this study and will be referred to hereafter as the "Aquamoule". The Aquamoule is a closed chamber made of opaque polyacrylate that is 50 cm in diameter and 80 L in volume. This large volume allowed us to evaluate the influence of large mussel biomasses (up to 500 g dry weight of mussels) on the biogeochemical fluxes in water without provoking confinement (see incubation protocol) and thus decreasing the small-scale fluxes variability within treatments. Opaque chambers were used to prevent photosynthesis activity. Thus, only the processes linked to respiration activity of the whole community were studied (Hargrave, 1969a; Boucher and Clavier, 1990; Plante-Cuny et al., 1998).

3.2.2 Experimental design

In summer 2003, two sets of experiments were performed. The experiments were carried out (i) between 5 and 11 August (hereafter August) when temperature was high, mussels were in poor conditions (Tremblay et al., 1998) and when dead and dying mussels were observed in situ in suspended mussel line, and (ii) between 31 August and 2 September (hereafter September) when temperature was lower, mussel was probably in better condition and when mussel spat recruitment was observed.

Two types of suspended mussel lines were randomly collected by SCUBA divers in the mussel farm of the Grande-Entrée lagoon. The differences between both lines were: (i) mussel age: one-year-old mussels were 13 and 14-month-old in August and September, respectively, whereas two-year-old mussels were 25 and 26-month-old; and (ii) line deployment in the water column: one-yr-old mussel lines were deployed vertically (traditional line) whereas two-yr-old mussel lines were deployed in loops (continuous sleeve) along a horizontal axis. Both structures were deployed on ca. 2 meter height in the water column.

Mussel line handling was performed carefully to avoid the loss of the associated fauna and organic matter trapped between the mussel shells. Dying and dead mussels observed in August were not removed before the experiments to preserve the original composition of the lines. Lines were cut into 12 sections of 20-25 centimetres in length. Twelve sections of each type of line were randomly kept along mussel line to integrate the vertical variability of line composition (mussels, associated fauna and organic matter amount) on the whole measures.

Six sections of one- and two-year-old mussel lines were cleaned of associated fauna and sediment to keep only mussels (referred to hereafter as M1 and M2). The six others sections were replicates of the original one- (L1) or two- (L2) year-old lines. These sections were not cleaned and corresponded to the whole assemblage of a mussel line (mussels + associated fauna + organic matter mats). The last treatment (control) consisted of water from the lagoon (referred to hereafter as W; 6 replicates). A total of 60 incubations were performed during this study.

3.2.3 Incubation protocol

The Aquamoules could contain water (W), one- or two-year-old mussels (M1, M2), or one- or two-year-old mussel line sections (L1, L2). The treatment inside the chambers was chosen randomly each time to integrate variability due to changing experimental conditions (*e.g.* possible water temperature variations during a day) within each treatment to test exclusively effect of treatment on biogeochemical fluxes. Two independent Aquamoules were used at the same time. The incubation time was selected to be 1h30 after a pilot study was conducted to identify the ideal incubation time allowing ammonium fluxes to be measured and final oxygen concentrations no more than 20% below the initial oxygen concentrations. The aim was to prevent hypoxic conditions to develop, which could modify bivalve metabolism (Mazouni et al., 1998). The short incubation time also prevented mussel starvation since the latter would occur 24h later after the guts are completely empty (Khalil, 1994). Moreover, starvation is known to modify bivalve

metabolism only after several days (Bayne and Scullard, 1977; Khalil, 1994). During the experiments, no modification of mussel metabolic activity was thus presumed.

3.2.4 Physico-chemical measurements and sample collections

Each Aquamoule was linked to a submersible pump and YSI 6600 probe. Adjustable submersible pumps connected to waterproof batteries provided homogenization of the water inside the enclosures without noticeable particulate matter resuspension. Water flow in each enclosure was adjusted to 2 L min^{-1} , allowing stable measurements to be recorded by the probes (Thouzeau et al., in press). The YSI probes recorded oxygen concentration ($\text{mg L}^{-1} \pm 0.01$), temperature ($^{\circ}\text{C} \pm 0.01$) and salinity (± 0.01) in the chambers each minute. This monitoring allowed us to check if there was any change in the experimental conditions that could modify the biogeochemical processes in the enclosures (*e.g.* an increase in water temperature).

Water samples were collected using 60-mL syringes every 30 minutes (start, middle and end of incubation) for nutrient (ammonium, silicate, phosphate, nitrate and nitrite) analyses. Three syringes were filled at each sampling time to minimize the variability of measured nutrient concentrations. At the end of each incubation, each Aquamoule was emptied. Water contained in Aquamoule was removed from the tank to avoid modifying the reference water for the next experiment. Mussels or line sections were frozen at -20°C for biomass measurements in the laboratory. The faeces and pseudofaeces sedimented on bottom of the Aquamoule were collected and removed from the tank. Finally, for the

subsequent experiments, the Aquamoule were refilled with reference water contained in the tank which was from the adjacent lagoon.

3.2.5 Laboratory processing

Mussel and AFOM complex

Line sections were washed over a 0.5 mm sieve to separate mussels from the associated fauna. Mussels were counted and measured with a calliper (± 0.01 mm) in each replicate. The associated fauna was sorted, counted and identified to the genus level and separated into two groups and two subgroups which are infauna and epifauna, and sedentary and errant (Table 6). For counting purpose, epibionts ≤ 1 mm (*e.g.* mussel spat) were subsampled with a Folsom splitter (Van Guelpen et al., 1982). As, mussel spat settled after the installation of the commercial mussel lines and was not harvested later on, its influence on biogeochemical fluxes was considered with the one of the associated fauna and not with the one of commercial mussels.

The mussels and the associated fauna were dried separately at 60°C for 48 to 72 hours, weighed, and burned for 4h at 450°C to calculate the ash-free dry weight (AFDW) (Thouzeau et al., in press). Mussel AFDW (g) was measured to the nearest 0.1 g and the associated fauna AFDW (mg) to the nearest 0.01 mg with PG 5001-S and AG285 Mettler Toledo balances.

Since the extraction of organic matter from washing water and byssus fragments was not possible, the organic matter biomass could not be measured. The hypothetical contribution of processes linked to organic matter on biogeochemical fluxes would be

deduced by subtracting the associated fauna contribution to the total AFOM complex contribution.

Nutrient analyses

Ten millilitres per syringe were immediately sampled to measure ammonium concentration according to the OPA (orthophthaldialdehyde) method (Holmes et al., 1999) with an Aquafluor handheld TURNER designs fluorimeter. The remaining water samples were stored in three cryovials and frozen (-80°C) after filtering on 0.2 μm cellulose acetate Target syringe filters. Analyses for dissolved nitrate, nitrite, phosphate and silicate were performed on a II PAA II Brann and Luebbe Technicon auto-analyser according to Tréguer and Le Corre (1975).

3.2.6 Data standardisation

Whereas, the dry weight (with shells) of 2-yr-old mussels of 20-25 cm length line sections was greater than those of 1-yr-old mussels, ANOVA which tested the effect of treatment (M and L), age (1 and 2) and date (August and September) on ash free dry weight mussel biomass (AFDW) revealed that date was the only significant source of variation for mussel AFDW biomass ($p = 0.002$). Mussel biomass increased between August and September (49.43 ± 1.46 g AFDW in August vs. 56.99 ± 1.97 g AFDW in September). There was no significant ($p = 0.074$) difference in mussel biomass among treatments (M, L) allowing a good comparison of treatments for each age at each date. Gross data were reported to a standardised 50g AFDW mussel biomass since this biomass was nearly

equivalent to the mean mussel biomass (\pm SE) of 20-25 cm length sections (53.21 ± 1.33 g AFDW). Standardisation in biomass was preferred to standardisation in length, since the influence of mussel lines is more easily associated with mussel biomass (production) for modelling purposes than with culture line length.

Flux and Redfield ratio calculations

Oxygen and nutrient fluxes were determined from the slopes of the linear regressions established between concentration and incubation time. Fluxes were reported to the chamber volume and standardized to 50 g AFDW mussel biomass. Ammonium, nitrate and nitrite concentrations were summed to calculate total nitrogen concentrations for each treatment and date at the beginning (T0) and at the end (T1h30) of each incubation. Initial and final N/P, Si/N and Si/P ratios were calculated in atomic equivalents.

Mussel metabolic rates and condition index

To compare mussel metabolism within age and date, use of individual metabolic rate was preferred to metabolic rate expressed by g AFDW since per a given biomass, mean density of M1 was almost 3 times greater than those of M2. Individual mussel respiration and excretion (NH_4 and PO_4) rates of M1 and M2 were calculated from the ratios of oxygen, ammonium and phosphorus fluxes to mussel density of the corresponding replicate. Allometric relationships were ignored since only one mussel cohort was present on each mussel line. The stressful condition index, O/N ratio (Schlüter and Josefen, 1994; Hatcher et al., 1997; Tremblay et al., 1998), was calculated for each mussel treatment (M1,

M2) in atomic equivalents according to the formula: $O/N = (\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1}/16)/(\text{mg NH}_4 \text{ h}^{-1}/14)$ (Widdows and Johnson, 1998).

3.2.7 Statistical analyses

The mussel lines used for this study originated from two different suspended culture techniques (traditional line vs. continuous sleeves). This change in mussel culture technique had one consequence on the data interpretation: to avoid adding confounding factors because of the techniques used and the mussel age, we made no comparisons of the absolute values between the two types of lines. The fact that data were standardized to a mussel biomass led us to separately analyze the two sets of data (August and September).

Analyses of variance (ANOVAs) were performed to compare (i) oxygen consumption and nutrient fluxes among the three treatments (W, M, L) for each type of line (1 and 2) at each date (August and September) (Table 7); (ii) respiration, excretion (PO_4 and NH_4) rates and O/N ratios among the two mussel treatments (M1 and M2) and the two dates (Table 8); and (iii) nutrient ratios (N/P, Si/N and Si/P) among the five treatments (W, M1, M2, L1 and L2), two dates and two incubation times (T_0 and T_{1h30} ; Table 9). Cochran's Test was used to verify homogeneity of the variances (Underwood, 1997). When required, data were transformed to achieve homogeneity of variances (see Table 7 and Table 9). As more than one ANOVA was done for the same hypothesis, the p-values were adjusted with a Bonferroni's correction for each of the three models (see Table 7 - Table 9). When a source of variation was significant ($p < 0.05$), SNK pair-wise multiple comparison tests were carried out to identify the differences.

3.3 Results

3.3.1 Environmental conditions

According to the YSI measurements, the average salinity during the incubations was 30.5 ± 0.15 in August vs. 31.14 ± 0.1 in September. The mean water temperature in August ($19.33 \pm 0.83^\circ\text{C}$) was significantly higher than water temperature in September ($15.7 \pm 0.48^\circ\text{C}$). The mean (\pm SE) oxygen saturation in water was $90.4 \pm 1.6\%$ in August; it was significantly higher in September ($101.4 \pm 3.4\%$).

3.3.2 Associated fauna with mussels

The biomass (AFDW) of the associated fauna with 50 g AFDW of one-year-old mussels varied from 1.47 to 4.45 mg in August and from 22.71 to 135.24 mg in September (Table 6). In a standardized two-year-old mussel sample of 50 g AFDW, there was 5.60 to 26.87 mg of epibionts in August and 14.21 to 36.63 mg in September. The epibiont biomass in L1 made up 0.005% of the total biomass of macrofaunal organisms (epibionts + mussels) fixed on the mussel lines in August. This proportion was significantly higher in September (0.114%; Table 6). Accordingly, the percent biomass of the epibionts in L2 was significantly higher in September (0.05%) than in August (0.029%). The total abundance of the associated fauna in L1 was 235 in August and 11379 in September while in L2 it was 128 in August and 558 in September (Table 6). The specific composition of the associated fauna is reported in Table 6: a total of 12 genera were identified on the lines, which included both infaunal and epifaunal taxa.

Table 6: Macrofaunal community associated with one- and two-year-old mussel lines (L1 and L2) in August and September 2003

	L1		L2	
	August	September	August	September
Sedentary infauna				
Total biomass (mg)	0	0.05 ± 0.02	11.73 ± 3.1 ^a	13.67 ± 3.15 ^a
Abundance of each genus				
Polychaeta <i>Amphitrite</i>	0	0	22.64 ^b	24.06 ^b
Amphipoda <i>Corophium</i>	0.15	14.67	0.11	3.52
Total abundance	0.15 ± 0.15	14.67 ± 6.25	22.74 ± 3.06	27.58 ± 4.58
Total number of genera	0.17 ± 0.17	1	1.17 ± 0.17	2
Sedentary epifauna				
Total biomass (mg)	0.92 ± 0.14 ^a	55.71 ± 16.41 ^a	1.37 ± 0.36	6.18 ± 1.28
Abundance of each genus				
Anthozoa <i>Metridium</i>	0.18	3.13	0.12	4.29
Gastropoda <i>Crepidula</i>	8.42	12.98	1.39	3.86
Bivalva <i>Anomia</i>	0.17	0.18	1.73	0.63
Bivalva <i>Mytilus</i>	152.53 ^b	11 259.24 ^b	24.77 ^b	418.57 ^b
Cirripedia <i>Balanus</i>	0.48	0	0.79	1.26
Amphipoda <i>Caprella</i>	4.80	10.52	0.37	4.31
Total abundance	161.78 ± 36.25	11 275.23 ± 5069.34	28.80 ± 6.49	428.61 ± 65.46
Total number of genera	3.5 ± 0.22	4.17 ± 0.17	3.5 ± 0.43	4.67 ± 0.33
Errant epifauna				
Total biomass (mg)	1.35 ± 0.41	1.24 ± 0.32	1.38 ± 0.24	5.03 ± 0.62
Abundance of each genus				
Polychaeta <i>Harmathoe</i>	19.01 ^b	20.14 ^b	7.74 ^b	20.49 ^b
Gasteropoda <i>Odostomia</i>	0	0.74	0	5.64
Gasteropoda <i>Hydrobia</i>	0	0	0	2.12
Asteroida <i>Asterias</i>	0.29	6.27	2.03	14.95
Total abundance	19.3 ± 4.54	27.15 ± 4.75	9.78 ± 1.5	43.2 ± 2.95
Total number of genera	1.17 ± 0.17	2.67 ± 0.21	2 ± 0.26	3.83 ± 0.17
Total biomass of associated fauna (mg) ^c	2.28 ± 0.45	57 ± 16.35	14.48 ± 3.12	24.88 ± 3.29
Total abundance of associated fauna ^c	235.17 ± 39.69	11379.19 ± 5076.31	128.16 ± 9.44	557.98 ± 67.93
Total number of associated fauna genera	4.83 ± 0.48	7.83 ± 0.31	6.67 ± 0.42	10.50 ± 0.43
Associated fauna biomass/ total biomass (%) ^d	0.005 ± 0.001	0.114 ± 0.033	0.029 ± 0.006	0.050 ± 0.006

Note: Biomass is given in mg ash free dry weight (AFDW) ± standard error

^a Values correspond to the community's main components in terms of biomass for each treatment

^b Values represent the dominant genus in abundance in each faunal group

^c n = 6; values standardized to 50 g AFDW of mussels

^d n = 6

The mean number (\pm SE) of genera observed in L1 was 4.83 ± 0.48 in August vs. 7.83 ± 0.31 in September. In L2, there were 6.67 ± 0.42 genera of epibionts in August vs. 10.50 ± 0.43 in September.

Infauna

Infauna biomass was scarce on L1 in August (< 0.01 mg per 50 g AFDW mussel) and September (0.07 mg per 50 g AFDW mussel), with the only organism being the amphipod *Corophium* sp. (Table 6). Infauna in L2 was almost exclusively ($> 99\%$) represented by a sedentary polychaete (*Amphitrite* sp.). Infauna accounted for 80.98% of the total associated fauna biomass in L2 in August vs. 54.94% in September (Figure 15).

Epifauna

Epifauna (sedentary and errant forms) accounted for most genera (10 of 12) of the faunal community associated with mussels (Table 6). In L1, sedentary organisms represented 40.35% of the total epifauna biomass in August, but 97.82% in September. In L2, the variations between dates were less marked (49.81% in August vs. 55.12% in September). The biomass of sedentary epifauna in L1 and L2 was composed mainly of mussel spat (L1: 76.32% in August and 95.96% in September; L2: 64.47% in August vs. 59.02% in September), with a mean spat abundance reaching 11259 individuals on L1 in September. Mussel spat size ranged from 0.5 to 1 cm. The relative biomass of sedentary epifauna among the epibionts was much higher in L1 than in L2 (43.63 to 97.73% vs. 9.48 to 24.86% from August to September; Figure 15). In both L1 and L2, the most abundant

errant epifauna was a carnivorous scale worm (*Harmathoe* sp.; Table 6). The errant epifauna found in L1 accounted for only 2.18% of the total biomass of the macrofauna associated with cultivated mussels in August vs. 59.37% in September (Figure 15). In L2, the errant epifauna represented 9.53% and 20.20% of the total epibiont biomass in August and September, respectively.

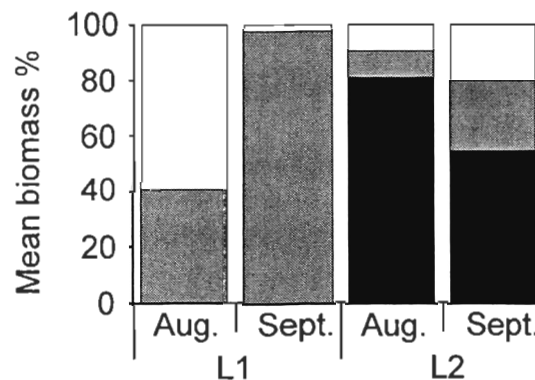


Figure 15: Mean biomass percentage of each faunal group of the macrofauna associated with mussels (sedentary epifauna, grey bars; errant epifauna, open bars; sedentary infauna, solid bars) on one- (L1) and two- (L2) year-old lines in August and September 2003

3.3.3 Oxygen consumption

According to the ANOVAs, treatment was a significant source of variation for oxygen demand in August and September (Table 7). Oxygen fluxes were always negative during this study, showing oxygen consumption in all cases (Figure 16a). Oxygen consumption rates were not significantly different in L and M treatments for either 1- or 2-year-old mussels in August (SNK *a posteriori* tests).

Table 7: Results of the one-way analyses of variance (ANOVAs) testing the effect of treatment (TR: W, M1, L1 and W, M2, L2) on the oxygen demand (O₂) and nutrient fluxes (ammonium: NH₄, phosphate: PO₄, nitrate: NO₃, nitrite: NO₂, silicate: Si(OH)₄) in August and in September 2003. Adjusted p value is 0.0042

Flux	Source	df	W, M1, L1						W, M2, L2					
			August			September			August			September		
			MS	F	p	MS	F	p	MS	F	p	MS	F	p
O ₂	TR	2	3418.76	57.04	< 0.0001	* 24.8843	41.92	< 0.0001	† 4.32	58.09	< 0.0001	6171.07	31.11	< 0.0001
	Error	15	59.93			0.5936			0.07			198.36		
NH ₄	TR	2	710658.75	70.21	< 0.0001	24096.59	22.51	< 0.0001	1087597.03	97.31	< 0.0001	‡ 2.08	60.16	< 0.0001
	Error	15	10122.24			1070.52			11176.93			0.03		
PO ₄	TR	2	§ 1.68	53.81	< 0.0001	278.01	17.86	0.0001	§ 1.35	34.75	< 0.0001	116.02	10.49	0.0014
	Error	15	0.03			15.57			0.04			11.06		
NO ₃	TR	2	32.71	13.91	0.0004	9.77	23.05	< 0.0001	1.43	19.07	0.0001	73.33	71.4	< 0.0001
	Error	15	2.35			0.42			0.07			1.03		
NO ₂	TR	2	¶ 1.57	42.59	< 0.0001	0.13	4.86	0.0236	¶ 2.52	88.25	< 0.0001	5.77	62.71	< 0.0001
	Error	15	0.03			0.03			0.03			0.09		
Si(OH) ₄	TR	2	52.79	4.4	0.0313	229.61	4.08	0.0385	130.57	5.29	0.0183	† 2594.67	22.76	< 0.0001
	Error	15	11.99			56.27			24.69			114.02		

Transformed data: * $(x + 1)^2$, † $\ln(x)$, ‡ $\ln(x + 80)$, § $\ln(x + 10)$, || $\ln(x + 3)$, ¶ $\ln(x + 1)$

O₂ consumptions measured in L and M were about four times higher than those measured in W (Figure 16a). In September (i) oxygen consumption in water (control) was significantly lower than O₂ consumption of mussels and lines and (ii) oxygen consumption in L1 and L2 was significantly higher than oxygen consumption in M1 and M2 (Figure 16a). Mussel respiration accounted for 73.8% of the total oxygen demand of the one-year-old lines vs. 55.4% for the two-year-old lines.

3.3.4 Nutrient fluxes

The majority of the nutrient fluxes measured in the Aquamoules containing M1, M2, L1 or L2 were positive and corresponded to nutrient releases into the water (Figure 16 and Figure 17). Fluxes measured in the controls (W) were generally low and were positive or negative (uptake) depending on the particular nutrient and the date. The ANOVAs showed that treatment was a significant source of variation for the majority of nutrient fluxes in August and September (Table 7).

Ammonium

Ammonium fluxes were the highest nutrient fluxes recorded in this study (Figure 16b), reaching 837.49 $\mu\text{M NH}_4 \text{ h}^{-1}$. Ammonium fluxes in water were always significantly lower than those measured in the mussel and line treatments for both age and date (Figure 16b; multiple pair-wise tests).

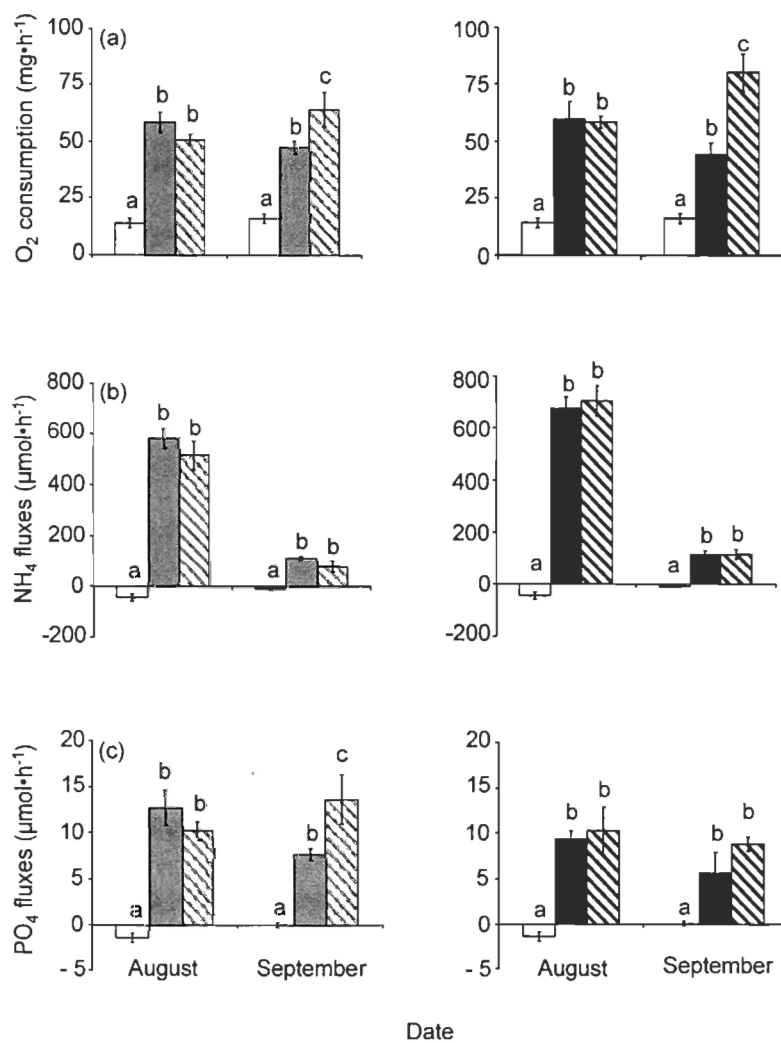


Figure 16: Mean (\pm SE) oxygen (a), ammonium (b) and phosphate (c) fluxes measured in the Aquamoule experiments for each treatment (water W: open bars, 1-yr-old mussels M1: grey bars, 1-yr-old lines L1: grey hatched bars, 2-yr-old mussels M2: solid bars, 2-yr-old lines L2: black hatched bars) in August and September 2003. Except for W, flux values were standardized to 50 g AFDW mussel biomass. Different letters indicate a significant difference between treatments at a given date, SNK tests, $p < 0.05$

Moreover, ammonium fluxes in M were not significantly different from those in L for both ages and dates. NH_4 fluxes measured in M and L for a standardized 50 g AFDW mussel biomass in August were almost six times higher from those measured in September.

Phosphate

Phosphate fluxes in the water were significantly smaller than the fluxes measured in all other treatments (Figure 16c; SNK tests). In August, no significant difference was observed for phosphate release between M1 and L1 and between M2 and L2. In September, no significant difference was observed for phosphate release between M2 and L2, but the mean PO_4 flux in L1 was twice the mean flux in M1 (significant difference; Figure 16c).

Silicate

Silicate fluxes were either negative (uptake) or positive (release) depending on the treatment and date (Figure 17a). The mean silicate flux in W was not significantly different from those measured in M1 and L1 in August and in September (Table 7, Figure 17a). The same pattern was observed in August for two-year-old treatments (Table 7, Figure 17a). In September, no difference was observed for silicate flux between W and M2 (uptakes), while L2 exhibited high silicate release (Figure 17a).

Nitrate

The mean nitrate flux in W was close to nil for both experimental periods and was significantly lower than fluxes in all other treatments (SNK tests; Figure 17b).

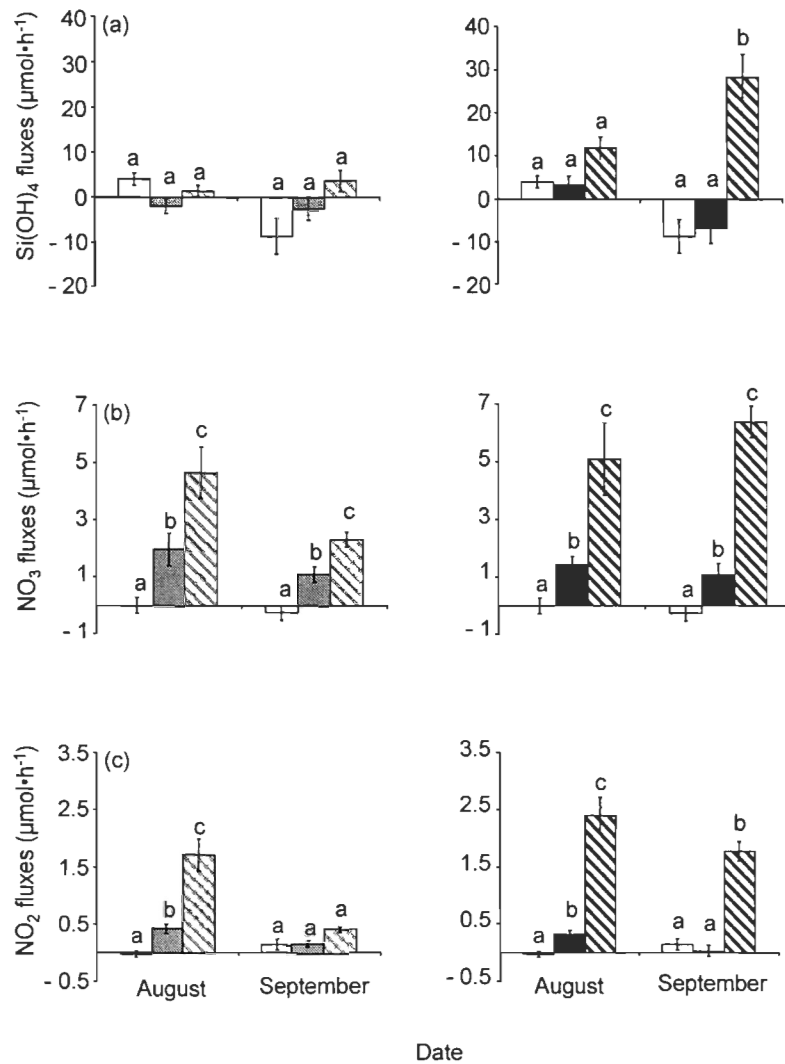


Figure 17: Mean (\pm SE) silicate (a), nitrate (b) and nitrite (c) fluxes measured in the Aquamoule experiments for each treatment (water W: open bars, 1-yr-old mussels M1: grey bars, 1-yr-old lines L1: grey hatched bars, 2-yr-old mussels M2: solid bars, 2-yr-old lines L2: black hatched bars) in August and September 2003. Except for W, flux values were standardized to 50 g AFDW mussel biomass. Different letters indicate a significant difference between treatments at a given date, SNK tests, $p < 0.05$

Nitrate fluxes in L were significantly higher than fluxes in M for both experimental dates. The mean contribution of the AFOM complex to nitrate release was estimated by subtracting the mussel contribution from the line contribution (L minus M); it reached 57.76% in August and 52.71% in September for the one-year-old mussel lines and 71.83% (August) and 82.59% (September) for two-year-old lines.

Nitrite

Nitrite fluxes were the lowest nutrient fluxes recorded in this study and ranged from -0.18 to 3.70 $\mu\text{M NO}_2 \text{ h}^{-1}$ (Figure 17c). Nitrite fluxes exhibited the same patterns as nitrate fluxes in August for both ages ($L > M > W$; Figure 17c). By contrast, in September, the mean nitrite flux measured in W was not significantly different from those in M1 and L1. Nevertheless, at the same date, the mean nitrite flux measured at L2 was significantly greater than those measured in M2 and W (Figure 17c). The contribution of the AFOM complex of the one-year-old lines to nitrite fluxes was 75.35% in August: the contribution of the AFOM complex of the two-year-old lines was still higher (86.68% in August and 95.15% in September).

3.3.5 Mussel metabolic rates and condition index

Treatment was a source of variation for mussel respiration rate and phosphate excretion (Table 8). Oxygen consumption and phosphate excretion rates of two-year-old mussels ($1.34 \pm 0.13 \text{ mg O}_2 \text{ ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$; $0.2 \pm 0.03 \mu\text{mol PO}_4 \text{ ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$) were significantly greater than those of one-year-old mussels ($0.52 \pm 0.03 \text{ mg O}_2 \text{ ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$; $0.1 \pm 0.004 \mu\text{mol}$

PO₄ ind⁻¹ h⁻¹). The interaction of treatment and date was a source of variation for ammonium excretion rates (Table 8): rates of M1 ($4.15 \pm 0.3 \mu\text{mol NH}_4 \text{ ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$) and M2 ($16.5 \pm 1.7 \mu\text{mol NH}_4 \text{ ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$) in August were significantly greater than in September (M1: 1.46 ± 0.1 ; M2: $3.4 \pm 0.3 \mu\text{mol NH}_4 \text{ ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$).

Table 8: Results of the analysis of variance (ANOVA) testing the effect of treatment (TR: M1, M2), date (Da: August, September) and their interaction on individual respiration rates, excretion (PO₄ and NH₄) rates and O/N ratios. Adjusted p value is 0.0127

Variable	Source of variation	df	MS	F	p
O₂ rate	TR	1	4.0381	46.77	<0.0001
	Da	1	0.0002	<0.01	0.9619
	TR x Da	1	0.1623	1.88	0.1855
	Error	20	0.0863		
PO₄ rate	TR	1	0.0532	7.86	0.0110
	Da	1	0.0044	0.65	0.4290
	TR x Da	1	0.0024	0.36	0.5544
	Error	20	0.0068		
NH₄ rate	TR	1	7.3297	161.24	<0.0001
	Da	1	10.2925	226.42	<0.0001
	TR x Da	1	0.4179	9.19	0.0066
	Error	20	0.0455		
O/N ratio	TR	1	32.2133	1.43	0.2456
	Da	1	2227.3	98.95	<0.0001
	TR x Da	1	6.7181	0.3	0.5909
	Error	20	22.5087		

Mean O/N ratios (\pm SE) were 6.76 ± 0.48 and 5.51 ± 0.6 for M1 and M2 in August vs. 27.09 ± 2.66 and 23.71 ± 2.71 in September. M1 and M2 values were not significantly different between dates, allowing us to calculate mean condition indices of 1- and 2-yr-old mussels in August and September (Figure 18). According to the ANOVA results, date was a significant source of variation (Table 8) for mussel bioenergetic status. According to *a*

posteriori tests, the mussel O/N ratio increased significantly from August to September (Figure 18).

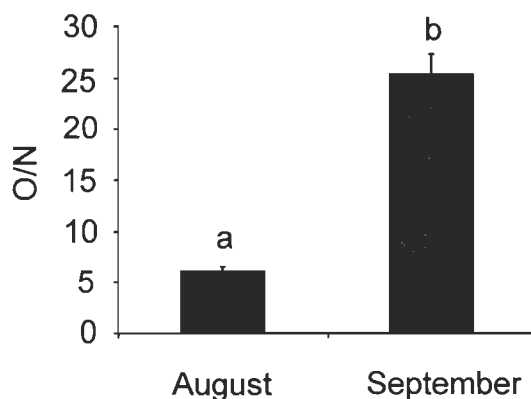


Figure 18: Mean (\pm SE) values of the mussel O/N ratios (M1 and M2 were combined) in August and September 2003. Different letters indicate a significant difference between dates, SNK tests, $p < 0.05$

3.3.6 Variations of nutrient ratios

N/P ratio

According to the ANOVA results, the interaction of treatment (TR), date (Da) and Time (Ti) was significant for N/P ratios (Table 9). In August, N/P ratios measured in W were not significantly different at T_0 and T_{1h30} (SNK tests; Figure 19) in contrast to M1, M2, L1 and L2 where the mean N/P ratio at T_{1h30} was always higher than the value at T_0 : 1.75 times higher in M1, 1.5 times higher in L1, 2 times higher in M2, and more than 2 times higher in L2.

Table 9: Results of the analyses of variance (ANOVAs) testing the effect of treatment (TR: W, M1, M2, L1, L2), date (Da: August, September), incubation time (Ti: t_0 , t_{0+1h30}) and their interactions on N/P, Si/N and Si/P ratios. Adjusted p values is 0.0169

Ratio	Source of variation	df	MS	F	p
N/P	TR	4	116.54	23.11	< 0.0001
	Da	1	3523.94	698.69	< 0.0001
	Ti	1	730.32	144.8	< 0.0001
	TR x Da	4	67.96	13.47	< 0.0001
	TR x Ti	4	73.01	14.48	< 0.0001
	Da x Ti	1	320.13	63.47	< 0.0001
	TR x Da x Ti	4	26.95	5.34	0.0006
	Error	100	5.04		
Si/N	TR	4	* 2.31	36.68	< 0.0001
	Da	1	41.74	663.23	< 0.0001
	Ti	1	11.72	186.3	< 0.0001
	TR x Da	4	0.14	2.26	0.0684
	TR x Ti	4	1.02	16.14	< 0.0001
	Da x Ti	1	0.01	0.23	0.6332
	TR x Da x Ti	4	0.09	0.09	0.2165
	Error	100	0.06		
Si/P	TR	4	10.27	20.61	< 0.0001
	Da	1	23.25	46.62	< 0.0001
	Ti	1	28.24	56.63	< 0.0001
	TR x Da	4	1.16	2.33	0.0612
	TR x Ti	4	2.34	4.69	0.0016
	Da x Ti	1	5.78	11.59	0.0010
	TR x Da x Ti	4	0.78	1.56	0.1914
	Error	100	0.5		

Transformed data: * $\ln(x)$

In September, N/P ratios were significantly lower than those observed in August, whatever the incubation time and treatment (Figure 19; SNK tests). The N/P ratios in W and L1 did not vary significantly during the incubations whereas they increased significantly with incubation time in M1, M2 and L2 (Figure 19). Increases in the N/P ratios in September were less marked than in August (1.5 times in M1, 1.8 times in M2 and 1.6 times in L2).

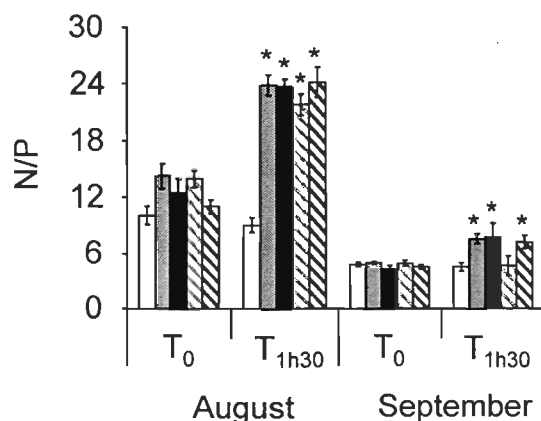


Figure 19: Mean (\pm SE) values of the N/P ratios measured at the beginning (T_0) and at the end (T_{1h30}) of the incubation experiments, for each treatment (water W: open bars, one-year-old mussels M1: grey bars, two-year-old mussels M2: solid bars, one-year-old lines L1: grey hatched bars, two-year-old lines L2: black hatched bars) and each date (August and September 2003). N= total nitrogen. Stars indicate that N/P ratios were significantly different between T_0 and T_{1h30} , SNK tests, $p < 0.05$

Si/N ratio

The interaction of treatment and time was a significant source of variation for Si/N ratios (Table 9). The Si/N ratios measured in W were not significantly different at T_0 and T_{1h30} while significant decreases were observed with time in M1, M2, L1 and L2 (Figure 20a; SNK tests). A mean decrease of $49 \pm 3\%$ was recorded in M1, vs. $39 \pm 3\%$ in M2, $48 \pm 3\%$ in L1 and $48 \pm 5\%$ in L2. Even though the evolution of the Si/N ratios with incubation time exhibited the same pattern in August and in September date was also a source of

variation for Si/N ratios (Table 9): the August values (0.09-0.70) were significantly smaller than the values of September (0.36-1.61, SNK tests).

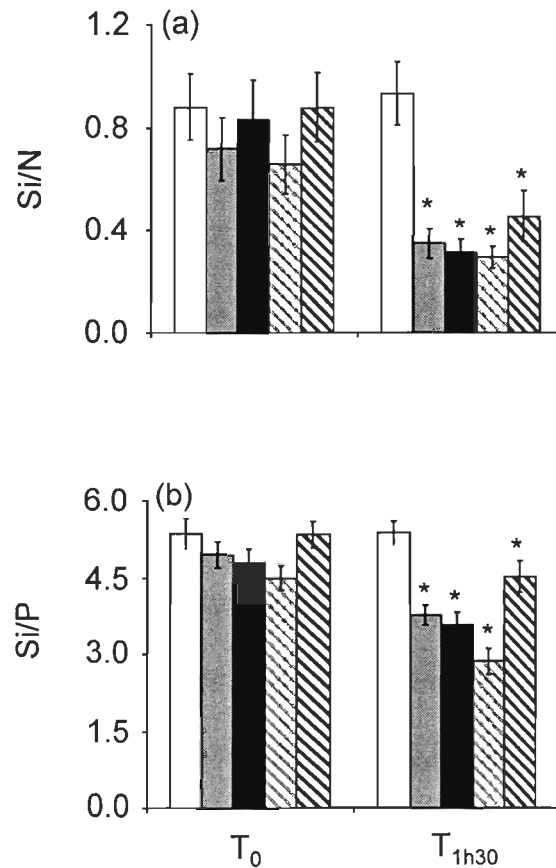


Figure 20: Mean (\pm SE) values of the Si/N (A) and Si/P (B) ratios measured at the beginning (T₀) and at the end (T_{1h30}) of the incubation experiments, for each treatment (water W: open bars, one-year-old mussels M1: grey bars, two-year-old mussels M2: solid bars, one-year-old lines L1: grey hatched bars, two-year-old lines L2: black hatched bars). Values were combined within dates according to ANOVA results. N = total nitrogen. Asterisks indicate that the ratios were significantly different between T₀ and T_{1h30}, SNK tests, $p < 0.05$

Si/P ratio

The interaction of date and time was significant for the Si/P ratios (Table 9). The September ratios were significantly greater than the August values at the beginning (5.64 ± 0.14 vs. 4.32 ± 0.1) and at the end (4.23 ± 0.26 vs. 3.79 ± 0.16) of the incubations. The interaction of treatment and time was also significant for Si/P ratios (Table 9). Ratios were not significantly different at T_0 and T_{1h30} in W in contrast to all other treatments (greater values at T_0 than at T_{1h30} ; Figure 20b, SNK tests), where we observed a mean decrease of $76 \pm 3\%$ in M1, $76 \pm 5\%$ in M2 $64 \pm 6\%$ in L1 vs. $85 \pm 4\%$ in L2.

3.4 Discussion

This study clearly shows the influence of mussel lines on the biogeochemical fluxes in adjacent waters. Biogeochemical fluxes at the line interfaces (L treatments) were mainly superior to fluxes measured in water. Mussel lines act as oxygen sinks and nutrient sources (with $\text{NH}_4 \gg \text{Si}(\text{OH})_4$, $\text{PO}_4 > \text{NO}_3 > \text{NO}_2$). Biogeochemical fluxes at the water–line interfaces result from the metabolic activities of the macrofauna (mussels and associated fauna) and from organic matter degradation by bacteria. In this study, the relative influence of these processes varied according to type of flux and the date.

3.4.1 Influence of mussel metabolism on biogeochemical fluxes in water

In this study, NH_4 , PO_4 and NO_3 releases were greater in the mussel treatments (M1 and M2) than in controls (W). LeBlanc et al., (2003) also observed N and P productions by

mussels. These fluxes were considered to be the result of mussel metabolic activities since the inorganic products of bivalve excretion are mainly ammonium (Dame et al., 1984; Boucher and Boucher-Rodoni, 1988) and phosphate (Dame and Libes, 1993; Schlüter and Josefsen, 1994; Asmus et al., 1995), while bivalve faeces and pseudo-faeces are sources of phosphorus (Sornin et al., 1986; Grenz et al., 1992; Asmus et al., 1995), nitrogen (Kautsky and Evans, 1987; Smaal and Zurburg, 1997). NO_3 excretion would be the result of enhanced natural nitrification processes by bacteria occurring in some parts of the bivalve digestive glands (Boucher and Boucher-Rodoni, 1988). In addition, NH_4 release by the mussels would have stimulated the nitrification process, as has been observed in oysters (Gilbert et al., 1997). This would explain why nitrites, which are an intermediate product of the nitrification process, displayed significantly higher fluxes in August in the mussel treatments than in water. Silicate fluxes measured in the mussel treatments were similar to Si fluxes measured in water. Silicate uptakes could originate from the consumption of silicate by siliceous phytoplankton (diatoms). Silicate release originates from the dissolution of siliceous phytoplankton tests (Balzer et al., 1983; Lerat et al., 1990). It is not surprising that mussels alone do not modify silicate release into the water; indeed, while during the experiment mussel synthesised fresh biodeposits containing probably siliceous phytoplankton tests, a 1.5 h incubation time would be too short to observe biogenic silica dissolution in water since Baudinet et al. (1990) considered that silicate regeneration taking place within 2 months was rapid.

The influence of 50 g AFDW of 1-yr-old mussels on O_2 consumption and NH_4 and PO_4 releases seemed to be equivalent to that of 50 g AFDW of 2-yr-old mussels.

Nevertheless, as Bayne and Scullard (1977) and Sukhotin et al. (2003) related, mussel size had a significant influence on individual metabolic rates, since individual respiration and excretion rates of 2-yr-old mussels were greater than those of one-yr-old mussels.

Influence of mussel metabolism on biogeochemical fluxes varied between the two dates of experimentation, it is shown by the individual NH_4 excretion rates decreasing significantly from August to September. These results could be explained by the decrease in water temperature between August (19.33 ± 0.83 °C) and September (15.70 ± 0.48 °C), since temperature influences bivalve metabolic activities such as NH_4 excretion (Khalil, 1994; Schlüter and Josefsen, 1994; Mazouni et al., 2001). Nevertheless, the decrease of individual NH_4 excretion rate was important compared to the temperature decrease: the Q_{10} for NH_4 excretion in *Mytilus edulis* for the temperature interval 16-21°C is known to be 1.3 (Bayne and Scullard, 1977). Thus, temperature was not the only source of variation for NH_4 excretion.

By contrast, individual mussel respiration and phosphate excretion rates did not decrease between dates. Oxygen consumption (Kautsky and Wallentinus 1980; Murphy and Kremer 1985; Boucher and Boucher-Rodoni, 1988) and PO_4 release (Schlüter and Josefen, 1994) are known to be influenced by water temperature. Bayne and Scullard (1977) also found that bivalve O_2 consumption and NH_4 excretion do not always vary in the same direction, or to the same extent, in response to changes in the environment.

Variations in the individual O/N ratios integrate the changes in O_2 consumption and NH_4 excretion and give information on the physiological status of the organisms (Schlüter and Josefen, 1994; Hatcher et al., 1997; Tremblay et al., 1998). An O/N ratio under 25-30

indicates that a high proportion of proteins is being catabolized (Widdows, 1978). In this study, there was no significant difference between the O/N ratios of M1 and M2, on either date, implying a similar physiological condition for all mussels. The ratio values exhibited significant differences between the two dates of experimentation, from 5-7 in August to 24-27 in September (Figure 18). A maximum value of 30 was found for *Mytilus edulis* in Upper South Cove, Nova Scotia (Canada; Hatcher et al., 1997). In the Îles-de-la-Madeleine, Tremblay et al. (1998) also found low O/N ratios (14 ± 3) at the beginning of August and attributed these values to unfavourable environmental and mussel physiological conditions. Hatcher et al. (1997) stated that O_2 consumption and NH_4 excretion could be linked to mussel reproductive status. Similarly, Bayne and Scullard (1977) assumed that high ammonium excretion rates could be due to the catabolism of short-term reserves used to support reproduction requirements. In the Îles-de-la-Madeleine, mussels spawn twice during summer, in late June (Myrand, 1991) and late July (Myrand and Gaudreault, 1995). Thus, mussels could be in a weak post-spawning state in early August. Tremblay et al. (1998) related the decrease in the O/N ratios in August to reproduction because the mantle undergoes autolysis, reorganization and regeneration following spawning. This period also includes frequent but sporadic mass mortality events (Myrand and Gaudreault, 1995; Tremblay et al., 1998). Summer mortality would be the result of a synergistic interaction involving high temperature, a possible post-spawning stress and the genetic characteristics of the stock (Tremblay et al., 1998). The degradation of dead organisms (Balzer et al., 1983), as died and dying mussels observed in mussel line in August, and protein catabolism by mussels in poor condition could explain the great NH_4 excretion and consequently low

O/N ratios in August. Mussel condition probably improved rapidly between early August and late August–early September since mean daily mussel shell growth rates in this period ($220 \mu\text{m.d}^{-1}$ for 1-yr-old and $83 \mu\text{m.d}^{-1}$ for 2-yr-old; M. Richard, unpublished data) were among the highest ever recorded in the Îles-de-la-Madeleine. Indeed, mean daily mussel shell growth rates in the range 125 to $224 \mu\text{m.d}^{-1}$ were recorded in pearl nets for one-year-olds between late July and late August 1990 vs. $46\text{--}72 \mu\text{m.d}^{-1}$ for two-year-olds held in cages between June and November 1991 (Myrand and Gaudreault, 1995). The variability of the influence of mussel metabolism on nitrogen fluxes in adjacent water between August and September could depend mainly on mussel physiological state.

3.4.2 Influence of the AFOM complex on biogeochemical fluxes

Mussel lines provide a new substrate for the settlement of marine benthic invertebrates, thus leading to the creation of a new ecological niche (Lesser et al., 1992; Dalby and Young, 1993; Claereboudt et al., 1994; this study). Indeed, twelve invertebrate genera were observed on mussel lines in our experiment (Table 6). Most of these biofoulers have already been observed on mussel lines in Tracadie Bay, Prince Edward Island (Canada; LeBlanc et al., 2003). In our study, the total biomass of the associated macrofauna was very low ($\leq 0.16\%$) compared to the mussel biomass of the standardized samples. In comparison, Mazouni (1995) found that the associated fauna could represent up to 80% of the total fauna biomass on oyster lines in the Thau lagoon (France) in summer. The biomass of the associated fauna in this study was also much lower than that found on mussel lines in PEI (681 mg for 10 g AFDW of mussels in September; LeBlanc et al., 2003).

The dominant species of associated fauna depended on line age. The faunal community of L1 was mainly composed of epifauna (mostly mussel spat) whereas that of L2 was dominated by infauna. This result would signify that the thickness of the organic matter biodeposit was sufficient to sustain an infaunal community at the 2-yr-old mussel line interface. Indeed, biofouling organisms and cultivated bivalves are known to generate organic matter accumulation within aquaculture structures, leading to the creation of a new “soft-bottom” interface suspended in the water column (Arakawa, 1990; Mazouni et al., 2001). The associated fauna of L2 was more diverse than that of L1 (Figure 15), which agrees with Taylor et al. (1997), who observed that the number and composition of fouling species associated with pearl oyster varied considerably with immersion time. Pearson and Rosenberg (1978) found that food availability was the most fundamental variable underlying the structure (diversity) of marine communities. The faeces and pseudofaeces trapped between mussel shells on lines could be a supplementary food source for the associated fauna and even the main food source for deposit-feeding species. Organic matter increase with immersion time could explain the greater abundance of deposit-feeding infauna (*Amphitrite* sp. and *Corophium* sp.) on L2 compared with L1. The increasing complexity with age of the “line microhabitat” would partly explain higher faunal diversity on L2 compared with L1.

The AFOM complex was a major contributor to nitrate and nitrite fluxes in this study (e.g. 52 to 83% of total NO_3 fluxes and 75 to 95% of total NO_2 fluxes depending on the date and line age) and to silicate fluxes in the case of L2 in September. This contribution, which could not mainly originate from the metabolism of the low associated

fauna biomass, was likely to result from biodeposit mineralization. Indeed, the degradation of biodeposits (faeces and pseudofaeces) trapped between bivalve shells is a great nitrogen source (Sornin et al., 1983; Boucher and Boucher-Rodoni, 1988; Grenz et al., 1992), explaining the $\text{NO}_2\text{-NO}_3$ releases after nitrification processes (Henricksen and Kemp, 1988; Gilbert et al., 1997; Christensen et al., 2003). In the same way, dissolution of siliceous phytoplankton tests contained in mussel biodeposits trapped between shells could explain the great silicate releases on L2. Greater contribution of the L2 AFOM complex to silicate, nitrate and nitrite fluxes, compared with L1, could originate from the mineralization of a probably greater organic matter amount in L2.

By contrast, the contribution of the AFOM complex to NH_4 fluxes was not significant compared to one of mussel metabolism, which disagree with previous studies on bivalve culture devices and beds (Boucher and Boucher-Rodoni, 1988; Grenz et al., 1992; LeBlanc et al., 2003). Moreover, bioturbation activities by infaunal organisms (deposit feeding, sediment reworking and irrigation, construction of burrows and tubes; Rosenberg, 2001), such as *Amphitrite* sp. and *Corophium* sp. in our study, are known to increase NH_4 releases (Lerat et al., 1985; Kristensen and Blackburn, 1987; Biles et al., 2003). The non significant contribution of the AFOM complex to ammonium fluxes could probably originate from higher intra-treatment than inter-treatment variability of NH_4 releases but also from the low associated fauna biomass compared to mussel biomass.

Our study also emphasizes the variability of the AFOM complex's contribution to the biogeochemical fluxes between the two dates of experimentation. The O_2 and PO_4 fluxes at the L1 interface were significantly different from those measured at the M1

interface in September but not in August. The higher contribution of the AFOM complex to the O_2 and PO_4 fluxes in September (despite the temperature decrease) could be associated with higher epifaunal biomass (mainly mussel spat). The increase in the epifaunal biomass on L1 would be due to the growth of juvenile mussels recruited in August according to the duration of the mussel larval stage in the Îles-de-la-Madeleine (3 to 4 weeks; Poirier and Myrand, 1982). The metabolic activities of growing mussel spat largely explained why the contribution of the L1 AFOM complex to O_2 and PO_4 fluxes increased with time. In contrast, the significant decreases in the nitrate and nitrite fluxes between August and September (in both the M1 and L1 treatments) could emphasize the decrease of mussel ammonium excretion.

A different pattern was observed on the 2-year-old mussel lines: a probable increase, with immersion time, of the amount of mussel biodeposits trapped on the line sections could have stimulated microbial activity (Dahlbäck and Gunnarson, 1981) and induced higher O_2 demand and nutrient (NO_3 and $Si(OH)_4$) fluxes in September compared with August. The increase of infaunal taxa between August and September would have promoted bioturbation activities within the biodeposit mat and thus increased the microbial activity, O_2 demand (Murphy and Kremer, 1985; Kristensen and Blackburn, 1987; Nickell et al., 2003) and nitrification process (Jenkins and Kemp, 1984; Kristensen and Blackburn, 1987; Aller, 1988). Excretion products (ammonium and fecal pellets) are transformed by nitrifying bacteria and induce NO_3 - NO_2 fluxes at the interface. As well, bioturbation can also enhance silicate release (Baudinet et al., 1990; Caffrey et al., 1996).

3.4.3 Influence of mussel lines on nutrient pools and ratios

Mussel lines acted as nutrient sources to the adjacent water. In particular, large amounts of NH_4 and PO_4 releases, mainly by products of mussel metabolism, were observed at the water–line interfaces, while small NH_4 uptakes occurred in water. Biodeposition and nutrient excretion by filter feeders can play a significant role in controlling the amounts of nutrients regenerated in coastal ecosystems. High abundances of bivalves can enhance nitrogen (Dame et al., 1989; Smaal and Zurburg, 1997; Smaal et al., 2001) and phosphorus (Dame et al., 1989; Asmus et al., 1995) turnover. The ecological importance of nutrient regeneration is the reduction of nutrient limitation for phytoplankton, which could result in increased primary production (Smaal, 1991). Disequilibria in nutrient release kinetics can change the original nutrient ratios and the specific composition of phytoplankton communities (Baudinet et al., 1990; Chauvaud et al., 2000; Ragueneau et al., 2002). According to Redfield's theories (1963), normal nutrient ratios for phytoplankton growth are 16:16:1 for Si/N/P, respectively. Any variation of this ratio results in nutrient limitation (Ragueneau, 1994).

In this study, the initial N/P ratios were < 16 (Figure 19), indicating potential nitrogen limitation (Howarth, 1988; Dame and Libes, 1993) in lagoon water, especially in September. Souchu et al. (1991) have mentioned that nitrogen could be limiting for phytoplankton production in the Îles-de-la-Madeleine. The higher N/P ratios observed at the M and L interfaces compared with the controls (W) at T_{1h30} suggest that mussel lines could reduce the probability or amplitude of nitrogen deficiency in adjacent water. A 1.6- to 2.2-fold increase in the N/P ratios was measured in the M and L treatments during the

incubations in August vs. a 1.5- to 1.8-fold increase in September. The large decreases in the initial N/P ratios from August to September in the M and L treatments would mostly result from variability of NH_4 excretion by mussels between August and September and thus from mussel condition. Similar NH_4 releases in the M and L treatments at both dates demonstrate that ammonium out-flux was totally driven by mussel excretion in this study. It is likely that ammonium excretion by mussels among other NH_4 sources, as benthic interface or atmospheric inputs, could play an important role in nitrogen recycling in the Îles-de-la-Madeleine lagoon. This nitrogen source could favour the growth of small-sized phytoplankton (flagellates and dinoflagellates; Officer et al., 1982).

The nitrogen source at the line interfaces was greater than the silicate source. The Si/N ratios calculated in water were ca. 2 times greater than those calculated for mussels or lines at the end of the incubations, whatever the date. There was no apparent silicate limitation in water at T_0 (Si/N \sim 1; Figure 20a) in contrast to the mussel or line treatments at T_{1h30} (Si/N \leq 0.4). When considering the Redfield ratios, mussel metabolism (ammonium excretion) could be a factor of silicate limitation that could favour the development of non-siliceous microalgae (Smayda, 1990). However, diatom growth may depend more on silicate concentration than on nutrient ratios. For example, Egge and Asknes (1992) observed in Norway that diatom dominance occurred when Si(OH)_4 concentration was $> 2 \mu\text{M L}^{-1}$, while flagellates were dominant with lower Si(OH)_4 concentrations. Kennington et al. (1999) also showed that the specific composition of phytoplankton blooms in the NE Irish Sea varied according to nutrient concentrations and nutrient ratios. Silicate concentrations were always $> 2 \mu\text{M L}^{-1}$ in this study and increased with incubation time in

the L treatments. The final silicate concentration was maximal in L2 (up to $3.96 \mu\text{M L}^{-1}$). Since mussel lines increase silicate concentration in adjacent water but decrease the Si/N ratio, their potential effect on phytoplankton specific composition is not clear. Further studies *in situ* are required to investigate the possible effect on phytoplankton composition.

This study illustrates the influence of two types of suspended mussel lines on biogeochemical fluxes in the surrounding water. Results showed that (i) mussel metabolism contributed mainly to O_2 demand, NH_4 and PO_4 fluxes. Mussel influence was greater in stressful conditions (high temperature and post-spawning state) that lead to high NH_4 releases; (ii) the associated fauna–organic matter complex could greatly contribute to NO_3 , NO_2 and $\text{Si}(\text{OH})_4$ fluxes. At regard to low associated fauna biomass, this contribution could originate rather on mineralization of organic matter trapped between shells than on associated fauna metabolism. The magnitude of the contribution of the AFOM complex on these nutrient sources could depend on the AFOM complex composition and thus on line immersion time; and (iii) the mussel lines could lead to an increase in nutrient availability, particularly for NH_4 in adjacent water. At the lagoon level, this supplied source among others, such as benthic and atmospheric sources, could be a factor of reduction of the nitrogen limitation in water column. This experimental study shows that mussel lines act as a new “benthic suspended” interface for biogeochemical exchanges in the water column. Introduction of this interface in the cultivated ecosystem changes the biogeochemical cycles from a benthic-pelagic system to a benthic-pelagic-aquaculture structure system and should be considered in environmental carrying capacity models.

CHAPITRE 3

**INFLUENCE OF SUSPENDED SCALLOP CAGES AND MUSSEL
LINES ON PELAGIC AND BENTHIC BIOGEOCHEMICAL FLUXES
IN HAVRE-AUX-MAISONS LAGOON,
ÎLES-DE-LA-MADELEINE (QUEBEC, CANADA)**

Marion Richard, Philippe Archambault, Gérard Thouzeau,

Christopher W. McKindsey, Gaston Desrosiers

Soumis en septembre 2006 à la revue CJFAS

RÉSUMÉ

Une série d'expériences *in situ* a été réalisée en Juillet 2004 afin de tester et de comparer l'influence de cultures de bivalves en suspension (moules de 1 an, de 2 ans et pétoncles) sur les flux biogéochimiques dans la colonne d'eau et à l'interface eau-sédiment dans la lagune du Havre-aux-Maisons (HAM). Les structures aquacoles augmentent la biomasse de la macrofaune « pélagique » (BMP) et agissent comme un puit d'oxygène et une source de nutriments dans la colonne d'eau en condition d'obscurité. Alors que la BMP est plus faible au niveau de la pectiniculture, l'influence des paniers de pétoncles sur les flux pélagique est similaire, voire supérieure (nitrate et nitrite), à celle des filières de moules. Au contraire de la pectiniculture, les cultures de moules enrichissent le sédiment en matière organique et diminuent l'abondance des organismes benthiques. Cependant, la demande benthique en oxygène ne varie pas selon le type de cultures et la zone témoin. Les flux benthiques de sels nutritifs augmentent sous les structures aquacoles. L'interface benthique et l'interface pélagique pourraient potentiellement modifier les stocks d'oxygène et de sels nutritifs dans les zones de cultures de la lagune du HAM. La contribution des structures aquacoles sur les stocks d'oxygène, d'ammonium et de phosphate pourrait dépendre du type et de la BMP. Alors que les structures aquacoles (en particulier les paniers de pétoncles) jouent un rôle important dans le cycle des nitrates et des nitrites, le cycle du silicium est régité principalement par la minéralisation benthique des biodépôts.

ABSTRACT

An *in situ* experiment was carried out in July 2004 to test and compare the influence of suspended bivalve cultures (1-, 2-yr-old mussels and scallops) on biogeochemical fluxes in the water column and at the benthic interface in Havre-aux-Maisons Lagoon (HAM). Aquaculture structures increased the “pelagic” macrofaunal biomass (PMB) and acted as an oxygen sink and nutrient source in the water column under dark conditions. Although PMB was lower in scallop culture, the influence of scallop cages on pelagic fluxes was similar to or greater (nitrate and nitrite) than that of mussel lines. Unlike scallop culture, mussel culture caused organic enrichment of sediments and decreased benthic macrofaunal abundance. Nevertheless, benthic oxygen demand did not vary among culture types and control zone. Benthic nutrient fluxes increased beneath aquaculture structures. Both the pelagic and benthic interfaces may potentially modify the oxygen and nutrient pools in culture zones in HAM. The contribution of aquaculture structures to oxygen, ammonium and phosphate pools may be a function of PMB and type. While aquaculture structures (especially scallop cages) had an important role on nitrate and nitrite cycling, silicate turnover was mainly driven by benthic mineralization of biodeposits.

4.1 Introduction

Structures used in suspended bivalve aquaculture, such as longlines or cages, provide substrates for both cultivated and biofouling organisms in the water column (Lesser et al., 1992; Claereboudt et al., 1994; McKindsey et al., 2006b). Over time, organic matter accumulates within the structure and the abundance and biomass of the associated organisms increase (Taylor et al., 1997; Mazouni et al., 2001; Richard et al., 2006). Few studies have examined the influence of this novel suspended “benthic” interface on biogeochemical fluxes in the water column (but see Leblanc et al., 2003; Mazouni, 2004; Nizzoli et al., 2006) although metabolism of the cultivated bivalves and their associated fauna as well as the degradation of associated organic matter have been shown to increase oxygen consumption and nutrient releases in the adjacent water (Richard et al., 2006).

Biodeposition by cultivated bivalves has been shown to organically enrich sediments (Grenz et al., 1990; Deslous-Paoli et al., 1998; Stenton-Dozey et al., 2001) which may modify benthic community structure (Pearson and Rosenberg, 1978; Gray et al., 2002). Since benthic community metabolism depends partly on macrofaunal biomass (Mazouni et al., 1996) and abundance (Nickell et al., 2003; Welsh, 2003), any change in macrofauna biomass or abundance may influence benthic biogeochemical fluxes. Indeed, organic enrichment resulting from biodeposition is well known to increase oxygen and nutrient fluxes at the water-sediment interface (Baudinet et al., 1990; Hatcher et al., 1994; Christensen et al., 2003).

Aquaculture structures contain a high biomass of macrofauna whereas the soft benthic interface is dominated by sediments. Due to their different composition,

biogeochemical processes may vary between the interfaces and lead to contrasting nutrient release ratios (*e.g.* Si/N/P). Disequilibria in nutrient release kinetics can alter the original nutrient ratios and thus the specific composition of phytoplankton communities (Baudinet et al., 1990). Thus, the two interfaces could have different influences on phytoplankton community composition. In addition, increased biogeochemical fluxes at each interface may modify oxygen and nutrient pools in shallow waters. The contribution of the pelagic interface to these pools is likely to be a function of the density of aquaculture structures as well as their composition (bivalve size and species, associated organisms, detritus, etc.).

The aim of this study was to test and compare, with *in situ* mensurative experiments (*sensu* Hulbert, 1984), the summer influence of two ages of suspended mussel lines and of scallop cages on pelagic and benthic environments in a semi-enclosed lagoon, in order to compare the influence of each interface on oxygen and nutrient pools and nutrient ratios under dark conditions. More specifically, three hypotheses were evaluated in this study: (i) the introduction of suspended aquaculture structures increases biogeochemical fluxes in the water column; (ii) sediment organic matter content, macrofaunal abundance and fluxes are greater at the benthic interface in culture zones than in a control zone whereas the opposite is true with respect to macrofaunal biomass; and (iii) ratios of nutrient releases and the contribution to oxygen and nutrient pools differ among interfaces such that pelagic interfaces consume more oxygen and produce more nitrogen and phosphate whereas benthic interfaces produce more silicate. We further predict that both the benthic and pelagic influences of 2-yr-old mussel lines would be greater than those of 1-yr-old mussel lines and scallop cages as their biomass was greatest.

This study clearly illustrates the necessity of integrating the influence of both suspended bivalve culture structures and the benthic interfaces on biogeochemical cycles. Moreover, this study is the first to show the influence of suspended scallop cages on biogeochemical fluxes could be similar to observed influence of suspended mussel cultures (see Hatcher et al., 1994; Christensen et al., 2003; Nizzoli et al., 2006).

4.2 Methods

4.2.1 Study area

The study was carried out in the Îles-de-la-Madeleine archipelago located in the Gulf of St. Lawrence, eastern Canada (Figure 21a). The study area was the Havre-aux-Maisons Lagoon (HAM) located in the central part of the archipelago (47° 26' N, 61° 50' W; Figure 21b). The surface area of the lagoon is 30 km² (Comité ZIP des Îles 2003). The lagoon is linked to the Gulf of St. Lawrence to the southeast and to the Grande-Entrée lagoon to the northeast (Figure 21b). As in Grande-Entrée lagoon, rainfalls are the only freshwater inputs in the HAM lagoon because of the absence of rivers (Souchu and Mayzaud, 1991). The archipelago is near an amphidromic point and thus the tidal amplitude is small (mean of 0.58 m, Koutitonsky et al., 2002). As observed in Grande-Entrée Lagoon (Souchu et al., 1991), shallow water (maximum depth of 6 m) and frequent winds up to 15 m s⁻¹ (Souchu et al., 1991) may lead to water column mixing. Over the course of the study in July 2004, the mean (\pm SE) salinity, temperature and oxygen concentration were 30.83 ± 0.02 , 19.07 ± 0.14 °C and 7.1 ± 0.13 mg L⁻¹ (83.5 ± 4.6 %)

respectively. The mean Chl *a* concentration (\pm SD) measured in the summer 2004 was $1.90 \pm 1.09 \mu\text{g L}^{-1}$ (May to September; G. Tita, unpublished data).

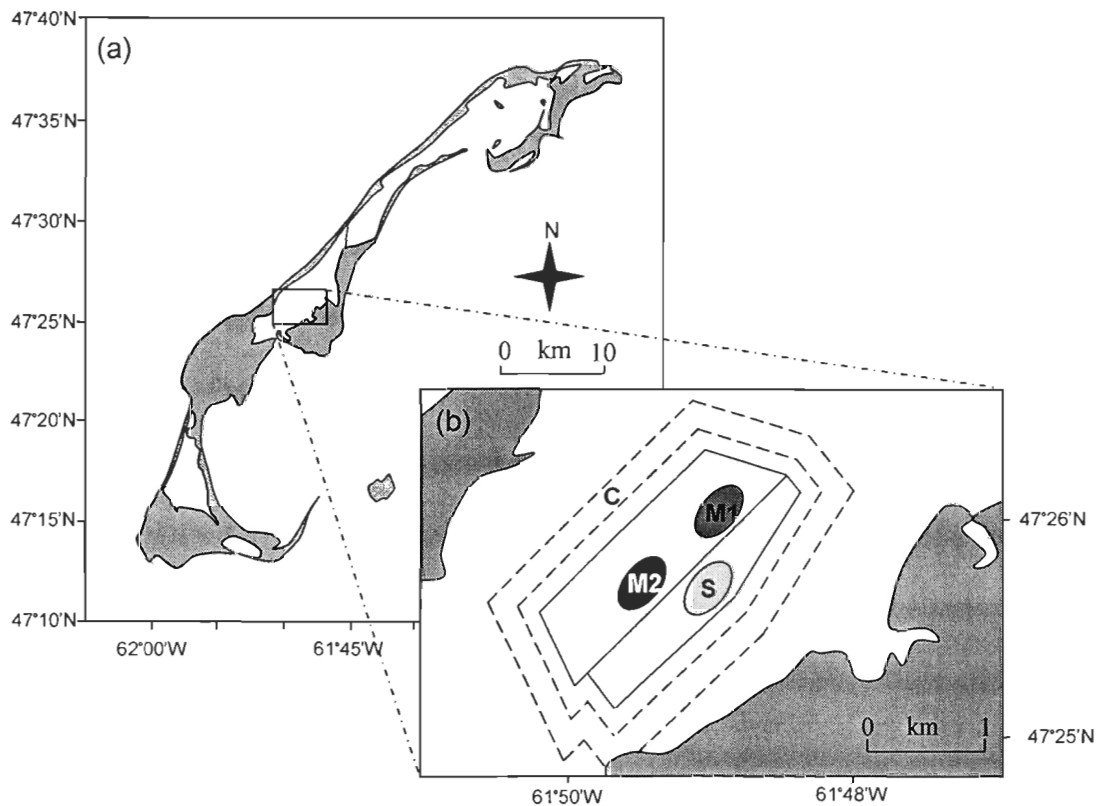


Figure 21: Location of study area. Maps of (a) Îles-de-la-Madeleine, and (b) Havre-aux-Maisons lagoon. Polygons with solid borders show the extent of scallop and mussel culture areas in July 2004. Ellipses correspond to scallop (S), 1 yr-old mussel (M1), and 2-yr-old mussel (M2) study zones. The control zone (C) is indicated by the peripheral polygon with hatched borders

4.2.2 Study shellfish cultures

HAM has been exploited for mussel (*Mytilus edulis* Linneus) culture since the 1980's. In 2004, mussel cultures were located in the central portion of the lagoon (Figure 21b). In 2004, the annual production was 160 tons and the farm surface area was 1.25 km² (A. Huet, pers. com.). The mussel grow-out cycle is approximately 2 years. For practical reasons, the 1-yr-old (M1) and the 2-yr-old (M2) mussel long lines were deployed into two distinct zones (Figure 21b). Mussels were cultivated on 244-m-long suspended mussel lines that are deployed in loops and attached to 76-m-long horizontal long lines anchored in the sediment. These mussel long lines were separated from each other by 12 m (A. Huet, pers. com.). In July 2004, there were two hundred 1-yr-old mussel lines vs. forty 2-yr-old lines in the lease area as most of the latter had already been harvested (A. Huet, pers. com.). At that time, the density of mussel lines, expressed as length of mussel sock per meter square of culture area (where mussel lines were still present), was 26 cm m⁻² in the twomussel zones (M1 and M2).

The giant scallop (*Placopecten magellanicus* Gmelin) has also been cultivated on suspended longlines in HAM since the end of the 1990's to seed juveniles in scallop fishery areas located in the Gulf of St Lawrence (Cliche and Guiguère, 1998). The scallop culture was extended in the south-east of the lagoon (Figure 21b). In fall 2003, juvenile scallops from collectors were transferred to pearl nets (Cliche and Guiguère, 1998). Each pyramidal-shaped cage contained 100 to 150 scallops (shell size: 7 to 25 mm; D. Hébert, pers. com.). Cages were stacked in series of 5 and hung from longlines. One hundred and twenty five of these stacks were installed on each longline (S. Vigneau, pers. com.). As for the mussel

culture, longlines were 76-m-long and were separated from each other by 12 m. In fall 2003, four hundred and sixty five longlines supported scallop cages (\approx 29 to 44 million scallops). In July 2004, after the spring seeding of the majority of the scallops, only seven lines still had pearl net cages (S. Vigneau, pers. com.). At that time, the density of scallop cages, expressed as number of cages per square meter of culture area (where scallop cages were still present) was 0.785 m^{-2} in scallop zone (S).

4.2.3 Experimental design

In situ experiments were performed in HAM between 14 and 23 July 2004. Experiments were carried out in 4 zones: control (C - no bivalve culture), scallop (S), 1-yr-old mussel (M1) and 2-yr-old mussel (M2; Figure 21b). In contrast to many authors (*e.g.* Grenz et al., 1992; Grant et al., 1995; Mazouni et al., 1996), we designated a peripheral control zone rather than a single local control site to distinguish the effect of aquaculture vs. the natural variability of studied parameters (Figure 21b). Since the influence of bivalve biodeposition is typically considered to be restricted to a radius of 10 to 40 m around the farm (Dahlbäck and Gunnarson, 1981; Mattsson and Lindén, 1983; Callier et al., 2006), the control zone was located at more than 100 meters away from the bivalve farms to avoid or limit any potential impact of bivalve biodeposition on the benthic environment. The depth of each study zone was similar ($5.6 \pm 0.1 \text{ m}$).

Pelagic chambers were deployed in each study zone by scuba divers at the mean depth of bivalve structures (3 m) whereas benthic chambers were placed at the water-sediment interface (Figure 22).

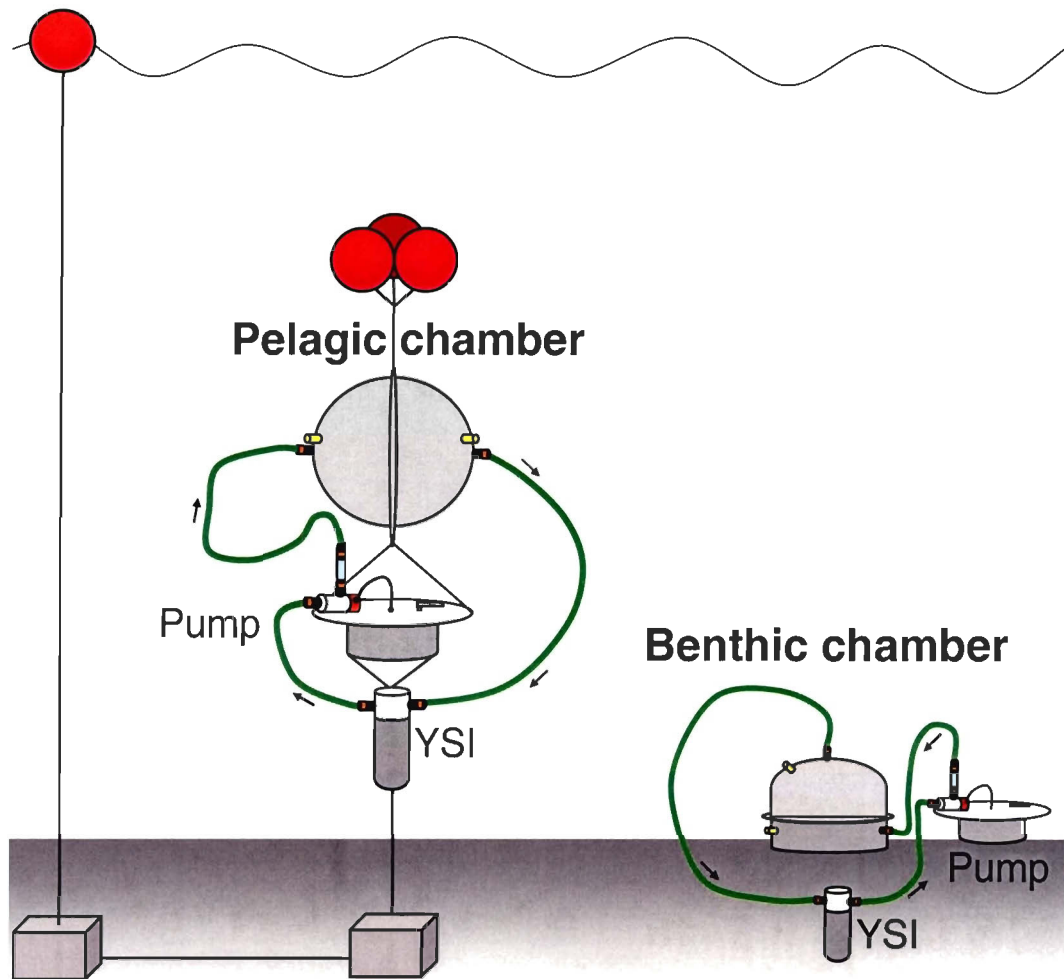


Figure 22: Schematic of *in situ* deployment of pelagic and benthic experimental systems. Both systems consisted of a dark chamber with a port to collect water samples, YSI 6600 probe, and submersible pump connected to waterproof batteries and three hoses. Pelagic chambers were deployed at the same depth as the bivalve structures (ca. 3 m) whereas benthic chambers were placed at the water-sediment interface. The arrows indicate the direction of water circulation in the system

Pelagic chambers were maintained in the water column by anchoring them to the bottom with a cement block while keeping them buoyant with Styrofoam floats (Figure 22). In the control zone, pelagic chambers were filled only with water since there were no aquaculture structures in that zone. In contrast, they were filled with water and culture structures in culture zones (a scallop cage in the scallop zone and a 15 cm mussel line section in mussel zones). Care was taken to ensure that the pearl nets and mussel line sections were disturbed as little as possible as previous work in the area (Richard et al., 2006) has shown that organisms and sediments associated with such structures may have a significant influence on fluxes. Experiments were carried out within each of 6 randomly chosen sites for each interface (pelagic vs. benthic) within each zone (C, S, M1, M2). Thus a total of 48 *in situ* experiments were performed.

4.2.4 Experimental chambers

Macrophytes were not observed on the sea floor or on aquaculture structures in the study zones. Dark chambers were used in preference to clear ones to prevent potential effects of microphyte photosynthesis (Lerat et al., 1990) on biogeochemical fluxes to isolate the effect of aquaculture on respiration and nutrient regeneration rates (Bartoli et al., 2001).

Pelagic chambers were composed of two removable acrylic hemispheres, whereas benthic chambers (Boucher and Clavier, 1990; Richard et al., in press; Thouzeau et al., in press) were composed of an acrylic tube and a removable acrylic hemisphere (Figure 22). The large volume of water in pelagic (82.5 L) and benthic (55.7 to 72.4 L, depending on the

depth to which the base was inserted into the sediment) chambers limited the increases of diffusive and metabolic fluxes caused by confinement or water warming. The large size of the benthic chambers (50 cm diameter, $\sim 0.2 \text{ m}^2$ surface area) was also selected to limit perturbations on biogeochemical processes due to the insertion of the base into the sediment (Glud and Blackburn, 2002) and to minimize the effects of spatial heterogeneity in the distribution of benthic fauna (Balzer et al., 1983).

Each chamber was linked to an adjustable battery-fed submersible pump and YSI 6600 probe (Figure 22). Water flow in each chamber was adjusted to 2 L min^{-1} to homogenize the water inside the enclosures, eliminate noticeable particle resuspension, and allow stable measurements to be recorded by the YSI probes (Richard et al., 2006; Richard et al., in press; Thouzeau et al., in press).

4.2.5 Physico-chemical measurements and sample collections

Pelagic and benthic chambers were incubated for 1 and 2 hours, respectively. These incubation times were selected to allow ammonium fluxes to be measured and to attain final oxygen concentrations that were not lower than 80% of the initial concentrations (Richard et al., 2006; Richard et al., in press). This was to prevent hypoxic conditions from developing that could modify macrofaunal metabolism (Mazouni et al., 1998). The YSI probe recorded oxygen concentration ($\text{mg L}^{-1} \pm 0.01$), temperature ($^{\circ}\text{C} \pm 0.01$) and salinity (± 0.01) in the chamber at 1-min intervals throughout the incubation. This monitoring allowed us to verify if there was any change in the experimental conditions that could

modify the biogeochemical processes in the chambers (*e.g.* an increase in water temperature).

Water samples ($n = 3$) were collected through ports in the chambers by scuba divers using 60-ml syringes at the start, middle (just for benthic chambers) and end of the incubations for nutrient (ammonium, silicate, phosphate, nitrate and nitrite) analyses. At the end of pelagic incubations, scuba divers opened the chambers and collected the scallop cage or mussel line section to determine its composition (cultivated bivalves and associated macrofauna) in terms of biomass and abundance. At the end of benthic incubations, the hemispheres were gently pulled off the bases and scuba divers used 60 ml disposable syringes with the ends cut off to collect three sediment samples for analysis of the organic matter contained within the first two centimetres. A single larger sediment core (SA = 262.5 cm²; Wildish et al., 2003) was also collected by scuba divers for further benthic macrofaunal biomass and abundance analyses.

4.2.6 Sample processing

Pelagic and benthic macrofauna

Aquaculture structure and benthic macrofauna samples were sieved through a 0.5 mm screen. Cultivated bivalves, associated and benthic macrofauna were frozen separately at -18°C until processed. Samples were thawed in the laboratory and organisms counted to calculate the abundance of cultivated bivalves and associated and benthic fauna. The former were dried separately at 60°C for 72 hours and weighted (DW: dry weight with shells). Mussel and scallop biomasses were measured to the nearest 0.1 g with a PG 5001-S

Mettler Toledo balances whereas associated and benthic macrofaunal biomasses were measured to the nearest 10^{-5} g with AG285 Mettler Toledo balances. Following the methods used by Mazouni et al. (1998) and Nizzoli et al. (2006), pelagic macrofaunal biomasses and abundances (in-chamber biomasses and abundances expressed per 15 cm mussel sock and per scallop cage) were standardized to the *in situ* density of aquaculture structures in culture zones (*i.e.* 26 cm of mussel lines and 0.785 cage m^{-2} of lagoon bottom in mussel and scallop zones, respectively) to obtain *in situ* pelagic macrofaunal biomass and abundance (g DW m^{-2} or ind m^{-2}). Benthic macrofaunal biomass and abundance were similarly standardized per m^2 of lagoon bottom.

Sediment organic matter content

Sediment samples were dried separately at 60°C for 72 h, weighted and burned for 4h at 450°C to calculate their ash-free dry weight (AFDW; Byers et al., 1978). Sediment AFDW was measured to the nearest 10^{-5} g with an AG285 Mettler Toledo balance. Sediment organic matter content was expressed as percent total sediment weight (% OM).

Nutrient analyses

Ten millilitres were immediately subsampled from each of the 60 ml water samples in the field to measure ammonium concentration following the orthophtaldialdehyde method outlined by Holmes et al. (1999) with an Aquafluor handheld Turner designs fluorimeter. The remainder of each water sample was stored in cryovials and frozen (-80°C) after filtering through 0.2 μm cellulose acetate Target syringe filters. Analyses for

dissolved nitrate, nitrite, phosphate and silicate were done using a II PAA II Brann + Luebbe auto-analyser following Tréguer and Le Corre (1975).

4.2.7 Flux calculation and standardization

Correction for water influence⁶

Pelagic and benthic biogeochemical fluxes were determined either from the slopes of the linear regressions between oxygen concentration and incubation time (values expressed as $\text{mg O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ h}^{-1}$) or from the changes in nutrient concentrations over the incubation time ($\mu\text{mol nutrients L}^{-1} \text{ h}^{-1}$), multiplied by chamber volume (values expressed as mg or $\mu\text{mol h}^{-1}$). Water within the chambers contributes to biogeochemical fluxes through, for example, degradation of suspended matter and respiration of plankton. However, the aim was to isolate that part of the biogeochemical flux measured in pelagic and benthic chambers that was due uniquely to the presence of the aquaculture structures and benthic interface, respectively. To this end, we subtracted the influence of water (estimated as the mean fluxes measured in the dark pelagic chamber filled with water) from the gross fluxes measured within pelagic and benthic chambers. The mean oxygen consumption measured in water was $0.104 \text{ mg L}^{-1} \text{ h}^{-1}$ whereas mean nutrient fluxes were $0.0679 \text{ (NH}_4\text{)}, -0.0004 \text{ (PO}_4\text{)}, -0.0035 \text{ (Si(OH)}_4\text{)}, 0.0098 \text{ (NO}_3\text{)}, -0.016 \text{ (NO}_2\text{)} \mu\text{mol L}^{-1} \text{ h}^{-1}$.

⁶ See reflexions about this method in the annexe section

Standardization

Fluxes were standardized to a common constant in order to compare among interfaces (pelagic vs. benthic) in culture zones. Following the methods used by various authors (Mazouni et al., 1998; Mazouni, 2004; Nizzoli et al., 2006), gross pelagic fluxes (corrected for water influence) were standardized to *in situ* pelagic macrofaunal biomass (g DW m⁻²). Pelagic fluxes in culture zones were thus expressed as mg (O₂) or μmol (nutrients) m⁻² h⁻¹ and were comparable to benthic fluxes (corrected for water effect) standardized to 1 m² surface area of the bottom. In order to compare effect of pelagic macrofauna biomass (PMB) on the pelagic fluxes among types of aquaculture structure (S, M1, M2), pelagic fluxes were standardized to 1kg-PMB (Nizzoli et al., 2006). As several authors (*e.g.* Baudinet et al., 1990; Balzer et al., 1983; Dame et al., 1989) have done, molar ratios of silicate, nitrogen (ammonium + nitrate + nitrite) and phosphate releases (Si/N/P) were calculated for each experimental chamber deployed in culture zones to obtain mean ratios of nutrient releases per interface per zone.

4.2.8 Statistical analyses

A series of analyses of variance (ANOVAs) were performed for each study objective. The first series of ANOVAs was carried out to compare pelagic macrofaunal (bivalve, associated fauna, total fauna) biomass and abundance (Table 10), and pelagic fluxes (ammonium, silicate, phosphate, nitrate and nitrite; Table 11, Table 12) among culture zones (S, M1, M2). Zone C zone was not included in the latter model as suspended aquaculture was not present in the control zone. The second series of ANOVA compared

sediment organic matter content, benthic macrofaunal biomass and abundance (Table 13), and benthic fluxes (Table 14) among the four zones (C, S, M1 and M2). The interaction among culture zones (S, M1 and M2) and interface types (Pelagic/Benthic) on ratios of nutrient releases (Si/P, N/P; Table 15) and biogeochemical fluxes (Table 16) were also evaluated using ANOVA. The assumptions of normality and homoscedasticity were evaluated using the Shapiro-Wilk (Shapiro and Wilk, 1965) and Brown-Forsythe (Brown and Forsythe, 1974) tests, respectively. When required, data were log- or root-transformed to satisfy both assumptions (details given where appropriate). A single replicate was excluded from each of the pelagic (M2 bivalve abundance) and benthic (C sediment organic content) databases as their Cook's D influences were greater than $4/n$ (n = total number of replicates; Cook and Weisberg, 1982). Tukey HSD (Honestly Significant Difference) pair-wise multiple comparison tests adapted to unbalanced designs (Kramer, 1956; Hayter, 1984) were used to identify the differences when a source of variation was significant. Although biogeochemical fluxes were separately analysed, they were represented in the same figure to avoid information redundancy.

4.3 Results

4.3.1 Influence of mussel and scallop cultures on the pelagic environment

Pelagic macrofauna

In culture zones, «suspended» pelagic macrofaunal biomass and abundance varied from 47.8 to 503.1 g DW m⁻² and 181.5 to 2408 ind m⁻², respectively. Pelagic macrofaunal biomass and abundance differed among culture zones (Table 10) such that M2>M1>S (total

faunal and cultivated bivalve biomasses; Figure 23a), $M2=S>M1$ (associated fauna biomass; Figure 23b), and $S>M2>M1$ (total faunal and associated faunal abundances; Figure 23c).

Table 10: Results of the analyses of variance testing the effect of culture zone (S, M1 and M2) on the biomass and abundance of total suspended macrofauna (Total), cultivated bivalves (Bivalve) and associated fauna (Associated)

Variable	Source	df	MS	F	p
Biomass	Total [†]	ZONE	2	4.06	56.54 < 0.0001
		Error	14	0.07	
	Bivalve [†]	ZONE	2	4.36	59.07 < 0.0001
		Error	14	0.07	
	Associated [‡]	ZONE	2	7.66	19.74 < 0.0001
		Error	14	0.39	
Abundance	Total [†]	ZONE	2	3.68	32.13 < 0.0001
		Error	14	0.11	
	Bivalve [†]	ZONE	2	0.54	10.14 0.0019
		Error	14	0.05	
	Associated [†]	ZONE	2	6.79	40.37 < 0.0001
		Error	14	0.17	

[†] ln (x), [‡] \sqrt{x}

The biomass of pelagic macrofauna was mainly represented by cultivated bivalves (86.61 to 99.98%; Figure 23a) whereas the abundance of pelagic macrofauna was mainly represented by associated fauna (56 to 94%; Figure 23c).

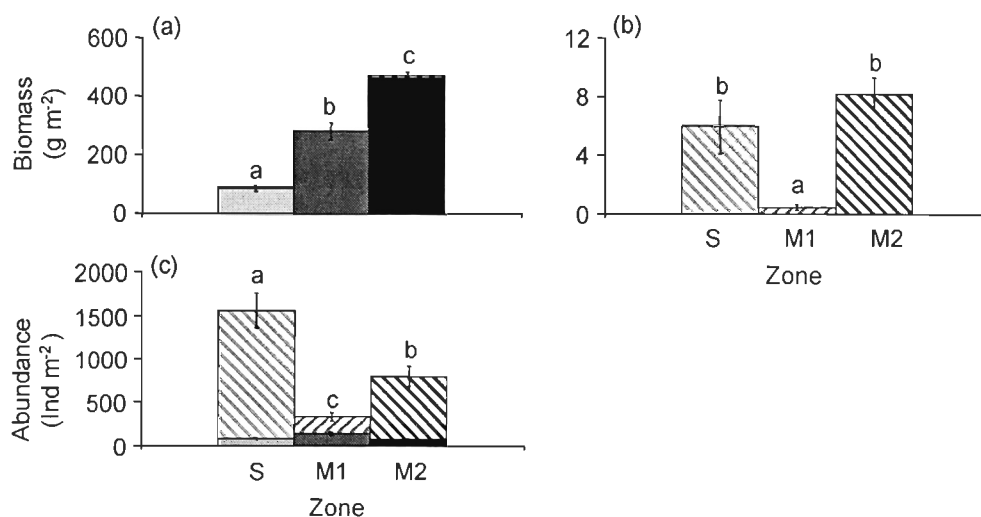


Figure 23: Mean (\pm SE) pelagic macrofaunal (a, b) biomass and (b) abundance in scallop (S), 1-yr-old mussel (M1) and 2-yr-old mussel (M2) zones in HAM. Solid bars represent the biomass or abundance of the cultivated bivalves whereas hatched bars represent biomass and abundance of the associated fauna. Note that (b) focuses on the mean biomass of associated fauna biomass among culture zones and that the y-scale differs from that in (a). Different letters indicate significant differences between culture zones

Pelagic fluxes

Pelagic oxygen fluxes were negative whereas nutrient fluxes were mostly positive, highlighting oxygen consumption and nutrient releases in the water column originated from the aquaculture structures (Figure 24a-f). The greatest nutrient release by aquaculture structures was ammonium, followed by phosphate, silicate, nitrate and then nitrite (Figure 24b-f). Pelagic oxygen consumption varied among culture zones (Table 11) and was twice as great in 2-yr-old mussel zone than in scallop zone (Figure 24a).

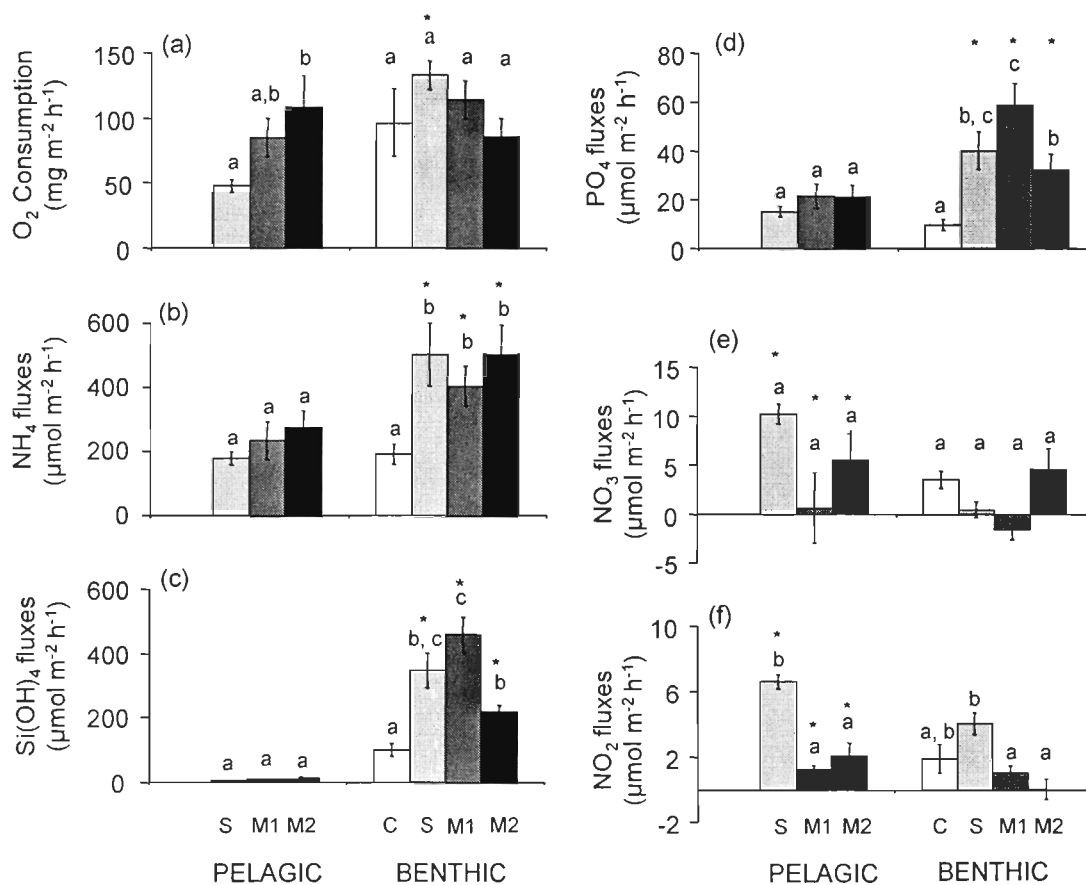


Figure 24: Mean (\pm SE) pelagic and benthic fluxes measured in scallop (S), 1-yr-old mussel (M1) and 2-yr-old mussel (M2) and in control (C: only for benthic fluxes) zones in HAM: (a) oxygen consumption (O_2), and (b) ammonium (NH_4), (c) silicate ($Si(OH)_4$), and (d) phosphate (PO_4) fluxes. Different letters indicate significant differences between culture zones for a given interface (*i.e.* benthic or pelagic). Stars indicate a significant difference between interface types for a given culture zone (*i.e.* S, M1 or M2)

Pelagic ammonium, phosphate, silicate and nitrate fluxes did not vary among culture zones (Table 11, Figure 24b-e). Pelagic nitrite fluxes were more than 5 times greater in scallop zone than in mussel zones (Table 11, Figure 24f).

Table 11: Results of analyses of variance testing the effect of culture zone (S, M1 and M2) on pelagic fluxes (oxygen: O₂, ammonium: NH₄, phosphate: PO₄, silicate: Si(OH)₄, nitrate: NO₃, nitrite: NO₂)

Fluxes	Source	df	MS	F	p
O ₂ [†]	ZONE	2	0.84	4.853	0.0251
	Error	14	0.17		
NH ₄	ZONE	2	12876.2	1.013	0.3883
	Error	14	12712.3		
PO ₄ [†]	ZONE	2	0.16	0.835	0.4542
	Error	14	0.19		
Si(OH) ₄ [†]	ZONE	2	0.89	2.117	0.1573
	Error	14	0.42		
NO ₃	ZONE	2	138.28	3.238	0.0699
	Error	14	42.71		
NO ₂	ZONE	2	48.45	35.26	< 0.0001
	Error	14	1.37		

† ln (x)

Standardized (to 1 kg PMB) pelagic fluxes measured at the interface of aquaculture structures varied among aquaculture structure types (Table 12). Biogeochemical fluxes were always either significantly greater at the interface of scallop cages than at the interface of mussel lines or else showed this same trend (Si(OH)₄: Table 12).

Table 12: Mean fluxes (\pm SE) measured at the interface of aquaculture structures (S, M1, M2) standardized to 1kgDW of macrofauna (bivalve + associated fauna). Fluxes are expressed as mg O₂ and μ mol nutrient kgDW⁻¹ h⁻¹. Significance of analysis of variance (ANOVA) and HSD tests comparing the influence of aquaculture structure type (S, M1, M2) on pelagic fluxes are also given

	O ₂	NH ₄	PO ₄ [†]	Si(OH) ₄	NO ₃	NO ₂ [†]
S	557.53 \pm 94.94	2008.89 \pm 234.98	175.05 \pm 29.50	78.12 \pm 19.83	119.61 \pm 16.50	76.61 \pm 8.57
M1	311.72 \pm 49.58	834.70 \pm 172.44	76.38 \pm 14.31	41.95 \pm 6.49	1.29 \pm 12.49	4.58 \pm 0.38
M2	223.84 \pm 36.61	566.18 \pm 88.09	44.57 \pm 8.30	31.70 \pm 8.97	12.27 \pm 6.02	4.54 \pm 1.69
ANOVA	0.0113	0.0002	0.0005	0.0738	< 0.0001	< 0.0001
HSD	S \geq M1 \geq M2	S > M1 = M2	S > M1 = M2	S = M1 = M2	S > M2 = M1	S > M2 = M1

† $\sqrt{(x)}$

4.3.2 Influence of mussel and scallop cultures on the benthic environment

Sediment organic matter content

Sediment organic matter content (%OM) ranged from 3.4 to 36.2% and differed among zones (Table 13).

Table 13: Results of analyses of variance testing the effect of zone (C, S, M1 and M2) on sediment organic matter content (OM) and macrofaunal biomass and abundance

Variable	Source	df	MS	F	p
% OM [†]	ZONE	3	1.42	8.03	0.0012
	Error	19	0.18		
Biomass [‡]	ZONE	3	2.91	2.77	0.0696
	Error	19	1.05		
Abundance [§]	ZONE	3	3065.1	13.55	< 0.0001
	Error	19	226.1		

† $\ln(x)$, ‡ $\ln(x+1)$, § $\sqrt{(x)}$.

The results of the *a posteriori* tests showed that the mean organic matter content in the first two centimetres of sediment was more than twice as great in the two mussel zones (M1 and M2) than in control and scallop zones (Figure 25a). % OM tended to be greater in the scallop zone than in control zone but this trend was not significant (Figure 25a).

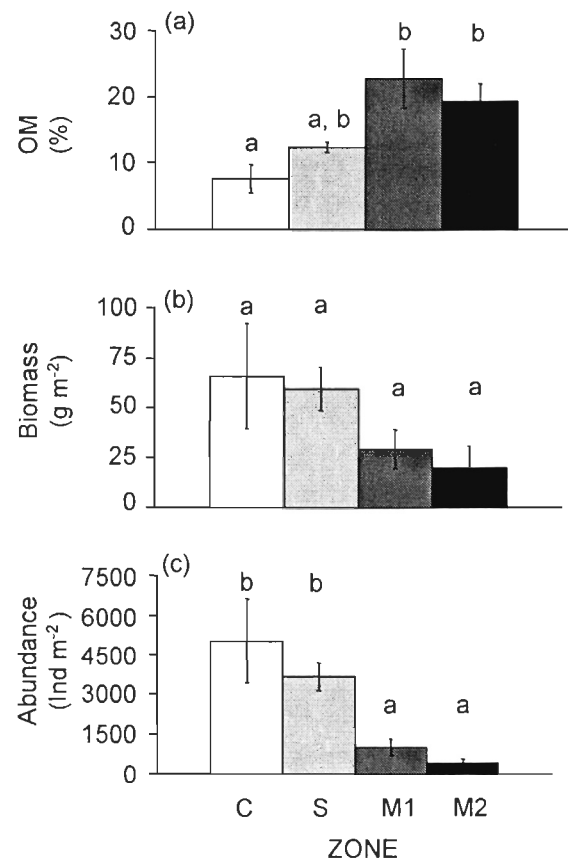


Figure 25: Mean (\pm SE) sediment organic matter (OM) content (a), benthic macrofaunal biomass (b) and abundance (c) measured in control (C), scallop (S), 1-yr-old mussel (M1) and 2-yr-old mussel (M2) zones in HAM. Different letters indicate significant differences between culture zones

Benthic macrofauna

Benthic macrofaunal biomass ranged from 0.2 to 142 g DW m⁻². Although the trend for biomass among zones was C, S > M1, M2 (Figure 25b), mean macrofaunal biomass did not vary significantly among zones (Table 13). Benthic macrofaunal abundance varied from 76 to 10,857 ind m⁻² and varied significantly among zones (Table 13) such that it was 6 times greater in the control and scallop zones than in the mussel zones (Figure 25c).

Benthic fluxes

As observed in the water column, oxygen fluxes were negative, indicating oxygen consumption at the benthic interface (Figure 24a). Except for nitrate fluxes, which were negative in the M1 zone, mean fluxes of the other nutrients were positive, highlighting nutrient releases from the sediments (Figure 24b- f). Ammonium represented the greatest release at the benthic interface, followed by silicate, phosphate, nitrate and nitrite releases (Figure 24). In contrast to oxygen consumption and nitrate fluxes, ammonium, silicate, phosphate and nitrite fluxes varied significantly among zones (Table 14 and Figure 24). The mean ammonium, silicate and phosphate fluxes were 2.5 to 4.5 times greater in culture zones (S, M1, and M2) than in control zone (C; Figure 24b-d). Benthic ammonium fluxes did not vary among culture zones (Figure 24b). In contrast, mean silicate and phosphate fluxes were greater in the M1 than the M2 zone (Figure 24c, d). Mean nitrite fluxes were more than 7 times greater at the water-sediment interface in the scallop zone than in mussel zones (Figure 24f).

Table 14: Results of analyses of variance testing the effect of zone (C, S, M1 and M2) on benthic fluxes (oxygen: O₂, silicate: Si(OH)₄, ammonium: NH₄, phosphate: PO₄, nitrate: NO₃, nitrite: NO₂)

Fluxes	Source	df	MS	F	p
O ₂	ZONE	3	2471.59	1.63	0.2156
	Error	19	1515.55		
NH ₄	ZONE	3	116103	3.37	0.0401
	Error	19	34457		
Si(OH) ₄	ZONE	3	133846	12.61	< 0.0001
	Error	19	10613		
PO ₄	ZONE	3	2259.01	7.84	0.0013
	Error	19	288.2		
NO ₃	ZONE	3	46.1	1.6	0.222
	Error	19	28.77		
NO ₂	ZONE	3	17.21	7.14	0.0021
	Error	19	2.41		

4.3.3 Pelagic vs. benthic interfaces

Ratio of nutrient releases

The mean release ratio of silicate to phosphate (Si/P) was significantly different among interfaces (Table 15) and was greater at the benthic interface than at the interface of aquaculture structures. In contrast, mean release ratios of nitrogen to phosphate (N/P) did not differ among culture zones and interfaces (Table 15). The mean release ratio between silicate, nitrogen and phosphate (Si/N/P) was thus 0.64/13.12/1 at the pelagic interface and 8.34/13.12/1 at the benthic interface.

Table 15 : Results of analyses of variance testing the effect of culture zones (ZONE: S, M1 and M2), interface type (INT: Pelagic, Benthic) and their interaction (ZONE*INT) on nutrient ratios: Silicate/Phosphate (Si/P) and Nitrogen/Phosphate (N/P)

Ratio	Source	df	MS	F	p
Si/P [†]	ZONE	2	0.02	0.12	0.8879
	INT	1	38.55	276.79	< 0.0001
	ZONE*INT	2	0.18	1.31	0.285
	Error	29	0.14		
N/P	ZONE	2	130.62	3.28	0.0521
	INT	1	0.38	0.01	0.9227
	ZONE*INT	2	37.84	0.95	0.3987
	Error	29	39.87		

† \sqrt{x}

Contribution to oxygen and nutrient pools

Oxygen consumption was observed at both interfaces (pelagic and benthic) in culture zones (Figure 24) and was a function of the interaction between zone (M1 vs. M2 vs. S) and interface (pelagic vs. benthic; Table 16). Oxygen consumption did not vary significantly among interfaces in M1 and M2 zones but was 2.8 times greater at the benthic interface than at the pelagic (*i.e.* pearl net) interface in the scallop zone (Figure 24a). Ammonium fluxes varied significantly among interfaces in culture zones (Table 16) such that they were twice as great at the benthic interfaces as at the aquaculture structure interfaces (Figure 24b).

Ammonium was the nutrient that was released in the greatest quantity in culture zones. Silicate fluxes were a function of the interaction between zone and interface (Table 16) and were, overall, about 33 times greater at the benthic than at the pelagic interfaces (Figure 24c).

Table 16: Results of analyses of variance testing the effect of culture zone (ZONE: S, M1 and M2), interface type (INT: Pelagic, Benthic) and their interaction (ZONE*INT) on biogeochemical fluxes (oxygen: O₂, silicate: Si(OH)₄, ammonium: NH₄, phosphate: PO₄, nitrate: NO₃, nitrite: NO₂)

Fluxes	Source	df	MS	F	p
O ₂	ZONE	2	288.9	0.25	0.7836
	INT	1	8067.29	6.87	0.0138
	ZONE*INT	2	8298.35	7.06	0.0032
	Error	29	1174.58		
NH ₄	ZONE	2	14690.1	0.52	0.5972
	INT	1	518194.1	18.51	0.0002
	ZONE*INT	2	17969.89	0.64	0.5335
	Error	29	27988.83		
SiOH ₄ [†]	ZONE	2	0.7	2.67	0.0862
	INT	1	111.77	427.16	< 0.0001
	ZONE*INT	2	0.96	3.68	0.0377
	Error	29	0.26		
PO ₄ [†]	ZONE	2	0.44	2.12	0.138
	INT	1	5.6	26.99	< 0.0001
	ZONE*INT	2	0.32	1.55	0.2302
	Error	29	0.21		
NO ₃	ZONE	2	126.26	4.68	0.0173
	INT	1	163.39	6.06	0.0201
	ZONE*INT	2	67.21	2.49	0.1004
	Error	29	26.98		
NO ₂	ZONE	2	69.3	39.95	0.001
	INT	1	23.35	13.46	< 0.0001
	ZONE*INT	2	4.49	2.59	0.0922
	Error	29	1.73		

† ln (x)

Phosphate fluxes varied also among interfaces (Table 16) such that benthic fluxes were more than twice those at pelagic aquaculture structure interfaces (Figure 24d). Nitrate fluxes varied among interfaces and zones (Table 16). Overall, they were almost 5 times

greater at pelagic than at benthic interfaces (Figure 24e). As an extreme example, the mean nitrate flux was about 22 times greater at the pearl net interface than at the benthic interface in the scallop zone (Figure 24e). Mean nitrate releases were greater in scallop and 2-yr-old mussel zones than in 1-yr-old mussel zones. Nitrite fluxes varied significantly between zones and interfaces (Table 16). Overall, pelagic nitrite fluxes were twice those of benthic nitrite fluxes (Figure 24f). The mean nitrite releases were about 5 times greater in the scallop zone than in the two mussel zones, which did not differ (Figure 24f).

4.4 Discussion

4.4.1 Influence of mussel and scallop cultures on the pelagic environment

The introduction of aquaculture structures increased abundance and biomass of sessile organisms in the water column in HAM. As suggested by other authors (*e.g.* Lesser et al., 1992; Ross et al., 2004; McKindsey et al., 2006b) the aquaculture structures provided novel substrates for the settlement and growth of a variety of benthic invertebrates. Biofouling was greater on scallop cages and 2-yr-old mussel lines than on 1-yr-old mussel lines. This may be explained by the comparatively larger surface area available for settlement and growth on scallop cages and the greater immersion time of 2-yr-old mussel lines, compared with 1-yr-old lines. However, the degree of biofouling on aquaculture structures observed in HAM was not great relative to observations in other shellfish culture areas around the world. Indeed, the associated fauna only represented between 0.01 % (M1) to 2.5% (M2) of total macrofaunal biomass associated with mussel lines in this study. In contrast, mussel socks from the ria de Arosa in Spain supported over 400 DW of epifauna

(34% of total biomass) for every metre of mussel sock (Tenore and González, 1976). In the Thau lagoon (France), the associated fauna (mainly ascidians) can represent up to 80% of total biomass on oyster ropes in July (Mazouni, 1995). Likewise, the maximum dry weight of associated fauna per scallop cage was 12.52 g in HAM, whereas it was almost 200 g in August in Baie des Chaleurs, eastern Canada (Claereboudt et al., 1994).

Aquaculture structures, composed of the mooring system, the cultivated bivalves and the associated fauna-organic matter complex, represent novel “suspended benthic interfaces” in the water column and may be new interfaces for biogeochemical exchanges (Mazouni et al., 2001; Mazouni, 2004; Nizzoli et al., 2006). In HAM, mussel lines and scallop cages may be considered as suspended bivalve communities, which associated oxygen consumption as has been observed for benthic mussel beds by Dankers et al. (1989), and nitrogen and phosphate releases to the adjacent waters, as has been observed in benthic systems by Dame et al. (1984, 1985, 1989) for oyster reefs and by Asmus et al. (1995) for mussel beds. Considering the low biomass of fauna associated with aquaculture structures in HAM, in particular in M1, respiration and excretion by cultivated bivalves were likely mainly responsible for the observed great pelagic fluxes, as was noted by Richard et al. (2006) at the interface of mussel line sections in laboratory experiments. However, cultivated bivalves and biofouling organisms can generate considerable amounts of organic matter (Callier et al., 2006) and this may accumulate within aquaculture structures (Arakawa, 1990; Mazouni et al., 2001; Nizzoli et al., 2006). Thus, the observed oxygen consumption and ammonium and phosphate releases could also have originated from the degradation of biodeposits trapped within the structures. Diatom cell walls contain

silica embedded within an organic matrix (Bidle and Azam, 1999) and silicate releases at the pelagic interfaces are likely to originate from the dissolution of diatom frustules (Balzer et al., 1983; Lerat et al., 1990) trapped in biodeposits accumulated between mussel shells or in the net of scallop cages.

Although pelagic macrofaunal biomass in the 2-yr-old mussel zone was almost 2 (M1) to 5 (S) times greater than in other culture zones, of all the fluxes measured, only pelagic oxygen consumption in the M2 zone was greater than that observed in the scallop zone. In contrast to what was expected, based on biomass differences among zones, the 2-yr-old mussel lines did not have a greater influence on pelagic nutrient fluxes than did the other cultures in HAM. Macrofaunal biomass-standardized pelagic fluxes (to 1kg PMB) were greater at the interface of scallop cages than at the interface of mussel lines. Since bivalve physiology depends on species (Tenore et al., 1973; Qian et al., 2001) and individual age or size (Yukihira et al., 1998; Sukhotin and Pörtner, 2000; Qian et al., 2001), 1-yr-old scallops may have greater respiration and excretion rates than do 2-yr-old mussels. Nevertheless, the metabolism of 1-yr-old scallops alone can probably not entirely explain the greater ammonium, phosphate releases at the scallop cage interface and even less in the case of silicate. We suggest that the contribution of the “associated fauna-organic matter complex” to pelagic fluxes would be greater at scallop pearl net interfaces than at mussel line interfaces due to the greater quantity of trapped organic matter and abundance of small-sized macrofaunal organisms (*e.g.* the burrowing amphipods *Corophium* sp.) that are associated with pearl nets. Structural differences among aquaculture devices could also explain the greater nitrate and nitrite releases at the interface of scallop cages. Indeed, in

contrast to mussels that are attached on lines, scallops are held in cages. The dissolved products excreted by scallops, as ammonium, could diffuse through the net of the cages, stimulate the nitrification process and be released as nitrite and nitrate forms to the adjacent water. In contrast, ammonium excreted by mussels was released into the adjacent water. Moreover, the water exchanges through the mesh of scallop cages and the bioturbation activities (burrow construction and irrigation) by dense amphipod (*Corophium* sp.) populations may favour the oxygenation and degradation of the trapped organic matter (Pelegri and Blackburn, 1994; Mermillond-Blondin et al., 2004, 2005), stimulate the nitrification process (Henricksen and Kemp, 1988; Gilbert et al., 1997; Christensen et al., 2003), and enhance oxygen and nutrient fluxes (Mermillond-Blondin et al., 2004, 2005) at scallop cage interfaces.

4.4.2 Influence of mussel and scallop cultures on the benthic environment

Dense assemblages of filter-feeding bivalves remove suspended matter from the water column and transfer it as feces or pseudofeces to the bottom (Peterson and Heck, 1999; Cranford et al., 2003). Indeed, shellfish farms are well known to enhance the sedimentation rates due to bivalve biodeposition (Dahlbäck and Gunnarson, 1981; Hatcher et al., 1994; Callier et al., 2006). In HAM, the organic matter content in the first two centimetres of sediment beneath suspended mussel lines was more than twice that observed in the control zone. This organic matter enrichment may originate from the accumulation of mussel feces and pseudofeces on the bottom, as observed by several authors (Dahlbäck and Gunnarsson, 1981; Stenton-Dozey et al., 2001; Hartstein and Rowden, 2004). In contrast,

scallop cages did not induce significant organic enrichment in the first two centimetres of sediment. This may be explained by the low macrofaunal biomass (bivalves + associated fauna) in scallop cages as compared to that associated with mussel lines. Mallet et al. (2006) found a similar result for oyster culture in New Brunswick (Canada). Alternatively, the great variability of sediment organic matter content in the control zone could have masked the influence of scallop cages on sediment organic matter enrichment.

In contrast to other cultures (see Hatcher et al., 1994; Grant et al., 1995; Christensen et al., 2003), the suspended bivalve cultures in HAM did not significantly modify the benthic macrofauna in culture zones. Nevertheless, the benthic macrofaunal abundance was 6 times lower in mussel cultures than in control zone. This change is likely due to the organic enrichment observed under mussel lines, as has been noted in several studies (*e.g.* Mattsson and Lindén, 1983; Hartstein and Rowden, 2004).

High sediment organic matter content is known to stimulate microbial (Dahlbäck and Gunnarson, 1981; La Rosa et al., 2001b) and macrofaunal (Pearson and Rosenberg, 1978) activity and consequently increase oxygen consumption (Mattsson and Lindén, 1983; Christensen et al., 2003; Cranford et al., 2003). Indeed, oxygen consumption measured under aquaculture structures is often greater than that measured outside the farms (Hargrave et al., 1993; Mazouni et al., 1996; Christensen et al., 2003). In HAM, although sediment organic enrichment and decreased macrofaunal abundance was observed under suspended mussel lines, oxygen consumption did not differ between the control and culture zones. This was also observed by Stenton-Dozey et al. (2001) in South Africa, Grant et al. (1995) in Nova Scotia (Canada), and Richard et al. (in press) in Grande-Entrée lagoon. Benthic

oxygen consumption is driven by the respiration of organisms and by the microbial-mediated oxidation of organic matter and reduced inorganic metabolites (Nickell et al., 2003). Since respiration of macrofaunal community depends partly on biomass (Mazouni et al., 1996) and abundance (Nickell et al., 2003), the benthic oxygen demand observed in mussel cultures and control zone are likely driven by different process. The measurement of CO₂ production and calculation of benthic respiratory quotient (CO₂/O₂) in dark conditions would have permitted to distinguish aerobic and anaerobic processes that drove oxygen demand in each experimental zone (Hargrave and Phillips, 1981; Hatcher et al., 1994; Welsh, 2003).

Benthic ammonium, phosphate and silicate fluxes were 2 to 5 times greater in bivalve culture than in control zones. The large ammonium and phosphate releases measured at the benthic interface in culture zones could result from the degradation of the bivalve feces and pseudofeces since bivalve biodeposits are rich in nitrogen and phosphorus (Kautsky and Evans, 1987). Similarly to what may occur for suspended interface, higher silicate fluxes under aquaculture structures could originate from the dissolution of diatom tests trapped in biodeposits accumulated at the benthic interface (Balzer et al., 1983). Drastic increases in nutrient fluxes are often correlated with biodeposit accumulation on the bottom under shellfish farms (Baudinet et al., 1990; Grenz et al., 1992; Christensen et al., 2003). Since scallop cages did not induce organic enrichment in the underlying sediments, great benthic nutrient fluxes in the zone could signify that scallop biodeposits reaching the water-sediment interface beneath the cages were completely remineralized and did not accumulate.

The influence of mussel lines on sediment organic content and macrofauna communities was greater than that of scallop cages. Nevertheless, in contrast to what was expected, nutrient fluxes were not significantly greater in 2-yr-old mussel zone than in 1-yr old mussel and scallop zones. The quantity and quality of biodeposits underneath aquaculture structures could vary among culture zones, since biodeposition rate and biodeposit composition vary according to bivalve species (Shumway et al., 1985) and age (Callier et al., 2006). Great nitrite releases in the scallop zone may result from nitrification processes enhanced by bioturbation by the dense sub-surface deposit feeder population (*Pectinaria* sp.) observed in that zone. Nitrification is favoured (Jenkins and Kemp, 1984; Kristensen and Blackburn, 1987) by a deeper oxic layer and increased oxygen diffusion through the finer sediments due to bioturbation (Pearson and Rosenberg, 1978).

4.4.3 Pelagic vs. benthic interfaces: relative contributions and roles

Several authors (Kaspar et al., 1985; Baudinet et al., 1990; Mazouni et al., 1996) have suggested that nutrient regeneration in shallow waters is ensured by benthic remineralization as sediments may regulate the production (fluxes) and standing stocks (concentrations) of nutrients in the water. This study showed that mussel lines and scallop cages acted as additional sink for oxygen and sources of nutrients in the water column in HAM. Thus both pelagic and benthic interfaces contribute to the production and standing stocks of nutrients and oxygen in the water column. This study highlighted that the contribution of aquaculture structures to oxygen and nutrient pools was considerable when compared to benthic interfaces. Indeed, the contribution of mussel lines (vs. benthic

interface) to oxygen pool was approximately 50% of the total combined consumption in the mussel zones whereas scallop cages accounted for approximately 25% of the total oxygen consumption in the scallop zone. The contributions of aquaculture structures to the total ammonium and phosphate releases by both interfaces were greater than 30%. By comparison, the contribution of mussel ropes to the ammonium pool in Sacca di Goro lagoon, Italy, was similar to that of the benthic interface ($1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$; Nizzoli et al., 2006). In Thau lagoon, the contribution of oyster ropes to the total ammonium produced by both interfaces was more than 90% in July ($3000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$ vs. $250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$ for sediment; Mazouni, 2004). The greater ammonium releases and contributions to ammonium standing stocks in Italy and France likely result from the greater cultivated bivalve biomasses in those locations relative to that cultured in HAM. Indeed, mussel biomass in Sacca di Goro in July (3 kg WW m^{-2} ; Nizzoli et al., 2006) was more than 2 times greater than the 2-yr-old mussel biomass in HAM ($460.78 \text{ g DW m}^{-2}$ with shell = $1.25 \text{ kg WW m}^{-2}$ in this study) and oyster biomass in Thau lagoon (Mazouni, 2004) was more than 15 times greater (1000 vs. $68.51 \text{ g AFDW m}^{-2}$). One possible effect of nutrient releases at aquaculture structure interfaces could be an enhancement of primary production through a feedback loop (phytoplankton consumed by the bivalves would be rapidly remineralized), as suggested by Dame et al. (1985) and Dame and Libes (1993) for oyster reef, and Kaspar et al. (1985) for mussel farms.

Biogeochemical processes differ between pelagic and benthic interfaces, as shown by the mean Si/N/P ratios (13-fold difference for silicate). In HAM, silicate releases at benthic interfaces were greater than 30 times those at aquaculture structure interfaces. This

result highlights the dominant role of benthic relative to pelagic interfaces for silicate cycling with a turnover known to be fasted due to bivalve biodeposition (Ragueneau et al., 2002; Thouzeau et al., in press). Disequilibria in nutrient release kinetics can alter nutrient ratios and the specific composition of phytoplankton communities (Baudinet et al., 1990). The two interfaces could therefore have a different influence on phytoplankton production and composition. The great silicate supply by the benthic interface may favour siliceous phytoplankton production (Egge and Asknes, 1992), whereas the great pelagic nitrogen releases may favour non-siliceous phytoplankton (Officer et al., 1982; Smayda, 1990). Pelagic nitrogen was mainly released as ammonium which may favour the growth of small-sized phytoplankton (Officer et al., 1982). Aquaculture structures also play a role in nitrate and nitrite cycling in HAM as they may enhance the standing stocks of these nutrients. The proportional contribution of pelagic releases to nitrate and nitrite pools varied between 65% and 95% (of the combined total released by benthic and pelagic interfaces). Nitrite-nitrate availability was greater in scallop zone than in mussel zones, which may favour the production of large-sized phytoplankton (Officer et al., 1982).

This study showed that (i) mussel lines and scallop cages acted as suspended macrofaunal communities that increased oxygen consumption and nutrient releases (especially ammonium and phosphate) in the water column. (ii) Mussel culture induced organic matter enrichment in the sediment and decreased benthic macrofauna abundance, in contrast to scallop culture, which did not. Nevertheless, great nutrient releases were observed at the water-sediment interface in all zones with suspended bivalve culture. (iii)

Pelagic interfaces contribute to oxygen and nutrient pools but their contribution in HAM is slight as compared to intensive farms elsewhere in the world. The pelagic and benthic interfaces had different influences on nutrient cycles as benthic interfaces exhibited major silicate turnover whereas aquaculture structures (especially scallop cages) mainly modified nitrate and nitrite pools. This study emphasized that the influence of aquaculture structures on biogeochemical fluxes should not be ignored. In contrast to what we expected, 2-yr-old mussel lines did not have a greater influence on pelagic and benthic fluxes than did other culture types. Further manipulative experiments could test (i) the influence of the species being cultivated, of individual age/size and bivalve density/biomass, and of the associated fauna-organic matter complex on pelagic fluxes, and (ii) the influence of species-related biodeposition gradients on sediment organic matter enrichment, benthic nutrient fluxes, and benthic community changes.

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 ce Doctorat, à savoir : (i) tester l'influence estivale de structures aquacoles en suspension (moules et pétoncles) sur l'environnement benthique des deux lagunes des Îles de la Madeleine, (ii) montrer que les structures aquacoles en suspension dans leur entité (bivalves + complexe «faune associée - matière organique»), augmentent les flux biogéochimiques, liés aux processus de respiration des organismes et de dégradation de la matière organique, dans l'eau adjacente, et (iii) comparer l'influence de chacune des interfaces (en suspension et benthique) sur les flux biogéochimiques, afin de montrer que les structures aquacoles peuvent jouer un rôle non négligeable dans la modification des bilans des principaux cycles biogéochimiques. Afin d'éviter les redondances avec les discussions des trois chapitres précédents, la majorité de cette discussion générale (partie récapitulative) ne contient pas de références bibliographiques, alors que de nouvelles réflexions ou perspectives, non évoquées au sein des chapitres, y sont développées.

5.1 Influence de l'aquaculture sur l'environnement benthique

5.1.1 Récapitulatif des résultats obtenus

Les résultats de deux séries d'expérimentations, réalisées *in situ* dans les lagunes de Grande-Entrée (GE : été 2003, Chapitre 1) et du Havre-aux-Maisons (HAM : été 2004, Chapitre 3), montrent que les filières de moules de 2 ans (M2), les filières de moules de 1 an (M1) et les paniers de pétoncles (S) ont une influence estivale plus ou moins importante sur l'environnement benthique des sites de cultures. En effet une augmentation de la teneur

en matière organique dans le sédiment a pu être observée sous les structures aquacoles de certains sites de cultures (M2-GE, M1-HAM, M2-HAM). Ceci résulte probablement de la sédimentation et de l'accumulation dans le sédiment des biodépôts de bivalves et de la faune associée établis sur les structures aquacoles. Une augmentation drastique des flux de silicate, d'ammonium et de phosphate a pu être observée à l'interface eau-sédiment de certains sites de cultures, révélant ainsi la dégradation des biodépôts fraîchement sédimentés (S-HAM) et/ou accumulés à l'interface eau-sédiment (M2-GE, M1-HAM, M2-HAM).

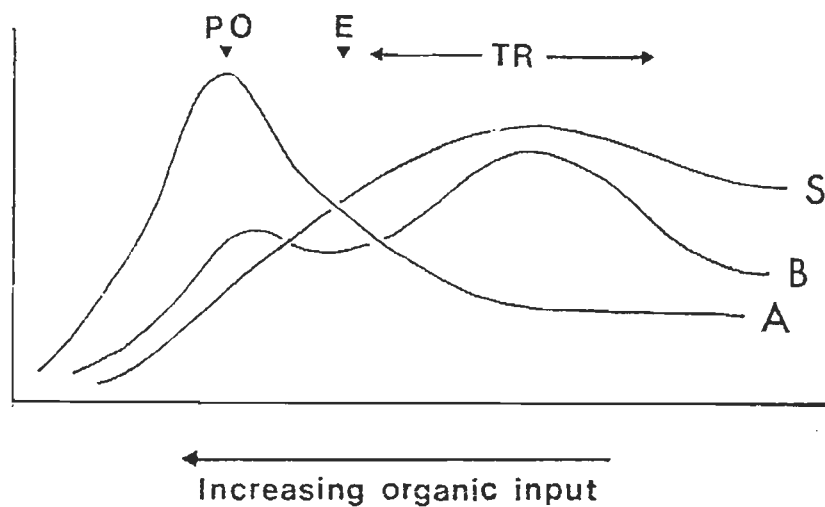


Figure 26 : Variation générale des paramètres SAB selon un gradient d'enrichissement en matière organique : S, nombre d'espèces ; A, abondance ; B, biomasse ; PO, pic d'opportunistes ; E, point d'écotone ; TR, zone de transition (Pearson et Rosenberg, 1978)

Contrairement à ce que nous supposions, par rapport au schéma d'évolution classique de la littérature (Figure 26), la sédimentation et/ou l'accumulation de biodépôts à l'interface

benthique des sites de cultures ne semblent pas modifier la biomasse totale des organismes benthiques au niveau des deux lagunes. Cependant une variation significative de l'abondance des organismes benthiques a été observée sous les filières de moules au niveau des deux lagunes, montrant ainsi que ces cultures ont une influence sur les communautés benthiques. À la différence des teneurs en matière organique, des flux de sels nutritifs et de l'abondance des organismes benthiques, les consommations en oxygène mesurées à l'interface eau-sédiment ne varient pas significativement entre les sites de culture et les sites témoins (dépourvus de structures). La demande benthique en oxygène étant régie par plusieurs processus, tels que la respiration des organismes ou l'oxydation par la boucle microbienne de la matière organique et des métabolites inorganiques réduits, l'importance relative de chacun de ces processus pourrait néanmoins différer entre les sites témoins et les sites de cultures.

Les résultats du chapitre I montrent que l'influence sur l'environnement benthique des filières de moules de 2 ans est supérieure à celle des moules de 1 an dans la lagune de GE. Cette variation d'influence est attribuée à la différence des taux de sédimentation observée par Callier *et al.* (2006). La sédimentation mesurée sous les filières de moules de 1 an n'est probablement pas suffisamment importante pour entraîner des changements majeurs au niveau de l'environnement benthique. À l'inverse, dans la lagune du HAM, où la biomasse des organismes pélagiques, pondérée à l'aire de culture, observée au niveau des sites de moules de 1 an (M1) est presque 5 fois supérieure à celle observée dans la lagune de GE (Figure 27), l'influence sur l'environnement benthique des filières de moules de 1 an équivaut à celle des filières de moules de 2 ans.

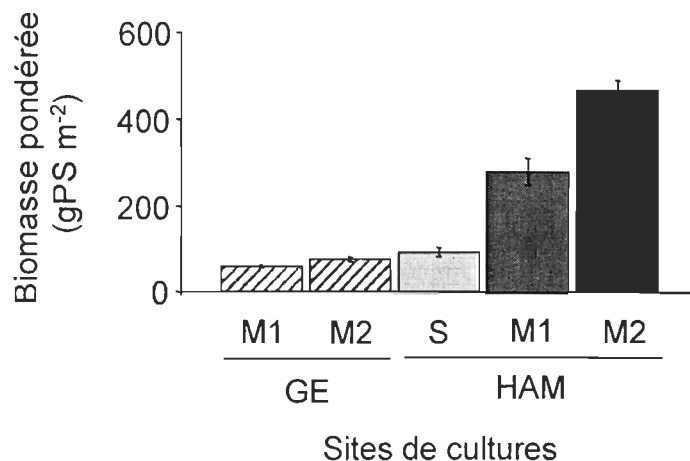


Figure 27 : Moyennes (\pm Erreur type) des biomasses d'organismes établis au niveau des structures aquacoles (bivalves + faune associée), pondérées à l'aire de différentes cultures (M1, M2, S) des lagunes de Grande-Entrée (GE) et du Havre-aux-Maisons (HAM). PS : poids sec

Ces derniers résultats pourraient être liés à un effet seuil : la biomasse d'organismes introduits à GE au niveau de M1 pourrait correspondre à une biomasse ne produisant pas suffisamment de biodépôts pour influencer l'environnement benthique, ce qui ne serait pas le cas pour M1-HAM. Cependant, afin de confirmer le modèle observé à GE, il faudrait tester de nouveau l'effet des deux types de filières sur les flux benthiques lorsque M1 et M2 sont permutées géographiquement. Cette expérience pourrait permettre d'exclure l'hypothèse selon laquelle l'influence significative de l'âge des structures proviendrait d'un effet de site et non de l'âge lui-même. Cette manipulation n'a pas pu être effectuée en 2004 puisqu'à cette époque toutes les filières de moules de 2 ans à GE avaient déjà été récoltées.

Les résultats du dernier chapitre révèle finalement que les cultures de pétoncles ont un impact inférieur à celui des cultures de moules, dans la lagune du Havre-aux-Maisons; ce résultat s'expliquerait par la plus faible biomasse d'organismes en suspension dans la colonne d'eau. Néanmoins bien que les cultures de pétoncles n'enrichissent pas le sédiment en matière organique, une augmentation des flux d'ammonium, de phosphate et de silicate est observée à l'interface eau-sédiment de ce site de culture. Ces flux sont similaires à ceux observés au niveau de l'interface benthique des sites de moules de HAM, fortement enrichie en matière organique. Seule une partie de la matière organique accumulée au niveau des sites de moules pourrait être dégradée. Ainsi, les flux de sels nutritifs ne seraient pas corrélés linéairement à la teneur en matière organique contenue dans le sédiment.

5.1.2 Comparaison des systèmes benthiques lagunaires

Selon les résultats des chapitres 1 et 3, l'environnement benthique de HAM et GE est différent. La teneur moyenne en matière organique du sédiment des sites témoins de la lagune de Grande-Entrée (C-GE) semble être équivalente ou inférieure à celle observée au niveau de la zone témoin du Havre-aux-Maisons (C-HAM; Figure 28a). Par contre, la biomasse et l'abondance des organismes benthiques à C-GE sont très inférieures à celles de C-HAM (Figure 28b, c). Comme il est remarqué dans le chapitre 1, le macrozoobenthos de C-GE caractérise une communauté influencée par une pollution organique. La faible profondeur de la couche redox, les fortes concentrations de sulfures et la présence de polychètes de la famille des *Capitellidae* observées au niveau de ces sites témoins en 2003 (Callier *et al.*, com. pers.) confirment la perturbation du milieu.

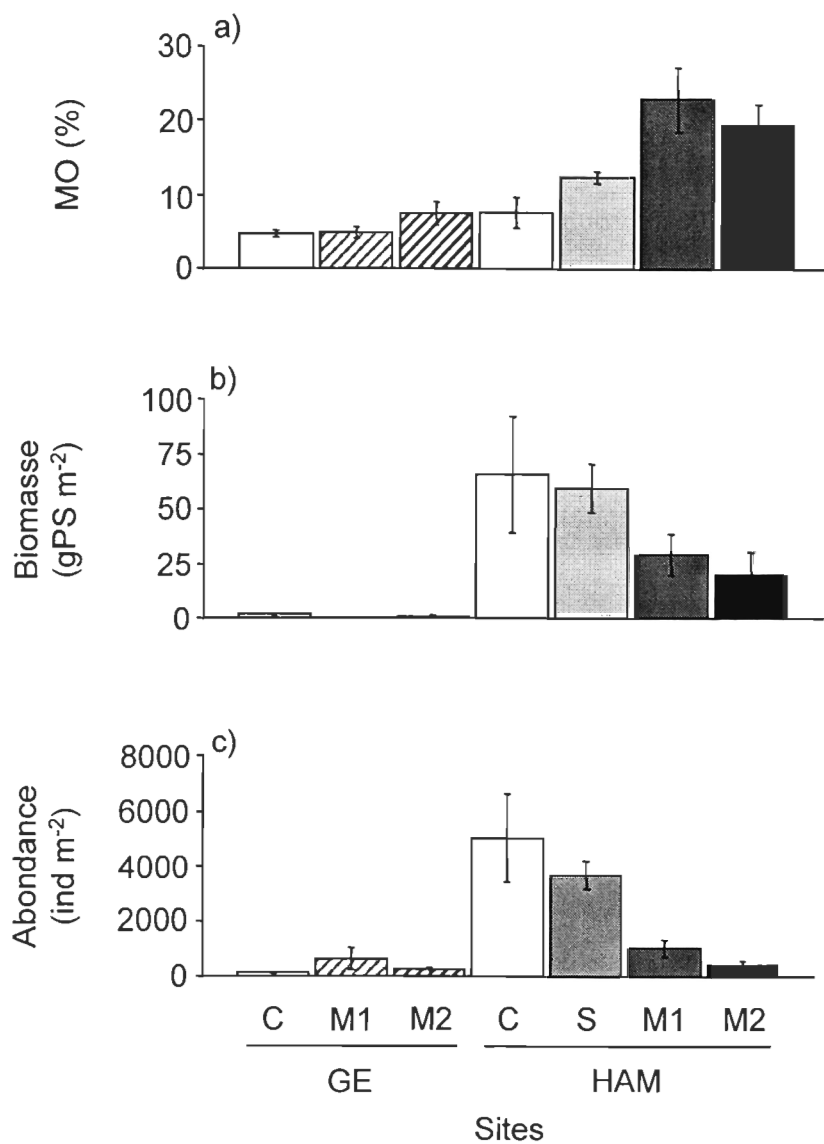


Figure 28 : Moyennes (\pm Erreur type) (a) des teneurs en matière organique (MO) contenue dans le sédiment, (b) de la biomasse et (c) de l'abondance des organismes benthiques mesurées sur les sites témoins (C), les sites de moules de 1 an (M1), les sites de moules de 2 ans (M2) et les sites de pétoncles (S) des lagunes de Grande-Entrée (GE : juillet 2003) et du Havre-aux-Maisons (HAM : juillet 2004)

Selon Callier et al. (en préparation), le sédiment des zones profondes de GE est représenté à 44,6% par de la vase (< 63 μm) et à 55,4% par du sable. Le sédiment de HAM est, au contraire, majoritairement représenté par du sable (78,3%). Ces résultats confirment la divergence des deux environnements benthiques.

La profondeur des sites, la salinité, la température et la teneur en oxygène de l'eau de fond des lagunes (Tableau 17) semblent être similaires au niveau des deux lagunes. Les conditions environnementales précédentes ne peuvent donc pas expliquer la divergence des deux lagunes.

Tableau 17 : Moyennes (\pm Erreur type) de la profondeur maximale des zones d'études, de la salinité, de la température et de la teneur en oxygène dans l'eau de fond, mesurées au mois de Juillet 2003 au niveau de la lagune de Grande-Entrée (GE) et au mois de Juillet 2004 au niveau de la lagune du Havre-aux-Maisons (HAM).

	Lagunes	
	GE	HAM
Profondeur max (m)	6,14 \pm 0,08	5,56 \pm 0,1
Salinité	30,76 \pm 0,02	30,83 \pm 0,02
Température ($^{\circ}\text{C}$)	18,98 \pm 0,24	19,07 \pm 0,14
Oxygène (mg L^{-1})	7,62 \pm 0,16	7,1 \pm 0,13

Les deux systèmes lagunaires ont été exploités en même temps, il y a environ 20 ans par la mytiliculture et il y a dix ans par la pectiniculture. Au moment de nos expérimentations, la biomasse moyenne d'organismes en suspension, pondérée à l'aire de culture, était

supérieure dans la lagune du HAM (Figure 27) : ce résultat ne peut donc pas expliquer l'état de perturbation du système benthique de GE. La vitesse des courants et le temps de résidence des eaux sont des facteurs d'influençant l'environnement benthique, néanmoins il semblerait que ces derniers (analyse en cours des courants : V. Koutitonsky, T. Guyondet, com. pers.; temps de résidence : Koutitonsky et Tita, 2006) soient similaires à Havre-aux-Maisons et à Grande-Entrée.

L'état de perturbation du système benthique de GE pourrait être lié à la construction (début des années 80; Zip des Îles) et à l'entretien quinquennal du chenal de navigation de la lagune de GE (Profondeur : 7,5 m, Longueur : 10 km, Largeur : 100 m ; Figure 29). Au début des années 80, des quantités importantes de sédiments de dragage du chenal ont été accumulées au niveau de différents sites dont plusieurs d'entre eux sont localisés dans cette lagune. En effet deux îlots artificiels (Îles de Seleine et Îles du chenal) et un dépôt central sous-marins ont été créés grâce à l'amoncellement des sédiments dragués dans la lagune de Grande-Entrée (Zip des Îles, Figure 29). La remise en suspension par les vents fréquents, et l'entraînement des sédiments fins de dragage par les courants, auraient pu disperser les dépôts dans la zone profonde. Ainsi, les communautés benthiques de ces zones auraient pu être ensevelies. La remise en suspension quinquennale des sédiments fins de dragage pourrait affecter les zones périphériques du chenal, correspondant à nos sites témoins, mais aussi la zone de moulières (Figure 29). Selon Bérard (2002), les activités de dragage pourraient engendrer des teneurs en matière en suspension pouvant dépasser 150 mg L^{-1} dans la zone des moulières (vs. une teneur naturelle maximale d'environ 30 mg L^{-1} l'été ;

Callier *et al.*, 2006). Le dernier dragage du chenal ayant été effectué un an avant nos manipulations de 2003, il pourrait expliquer l'état général de perturbation de l'environnement benthique des zones profondes de la lagune de GE lors de nos expérimentations.

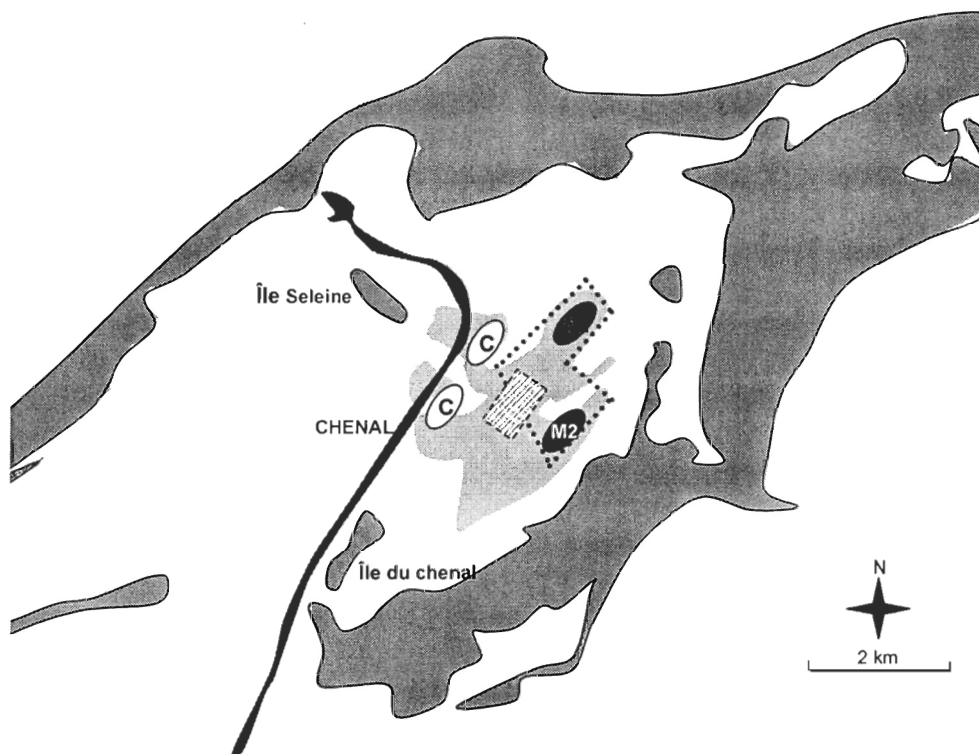


Figure 29 : Lagune de Grande-Entrée : localisation a) du chenal de navigation, b) des îles artificielles conçues par l'amoncellement des sédiments de dragage du chenal (Île de Seleine et du chenal), c) du dépôt sous-marin (quadrilatère quadrillé) localisé dans de la zone centrale profonde (6 mètres : en gris clair), e) de la ferme mytilicole (quadrilatère pointillé) et e) des sites témoins (C) et des sites mytilicoles (M1, M2) utilisés durant les expérimentations de 2003 (C ; cf. Chapitre 1)

Néanmoins, une étude récente (Callier et al. soumis) indique que les communautés benthiques de certaines zones profondes de la lagune de GE étaient peu diversifiées et dominées par les mêmes espèces que celles observées en 2004, ceci, plus de 5 ans avant la construction du chenal de navigation (1975). La pauvreté de l'environnement benthique de GE serait ainsi naturelle. La composition des peuplements benthiques des zones de cultures des deux systèmes lagunaires aurait pu être initialement différente.

D'après nos observations, les deux systèmes benthiques n'auraient pas la même capacité à supporter l'accumulation de biodépôts issus des cultures de bivalves. Tandis que la biomasse pondérée d'organismes en suspension est équivalente à M2-GE et à S-HAM (Figure 27), l'enrichissement en matière organique du sédiment à M2-GE conduit à l'augmentation de l'abondance des organismes benthiques de petite taille (*Capitellidae* observés par Callier *et al.*, 2006), ce qui n'est pas le cas à S-HAM. La quantité de biodépôts produits et les taux de sédimentation en chacun des sites pourraient varier selon les espèces établies sur les structures aquacoles (espèces cultivées et faune associée), et expliquer cette influence variable des cultures. Cependant nous n'avons aucune information sur ces derniers au niveau des sites de culture de la lagune du HAM. D'autre part, il est possible que la communauté de polychètes dépositores de sub-surface, du genre *Pectinaria*, observée au niveau de S-HAM ait un effet de «filtre» en consommant rapidement et presque totalement les biodépôts sédimentés. À l'inverse, ces derniers ne seraient que partiellement consommés par le peu d'organismes de M2-GE (de petite taille qui plus est), et s'accumuleraient dans le sédiment. Tandis que la biomasse des organismes présents sur

les structures aquacoles, pondérée à l'aire de culture, et les teneurs en matière organique du sédiment à M1-HAM et M2-HAM (Figure 27, Figure 28a) sont supérieures à celles mesurées à M2-GE, la biomasse et l'abondance des communautés benthiques de M1-HAM et M2-HAM restent supérieures à celles de M2-GE (Figure 28b, c). La capacité des différents sites à supporter un enrichissement en matière organique du sédiment différerait donc d'une lagune à l'autre.

L'estimation des courants dans les lagunes a été effectuée à l'aide de quelques courantomètres (Koutitonski *et al.*, 2002; Koutintonski et Tita, 2006). L'analyse des courants à plus petites échelles est nécessaire pour confirmer la similitude des deux systèmes. Il se pourrait qu'avec une analyse à petite échelle, HAM soit caractérisée par un temps de rétention des eaux inférieur et des courants et une remise en suspension supérieurs à ce qui est observé à GE. Ce type de forçage physique expliquerait les meilleures conditions de l'environnement benthique de HAM, comparativement à GE. De plus la topographie à petite échelle des zones profondes des deux lagunes pourrait nous aider à mieux comprendre ces phénomènes. D'après une analyse bathymétrique (Figure 29), la zone profonde de GE est caractérisée par une cuvette. En effet, la profondeur des zones avoisinantes varie de 2 à 3 m. Cette topographie pourrait favoriser la rétention des particules fines et l'envasement des zones profondes de la lagune de GE. À l'inverse la zone profonde centrale de HAM semble être plane : les zones de cultures et la zone périphérique témoin ont la même profondeur. Cette topographie pourrait favoriser le transport et la dispersion des particules fines dans la lagune par les courants.

5.2 Influence de l'aquaculture sur l'environnement pélagique

Selon les résultats des chapitres 2 et 3, les filières de moules et les paniers de pétoncles serviraient non seulement de supports en suspension pour les espèces cultivées mais aussi de substrats à d'autres organismes normalement benthiques (*e.g.* polychètes, mollusques, échinodermes, crustacés). Cependant, les biomasses de la faune associée aux structures aquacoles sont relativement faibles aux Îles-de-la-Madeleine, comparativement à d'autres écosystèmes cultivés, puisqu'elles constituent au maximum 12% de la biomasse totale des organismes présents sur les structures vs. jusqu'à 80% à l'étang de Thau (Mazouni 1995; Mazouni *et al.*, 2001). Les résultats du chapitre 2 montre que la faune associée aux filières de moules diffère selon le temps d'immersion des structures. Sans surprise, la faune associée aux filières de moules de 2 ans est plus diversifiée que celle des filières de moules de 1 an. À l'inverse des filières de moules de 1 an, les filières de 2 ans peuvent accueillir, en plus de la faune épigée, des organismes dits endogés, c'est-à-dire s'établissant dans le « substrat meuble » formé par l'accumulation progressive des biodépôts piégés entre les coquilles de moules. Durant les expériences décrites dans le chapitre 3, nous avons observé que la faune associée aux paniers de pétoncles était aussi composée d'organismes épigés, fixés à la surface des paniers, et d'organismes endogés établis dans la matière organique piégée entre les mailles des paniers.

La série de manipulations réalisées en bassin au cours de l'été 2003, à l'aide d'enceintes métaboliques appelées Aquamoule, décrites dans le chapitre 2, a permis de

montrer *in vitro* que les filières de moules de 1 an et de 2 ans, dans leur entité (bivalves cultivés + complexe faune associée-matière organique : FAMO), augmentaient significativement les flux biogéochimiques (oxygène, nutriments) dans l'eau adjacente. Ces résultats ont été confirmés, l'année suivante, par des expériences *in situ*, réalisées dans la lagune du Havre-aux-Maisons, à l'aide d'enceintes suspendues dans la colonne d'eau (appelées ci-après pélagiques), enceintes décrites dans le chapitre 3. Ce dernier chapitre a également permis de montrer que comme les filières de moules, les paniers de pétoncles en suspension agissaient comme un puit d'oxygène et une source de sels nutritifs dans la colonne d'eau des sites de cultures.

Selon les résultats des expérimentations en bassin (Chapitre 2), les augmentations de la consommation d'oxygène, de la production d'ammonium et de la production de phosphate à l'interface des filières de moules proviendraient principalement du métabolisme (respiration et excrétion) des bivalves de cultures. Les productions de nitrate, de nitrite et de silicate proviendraient quant à elles majoritairement de la dégradation de la matière organique piégée à l'interface de la filière.

Alors que la biomasse d'organismes pélagiques, pondérée à l'aire de culture, est de 3 à 5 fois plus importante sur les sites de moules que sur le site de pétoncles de HAM (Figure 27), l'influence des cultures en suspension sur les flux biogéochimiques dans la colonne d'eau semble être similaire d'un site à l'autre. L'influence des structures aquacoles ne dépendrait donc pas uniquement de la biomasse d'organismes présente dans la colonne

d'eau. Pour une même quantité d'organismes établis au niveau des structures aquacoles, les flux biogéochimiques observés au niveau des paniers de pétoncles sont supérieurs à ceux observés au niveau des filières de moules de 2 ans. L'âge et la taille des organismes pouvant jouer sur le métabolisme des bivalves, le métabolisme des pétoncles de 1 an pourrait être supérieur à celui des moules de 2 ans : ce qui expliquerait ces résultats. Néanmoins, pour une même biomasse de bivalves cultivés, la surface de l'interface des paniers de pétoncles est supérieure à celles des filières de moules. En effet, alors qu'un panier de pétoncle (base de 35 cm x 35 cm, hauteur de 20 cm) contient en moyenne 109,15 g poids sec de bivalves, cette même biomasse peut être contenue sur une filière de moules de 1 an de 10 cm ou une filière de moules de 2 ans de 6 cm. Ainsi, pour une même biomasse de bivalves cultivés, la quantité de matière organique piégée, la biomasse et l'abondance de la faune associée seraient plus importantes au niveau du panier de pétoncles que des filières de moules. Nous émettons l'hypothèse que la contribution du complexe « faune associée-matière organique » à l'augmentation des flux biogéochimiques serait plus importante au niveau des paniers de pétoncles qu'au niveau des filières de moules. *In fine*, l'augmentation des flux biogéochimiques résultant du complexe FAMO à S-HAM compenserait les flux générés par la faible biomasse de pétoncles cultivés et expliquerait la similarité des flux pélagiques mesurés sur les différents sites de culture.

Les fortes productions de nitrate et de nitrite mesurées à l'interface des paniers de pétoncles illustrent la contribution significative du complexe FAMO sur les flux dans la colonne d'eau. Ces derniers proviendraient *pro parte* de la dégradation d'importantes quantités de matière organique piégée dans le maillage des paniers, couplée au processus de

nitrification. De plus, l'oxygénation de l'interface des paniers, par les courants et par l'activité de bioturbation de la faune endogée établie dans le maillage de ces derniers (*e.g. Corophium* sp.), pourrait favoriser ces processus de dégradation. Finalement, le processus de nitrification pourrait être facilité par la configuration du panier de pétoncles. Les pétoncles étant piégés à l'intérieur de la structure aquacole, leurs produits d'excrétion ammoniacale pourraient diffuser à travers les mailles du panier, stimuler l'activité des bactéries nitrifiantes établies au niveau de l'interface, et occasionner ainsi d'importantes productions de nitrate et de nitrite à l'interface de ces structures. À l'inverse, en raison de la fixation des moules à la surface des filières, les produits d'excrétion ammoniacale des bivalves seraient rejetés directement sous cette forme dans la colonne d'eau.

5.3 Contribution et rôle des structures aquacoles dans les principaux cycles biogéochimiques au sein des cultures

5.3.1 Récapitulatif des principaux résultats obtenus

D'après les résultats du chapitre 2, les cultures suspendues augmentent la consommation d'oxygène et la production de sels nutritifs dans l'eau adjacente. *Mais qu'en est-il à l'échelle de la culture? L'influence de l'interface en suspension est-elle comparable à celle de l'interface benthique pour les principaux cycles biogéochimiques?* Cette question a été étudiée à l'aide de déploiements simultanés d'enceintes benthiques et pélagiques, dans les sites de cultures de moules de 1 an, de moules de 2 ans et de pétoncles de la lagune du HAM. Les résultats du chapitre 3 montrent que les structures aquacoles en suspension auraient une influence non négligeable dans la majorité des cycles biogéochimiques au

niveau des sites de culture du HAM. À l'échelle de la culture, la quantité d'oxygène consommée par les filières de moules est équivalente à celle consommée par l'interface benthique. Au niveau des sites de pétoncles par contre, la contribution de l'interface suspendue est inférieure et équivaut à 26% de la consommation totale d'oxygène (benthique + pélagique). Ce résultat s'explique par une biomasse pondérée d'organismes « pélagiques » inférieure à celles observées au niveau des sites de moules (Figure 27). En ce qui concerne les nutriments, les productions moyennes d'ammonium et de phosphate, mesurées à l'interface des structures aquacoles, contribuent à 30% des productions totales mesurées au niveau des sites de culture.

Les valeurs de production d'ammonium au niveau des structures aquacoles (176 à 272 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$) et leur contribution au flux total (30%) sont relativement faibles par rapport à la littérature. Nizzoli *et al.* (2006) et Mazouni (2004) ont mesuré des flux d'ammonium fluctuant en moyenne entre 1200 et 3000 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ au niveau de l'interface de cultures de moules et d'huîtres en suspension. Les pignes d'huîtres sont responsables de 90% de la production totale d'ammonium mesurée au niveau des sites de culture de l'étang de Thau (Mazouni, 2004). Ces différences selon les sites de culture dépendent *pro parte* de la biomasse cultivée. Dans les exemples précédents, la biomasse cultivée est 2 fois plus importante dans la lagune de Sacca di Goro (Italie) et 15 fois plus importante dans l'étang de Thau (France) que celle observée dans la lagune du HAM en 2004. Puisque la consommation d'oxygène et les productions d'ammonium et de phosphate à l'interface des cultures en suspension sont dues principalement au métabolisme des

organismes présents sur ou dans les structures aquacoles, la contribution des cultures aux cycles de l'oxygène, de l'ammonium et du phosphate augmentera parallèlement à l'augmentation des biomasses cultivées dans la lagune du HAM.

Les résultats du chapitre 3 montrent que les structures aquacoles, et plus spécifiquement les paniers de pétoncles, ont un rôle majeur dans le cycle des nitrates et des nitrites. La production pélagique moyenne de nitrate mesurée à l'interface des paniers de pétoncles représente en effet plus de 95% de la production totale (benthique + pélagique). Selon les rapports stoechiométriques des flux de sels nutritifs (Si/N/P) calculés au niveau de chacune des interfaces d'échanges biogéochimiques (0,64/13,12/1 à l'interface de la structure vs. 8,34/13,12/1 à l'interface benthique), une quantité équivalente d'azote est régénérée au niveau de chacune des deux interfaces pour une même quantité de phosphate produits. Par contre, l'interface benthique produit 13 fois plus de silicate que l'interface pélagique, pour cette même quantité de phosphate. L'interface benthique jouerait donc un rôle plus important dans le cycle du silicium que l'interface pélagique. Ceci est d'autant plus vrai dans la lagune du HAM où l'interface benthique est responsable de 97% de la production totale de silicate mesurée au niveau des sites de culture. Selon les différentes cinétiques de production de sels nutritifs, au niveau de chacune des interfaces, ces dernières pourraient exercer une influence différente sur la composition phytoplanctonique. La minéralisation benthique favoriserait les blooms de phytoplancton siliceux (diatomées), alors que l'excrétion ammoniacale des organismes en suspension et les processus de nitrification observés à l'interface des structures aquacoles pourraient au contraire favoriser

le développement de phytoplancton non siliceux (flagellés entre autre). *In fine*, dans le cas où les principaux cycles biogéochimiques seraient réduits à l'addition des flux benthiques et pélagiques, le rapport moyen des productions pélagiques et benthiques de silicate, d'azote et de phosphate serait de 5.57/11.23/1 dans les zones de cultures de HAM. La résultante des processus de dégradation de la matière organique observés au niveau des deux interfaces tendrait à favoriser l'efflorescence de phytoplancton non siliceux au moment des expérimentations.

5.3.2 Influence des structures aquacoles selon l'échelle spatiale d'étude

Alors que les filières de moules de 1 an et de 2 ans contribuent au même titre que l'interface benthique aux bilans des flux biogéochimiques dans la lagune du HAM, ce n'est probablement pas le cas au niveau de la lagune de Grande-Entrée. Puisque les biomasses d'organismes en suspension, pondérées aux aires de culture, des sites de moules sont plus de 5 fois plus faibles à GE qu'à HAM (Figure 27), l'influence pondérée des filières de moules à GE est probablement négligeable comparativement à celle de l'interface benthique des sites mytilicoles. Néanmoins, lorsque l'influence pélagique des cultures en suspension n'est plus pondérée à l'aire de culture mais est considérée localement, c'est-à-dire à proximité immédiate des filières (Figure 30), l'influence pélagique des filières de moules pourrait être identique localement dans les deux lagunes. En effet, les biomasses locales d'organismes pélagiques fixés sur les filières de moules à GE sont similaires voire supérieures à celles observées à Havre-aux-Maisons (Figure 31).

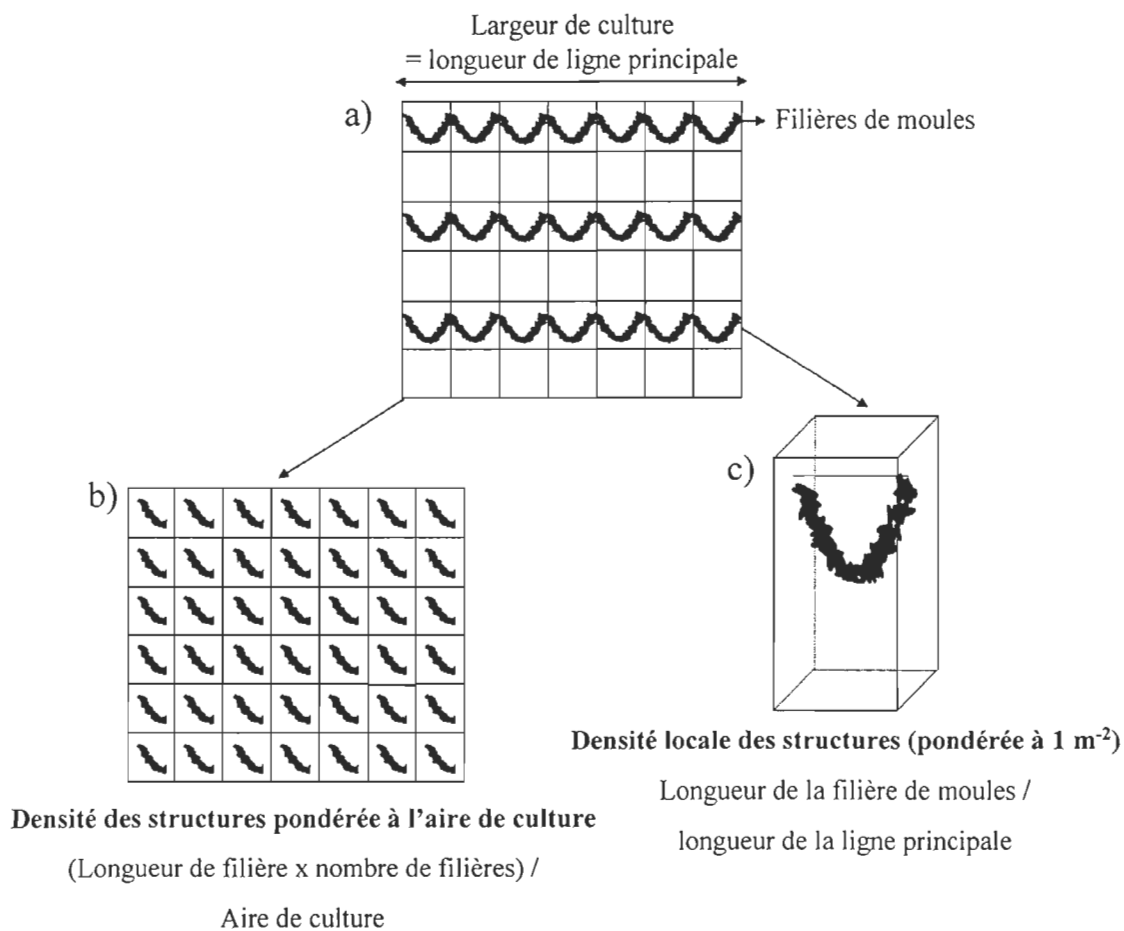


Figure 30 : (a) Schéma montrant le déploiement des structures aquacoles en suspension au niveau d'une culture de moules ; (b) représentation et calcul de la densité pondérée des structures aquacoles ; (c) représentation et calcul de la densité locale.

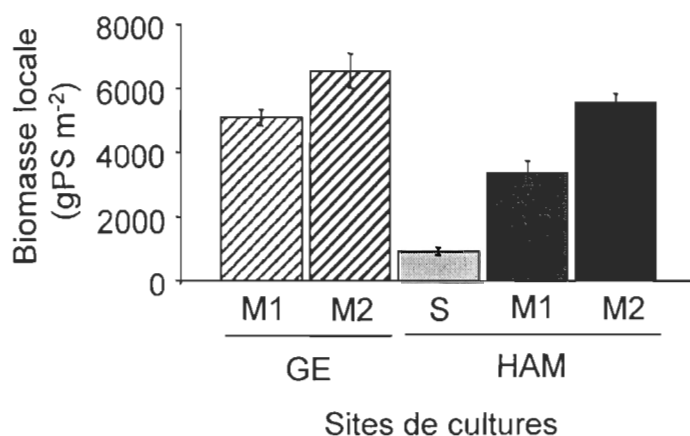


Figure 31 : Moyennes (\pm Erreur type) des biomasses locales d'organismes établis au niveau des structures aquacoles (bivalves + faune associée) dans les différents sites de culture (M1, M2, S) de la lagune de Grande-Entrée (GE) et du Havre-aux-Maisons (HAM).

Dans les deux lagunes, l'influence locale de l'interface pélagique sur la consommation d'oxygène et sur les flux d'ammonium et de phosphate pourrait être nettement supérieure à celle de l'interface benthique, comme il a pu être illustré dans la lagune du HAM (Figure 32a, b, c). Dans cette dernière, les structures aquacoles (considérées *in toto*) génèrent 90% des flux totaux d'oxygène, d'ammonium et de phosphate mesurés localement. Leur influence sur les cycles des nitrates et des nitrites est aussi amplifiée localement. Malgré ce changement d'échelle d'étude, l'influence de l'interface benthique sur les flux de silicate reste toujours importante par rapport à celle des structures aquacoles (Figure 32d). La contribution de la minéralisation benthique représente 50% (M2) à 80% (S, M1) de la production totale de silicate, mesurée au niveau des zones de cultures.

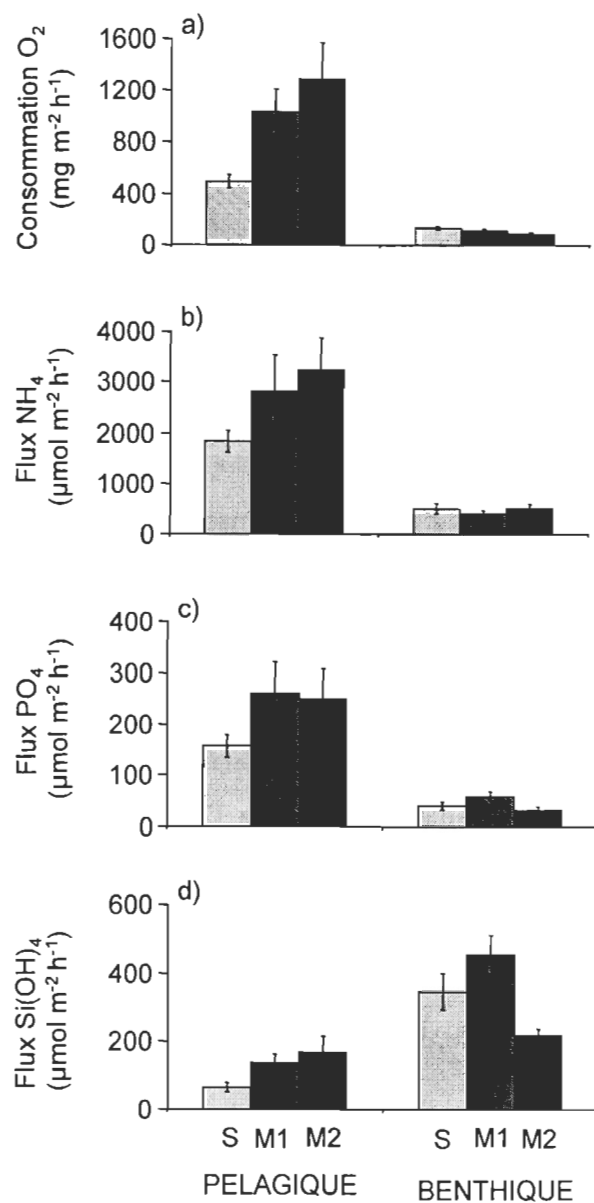


Figure 32 : Moyennes (\pm Erreur type) de la consommation en oxygène (a), et des flux d'ammonium (b), de phosphate (c), et de silicate (d) mesurés en juillet 2004 au niveau de l'interface des structures aquacoles (pélagique) et de l'interface benthique à proximité des paniers de pétoncles (S), des filières de moules de 1 an (M1) et des filières de moules de 2 ans (M2) dans la lagune du HAM.

5.3.3 Variation estivale

Les résultats du chapitre 2 montrent que l'influence pélagique des filières de moules varie au cours des dates d'expérimentations, selon la condition physiologique des bivalves. Au mois d'août, lorsque les moules sont en condition de stress, en raison de leur épuisement post-ponte et de la forte température de l'eau, une augmentation drastique des flux d'ammonium à l'interface des filières est mesurée. En parallèle, le chapitre 1 montre que les flux benthiques d'ammonium et de phosphate à M2-GE évoluent au cours de l'été. Cette tendance est attribuée principalement à la variation temporelle de la température de l'eau. Les températures élevées sont connues pour favoriser les processus de dégradation de la matière organique en stimulant le métabolisme benthique. La décomposition des nombreux agrégats de moules mortes observés sur le fond au mois d'août pourrait être un facteur supplémentaire de variation des flux d'ammonium et de phosphate, expliquant ainsi l'augmentation des flux benthiques en août. Ces résultats laissent à penser que la production totale d'ammonium pourrait être maximale au cours de ce mois dans la lagune de GE.

Les résultats du chapitre 2 montrent également que la demande benthique en oxygène des sites de GE augmente entre août et septembre. Bien que la demande benthique en oxygène évolue parallèlement à la biomasse des organismes benthiques, il est peu probable que la respiration de la faible biomasse de ces organismes soit le seul facteur responsable des fortes demandes benthiques en oxygène. Le chapitre 1 émet l'hypothèse que l'augmentation de la demande benthique en oxygène serait liée à l'oxydation des

sulfures accumulés dans le sédiment, puisque en effet de fortes teneurs en sulfures ont été mesurées en août dans les premiers centimètres du sédiment de la lagune de GE (Callier *et al.*, données non publiées). Cette hypothèse serait étayée par l'observation en plongée de nombreux couverts de bactéries à l'interface eau-sédiment. Des bactéries sulfo-oxydantes de type *Beggiatoa* sp. sont typiquement observées à l'interface benthique des sites aquacoles (Dahlback et Gunnarson 1981; Grant *et al.*, 1995; Crawford *et al.*, 2001; Nickell *et al.*, 2003; Brooks *et al.*, 2004). Alors que la demande benthique en oxygène augmente au cours de l'été, la respiration des organismes implantés sur les filières pourrait diminuer en relation avec la chute de température de l'eau. Néanmoins, selon les résultats du chapitre 2, la consommation en oxygène et les flux de sels nutritifs mesurés à l'interface des filières de moules peut varier selon la composition des structures aquacoles et donc selon le temps d'immersion des lignes. Les résultats du chapitre 2 montrent par exemple que la contribution du complexe FAMO à la consommation totale d'oxygène augmente parallèlement à la biomasse des organismes épigés. La variation estivale de l'influence de chacune des interfaces mériterait d'être étudiée plus en détails afin de caractériser l'évolution de la contribution des structures aquacoles dans les principaux cycles biogéochimiques au cours de l'été.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Les trois objectifs principaux de ce travail de Doctorat ont été atteints. En effet, les études réalisées montrent premièrement, que les cultures de moules dans les lagunes des Îles-de-la-Madeleine ont une influence estivale sur l'environnement benthique des sites de culture et que leur influence est supérieure à celle des cultures de pétoncles. Pour une aquaculture durable, un système de rotation des cultures de moules de 2 ans et des cultures de pétoncles pourrait être à envisager dans la lagune du Havre-aux-Maisons. L'environnement benthique des sites témoins de la lagune de Grande-Entrée étant probablement pauvre à l'origine, il serait préférable de ne pas augmenter la production de moules, puisque celle-ci tendrait à dégrader d'avantage le milieu. Deuxièmement, ces études révèlent que le complexe «faune associée-matière organique» établi au niveau des structures aquacoles joue un rôle significatif dans l'augmentation des flux à l'interface pélagique. Ainsi, l'influence des structures aquacoles ne devrait plus être réduite au seul métabolisme des bivalves cultivés dans les modèles de capacité de charge. Cette dernière suggestion serait d'autant plus pertinente pour des structures dont le niveau de salissure serait important (*e.g.* dans le cas d'un recouvrement des structures par des espèces invasives). Finalement, cette étude est l'une des premières à montrer qu'au même titre que l'interface benthique, par l'augmentation de la consommation d'oxygène et des productions de sels nutritifs dans la colonne d'eau, les cultures en suspension de moules et de pétoncles peuvent modifier de façon non négligeable les principaux cycles biogéochimiques, et plus particulièrement les cycles de l'oxygène, de l'azote et du phosphore. Au même titre que les cultures de moules, l'influence des cultures de pétoncles sur les écosystèmes cultivés devrait donc être surveillée. Le rôle des structures aquacoles sur l'environnement serait dépendant de la

biomasse d'organismes en suspension. L'influence pélagique des cultures peut être considérée comme « raisonnable » dans les lagunes des Îles-de-la-Madeleine, comparativement à ce qui a pu être observé au niveau de sites européens de cultures intensives. Enfin, selon les rapports stoechiométriques (Si/N/P) calculés au niveau de chacune des interfaces, la reminéralisation benthique au niveau des sites de culture pourrait jouer un rôle majeur dans le cycle du silicium et par conséquent dans le déroulement des successions phytoplanctoniques de nature siliceuse. Ce travail représente une première étape dans la compréhension des processus d'influence de la conchyliculture sur les flux biogéochimiques aux Îles-de-la-Madeleine. Afin d'obtenir une vision globale de cette influence sur le fonctionnement des écosystèmes lagunaires, des études supplémentaires, décrites dans les perspectives, devront être entreprises.

PERSPECTIVES

Cette dernière partie intègre, *pro parte*, quelques suggestions de manipulations à effectuer afin d'améliorer notre compréhension de l'influence de l'aquaculture sur les processus de respiration et de dégradation de la matière organique dans le couplage pelagos-benthos. *In fine*, cette partie évoque quelques perspectives de recherches complémentaires qui pourraient nous permettre d'obtenir une vision plus complète de l'influence de l'aquaculture sur les cycles biogéochimiques au niveau de l'ensemble des écosystèmes lagunaires des Îles-de-la-Madeleine.

7.1 Approfondissement de l'étude

7.1.1 Environnement benthique

Description du système benthique

Comme nous l'avons suggéré dans la partie récapitulative de cette discussion, la biomasse de la macrofaune benthique et la demande benthique en oxygène (mesurée à l'interface eau-sédiment) ne sont probablement pas de bons indicateurs de l'influence de l'aquaculture sur le métabolisme des systèmes benthiques lagunaires. Pour améliorer la compréhension de l'influence de l'aquaculture sur le fonctionnement des systèmes, il est nécessaire d'entrer plus en détails dans la description des communautés benthiques. Les résultats de la thèse de Doctorat de M.D. Callier (UQAR) sur l'influence de la mytiliculture sur la macrofaune benthique des Îles-de-la-Madeleine, devraient nous aider à mieux comprendre la structure et le fonctionnement de ces écosystèmes lagunaires, tout comme les travaux de G. Tita sur la méiofaune benthique de la lagune de Grande-Entrée. Une analyse des communautés bactériennes au niveau des différents sites d'études de la lagune

du HAM mais surtout de la lagune de GE, dont le métabolisme benthique semble être principalement régi par les processus microbiens, s'avérerait également extrêmement utile.

Influence de l'aquaculture sur les processus régissant le métabolisme benthique

Pour mieux comprendre et illustrer l'influence de l'aquaculture sur les processus régissant le métabolisme benthique des lagunes des Îles-de-la-Madeleine, il serait intéressant de tester l'influence de l'aquaculture sur la contribution des eucaryotes (*e.g.* macrofaune + meiofaune), et celles des bactéries aérobies et anaérobies dans les processus de dégradation benthique de la matière organique. Outre les mesures de consommation d'oxygène et de flux de sels nutritifs, des mesures de production de dioxyde de carbone (Hargrave et Phillips, 1981) et de sulfures (Dyrssen et Svensson, 1982; Dyrssen *et al.*, 1986) pourraient être effectuées à l'obscurité, au niveau de l'interface benthique de sites témoins et de sites de culture. Les traitements comprendraient différentes conditions d'incubation : aérobies (témoin), anaérobies (Balzer *et al.*, 1983; Van der Loeff *et al.*, 1984 : inhibition des processus aérobies), ajout d'antibiotiques (*e.g.* Hargrave *et al.*, 1969b : inhibition de l'activité bactérienne) et ajout de poison (formol : Hargrave *et al.*, 1983; Hargrave et Phillips, 1986; ou HgCl_2 : Hargrave *et al.*, 1993 ; inhibition de l'activité des organismes \approx mesure de la demande chimique). Compte tenu de l'utilisation de substances dangereuses, ces manipulations ne pourront pas être effectuées dans le milieu naturel. Elles seraient donc à réaliser en bassin thermostaté, à l'aide de carottes benthiques dont le diamètre serait important et dont le volume d'eau devrait être impérativement constant.

Influence d'un gradient de densité des structures aquacoles sur la capacité de charge de l'environnement benthique.

Afin de tester l'influence de différentes densités de filières de moules de 1 et 2 ans et de paniers de pétoncles sur la capacité de charge des différentes communautés benthiques, il pourrait être intéressant (i) d'exposer différents types de communautés benthiques (*e.g.* saine (témoin-HAM), transitoire (S-HAM), opportuniste (M2-HAM)) à la biodéposition de plusieurs densités de structures aquacoles, et (ii) de mesurer *in situ* et à long terme différents descripteurs de chacune de ces communautés à l'interface benthique (qualité et quantité de matière organique du sédiment ; abondance, biomasse et diversité du macrobenthos ; abondance et biomasse des bactéries ; flux d'oxygène, de carbone, de sels nutritifs, et de sulfures). Des manipulations de ce type ont été effectuées aux cours de l'été 2004 aux Îles-de-la-Madeleine. Les résultats de ces manipulations seront rédigés ultérieurement en collaboration avec M.D. Callier.

7.1.2 Influence pélagique et contribution dans les cycles biogéochimiques

Rôle du complexe «faune associée-matière organique»

Comme il a été suggéré dans la discussion générale, afin de montrer que le complexe «faune associée-matière organique» (FAMO) des paniers de pétoncles pourrait avoir une influence importante sur les flux pélagiques, il serait intéressant de comparer la contribution du complexe FAMO à celle du métabolisme des pétoncles sur les flux biogéochimiques. La méthode employée pourrait être la même que celle utilisée sur les sections de filières de moules (chapitre 2).

Afin d'étudier en détails les processus régissant le métabolisme du complexe FAMO et de tester l'influence du métabolisme des bivalves sur ces processus, il serait intéressant de quantifier la contribution de la faune associée et celles des bactéries aérobies et anaérobies dans les processus de dégradation de la matière organique au niveau de l'interface des cultures en suspension, en condition de présence ou d'absence des bivalves. Ces manipulations seraient à peu près similaires à celle décrites plus haut dans le paragraphe consacré au métabolisme benthique. Elles seraient réalisées en bassin à partir de paniers de pétoncles et de sections de filières.

7.2 Perspectives de recherches complémentaires

7.2.1 Attraction des prédateurs de la mégafaune

La plus grande disponibilité en nourriture observée au niveau des sites d'aquaculture (bivalves, faune associée) est connue pour attirer en grand nombre tout type d'espèces prédatrices (Iglesias, 1981; Romero *et al.*, 1982; Lopez-Jamar *et al.*, 1984; Gonzalez-Gurriaran, 1986; Freire *et al.*, 1990; Freire et Gonzalez-Gurriaran, 1995; McKindsey *et al.*, 2006b). La présence de structures conchylicoles augmente le nombre de prédateurs dans la colonne d'eau (*e.g.* les crabes et les étoiles de mer observés sur les filières de moules : Mattson et Lindèn, 1983; crabes : Freire et Gonzalez-Gurriaran, 1995). Une étude effectuée en 2003, dans la lagune de Grande-Entrée, révèle que les abondances des plies rouges, des crabes communs et des homards d'Amérique sur les fonds des sites de moules sont supérieures à celles observées sur le fond des sites témoins (McKindsey *et al.*, 2006b). Certains auteurs montrent que par leur métabolisme (Mukai *et al.*, 1989) et leurs

activités bioturbatrices (Haertel-Borer *et al.*, 2004), les organismes de la mégafaune peuvent jouer un rôle important dans les cycles biogéochimiques des écosystèmes côtiers.

A ce jour, l'influence de la mégafaune sur les principaux cycles biogéochimiques au niveau des sites de culture des Îles-de-la-Madeleine n'a pas été quantifiée. Cette influence pourrait être estimée *in situ* à partir de mesures de flux biogéochimiques effectuées à partir (i) d'enceinte métabolique (ie. Aquamoule) contenant un organisme, (ii) d'enceinte benthique contenant un organisme déposé sur l'interface benthique, (iii) d'enceinte benthique contenant un organisme établi sur filet rigide l'empêchant de remanier le sédiment, et (iv) d'enceinte contenant uniquement de l'eau. A partir de l'évaluation de l'abondance des principales espèces de la mégafaune des lagunes de GE et HAM, réalisée par l'équipe de P. Archambault et C. W. McKindsey, un bilan moyen de l'influence de la mégafaune pourrait être établi au niveau des sites de culture des lagunes des Îles-de-la-Madeleine.

7.2.2 Développement de végétaux

Par l'éclaircissement des eaux et l'augmentation de la disponibilité en azote et en phosphore, l'aquaculture pourrait favoriser le développement d'espèces végétales (Newell, 2004). Le développement de fortes biomasses de microphytes benthiques (Barranguet *et al.*, 1994; Plante-Cuny *et al.*, 1998; Welker *et al.*, 2002), de macroalgues nitrophiles (*Ulva* et *Gracilaria* : De Casabianca *et al.*, 1997; Souchu *et al.*, 2001; Crawford *et al.*, 2003) et de plantes aquatiques (Zostères : Deslous-Paoli *et al.*, 1998; Posidonie : Holmer *et al.*, 2003a) sur les fonds de certains écosystèmes cultivés a ainsi été attribué à l'influence de

l'aquaculture. Comme pour les communautés benthiques de bivalves (Asmus *et al.*, 1995; Bartoli *et al.*, 2001), l'excrétion ammoniacale et phosphatée des bivalves de culture pourrait favoriser le développement de macroalgues à l'interface des structures aquacoles. Les végétaux, par leur activité de photosynthèse, produisent de l'oxygène et consomment des sels nutritifs le jour (Rysgaard *et al.*, 1995). Leur métabolisme pourrait avoir un effet de filtre sur les processus de respiration et de dégradation de la matière organique (Welker *et al.*, 2002). En condition de lumière, les fortes productions de sels nutritifs issues des processus de dégradation de la matière organique pourraient être utilisées par les végétaux (*e.g.* NH_4 : Fredericks *et al.*, 1999). De même, la forte consommation d'oxygène engendrée par la respiration pourrait être contrebalancée par la production issue de ces autotrophes. Selon l'abondance des communautés végétales dans le milieu, les processus de photosynthèse pourraient, le jour, masquer l'influence de l'aquaculture sur les flux biogéochimiques issus des processus de respiration et de dégradation de la matière organique. La nuit par contre, les risques d'hypoxie ou d'anoxie seraient amplifiés, notamment dans le cas de la présence de fortes biomasses de macroalgues. Il est important de noter que dans certaines cultures de moules, les flux benthiques brutes (mesurés en condition de lumière) ne diffèrent pas significativement des flux benthiques liés au processus de respiration et de dégradation de matière organique (condition obscure : Giles *et al.*, 2006). L'activité photosynthétique du microphytobenthos n'est pas suffisamment importante pour masquer l'augmentation des flux benthiques engendrée par la mytiliculture au niveau de ces zones de culture dont la profondeur varie de 10 à 15 m (Giles *et al.*, 2006).

Aux Îles-de-la-Madeleine, aucune prolifération de macroalgues ou de plantes aquatiques (herbiers) n'a été observée en 2003-2004 sur les structures en suspension et sur le fond des zones profondes des lagunes. Il conviendrait cependant d'évaluer leur biomasse, tout comme celles des microphytes au niveau de chacune des interfaces. Pour acquérir une vision globale de l'influence de l'aquaculture sur les cycles biogéochimiques dans les lagunes, il serait nécessaire d'évaluer la contribution des processus de photosynthèse dans le bilan total de ces cycles (*e.g.* Hargrave *et al.*, 1983). Le déploiement simultané d'enceintes claires et obscures au niveau des différentes interfaces d'échange (benthique et pélagique) dans les différents sites (témoin vs. cultures) pourrait nous permettre d'atteindre cet objectif.

7.2.3 Spatialisation et saisonnalité des cycles biogéochimiques

Saisonnalité

Un suivi saisonnier de l'influence de l'aquaculture sur les flux biogéochimiques est nécessaire à l'établissement des bilans annuels des flux. Le même type d'expérimentations que celles réalisées au cours de ce doctorat devraient donc être entreprises au cours de l'automne, de l'hiver et du printemps. À l'automne, les vents importants qui soufflent sur les Îles-de-la-Madeleine entraînent l'augmentation des vitesses de courants (Koutitonsky 2004). Beaucoup d'études ont montré que la vitesse des courants pouvait modifier l'intensité des flux biogéochimiques à l'interface eau-sédiment (Boynton *et al.*, 1981; Booij *et al.*, 1991; Malan et McLachlan, 1991; Forster *et al.*, 1996; Biles *et al.*, 2003; Tengberg *et al.*, 2003). Dans notre cas, il pourrait être intéressant de tester son effet sur les flux

biogéochimiques mesurés à l'interface des structures aquacoles. L'effet de la vitesse des courants pourrait être testé aussi bien au niveau des flux générés par le complexe FAMO qu'au niveau des flux générés par le métabolisme des bivalves. En effet, les courants pourraient favoriser la dégradation de la matière organique à l'interface des cultures en suspension tout en modifiant l'activité métabolique des bivalves (Wildish et Miyares, 1990; Pilditch et Grant, 1999).

Malgré la difficulté des manipulations hivernales (conditions extrêmes de plongée sous la glace), il serait probablement très intéressant d'étudier *in situ* l'influence hivernale de l'aquaculture sur les cycles biogéochimiques dans les lagunes. Dans un sens, cette influence pourrait être limitée en raison de la faible température de l'eau ralentissant les processus métaboliques. Dans l'autre, le couvert de glace pourrait amplifier cette influence. En effet, le couvert de glace réduit les courants, augmente le temps de renouvellement des eaux (Koutitonsky et Tita, 2006) et amplifie la contribution des processus de minéralisation et de dégradation de la matière organique dans les cycles biogéochimiques, en inhibant les processus de photosynthèse par l'atténuation de la lumière du milieu. Le couvert de glace, facteur de confinement des eaux de la lagune et d'inhibition des processus de photosynthèse, pourrait amplifier les modifications des stocks de sels nutritifs et d'oxygène engendrées par l'aquaculture.

Au cours de l'hiver, un peuplement micro-algal se développe à l'interface eau-glace du couvert de glace des lagunes (De Sève et Dunbar, 1991). À la fonte des glaces, au printemps, ces algues épontiques se mêlent aux eaux de la lagune et entraînent une augmentation de la teneur en chlorophylle *a* du milieu (Figure 33 : G. Tita, com. pers.).

L'étude de l'influence de cet apport printanier en matière organique au niveau des systèmes lagunaires semble être primordiale pour la compréhension du fonctionnement de cet écosystème particulier. En particulier, son influence sur les cycles biogéochimiques devrait être étudiée. L'acquisition de l'ensemble des données saisonnières est indispensable pour alimenter les futurs modèles de capacité de charge des lagunes des Îles-de-la-Madeleine.

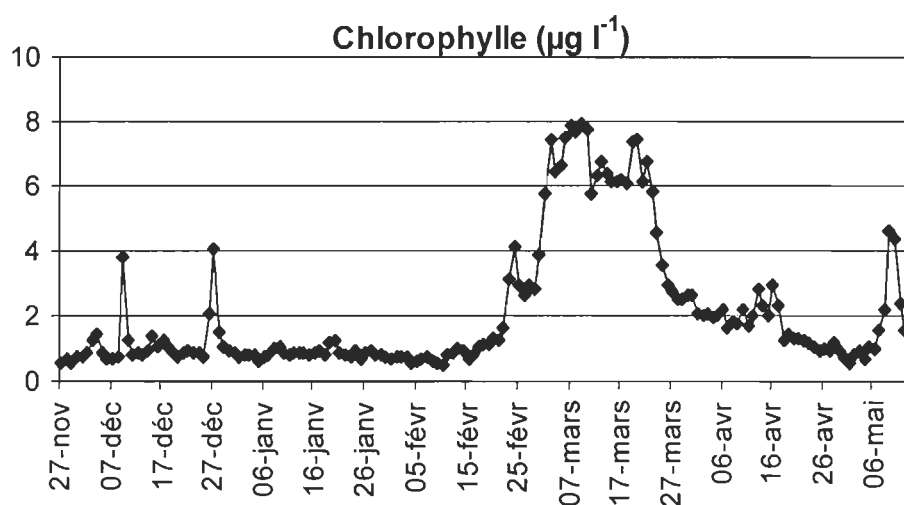


Figure 33 : Variation temporelle de la teneur en Chlorophylle *a* mesurée dans la lagune de Grande-Entrée de la fin novembre 2003 à début mai 2004, enregistrée à l'aide d'une sonde YSI déployée par le MAPAQ des Îles de la Madeleine (responsable B. Myrand ; G. Tita, pers. com.)

Spatialisation des flux

Afin de procéder par étapes, l'objectif de ce travail de recherche a été restreint à l'influence locale de l'aquaculture. Les cycles biogéochimiques ont été décrits, de manière réductive,

aux deux principales interfaces d'échanges de ce milieu: l'interface benthique et l'interface des structures aquacoles. Les flux biogéochimiques engendrés par le contenu des masses d'eau (seston) et plus particulièrement par la boucle microbienne décrite par Trottet et al. (2006) devraient également être pris en compte dans la caractérisation de ces cycles. De même, les apports en sels nutritifs par les précipitations (Souchu et Mayzaud, 1991) et les échanges de masses d'eaux avec le Golfe du St-Laurent ne sont certainement pas à négliger (Koutitonsky et Tita, 2006). Dans les sites conchylicoles fermés (*e.g.* étang de Thau), le temps de renouvellement des eaux est proche de l'année (Bacher *et al.*, 2006) favorise les processus d'eutrophisation et d'anoxie pendant l'été (Deslous-Paoli *et al.*, 1998; Souchu *et al.*, 1998; 2001). Dans notre cas d'étude, l'eau des lagunes des Îles-de-la-Madeleine est renouvelée par les eaux du Golfe St-Laurent, ce qui limite probablement les effets sur l'environnement engendrés par l'aquaculture.

Le chenal central de faible profondeur (2 à 3 m : Figure 4b), composé d'herbiers de zostères (*Zostera Marina* ; Poirier et Myrand, 1982), pourrait jouer un rôle primordial dans les cycles biogéochimiques de cet écosystème. L'acquisition des données de flux benthiques mesurés au niveau des principaux biotopes des lagunes (dont la zone d'herbiers) est probablement l'étape ultime pour la compréhension des cycles biogéochimiques au sein de l'ensemble des lagunes des Îles-de-la-Madeleine.

ANNEXES

Soustraction de l'effet de l'eau découlant de la problématique de variabilité du volume des enceintes de mesures.

L'utilisation d'enceintes ou de carottes benthiques à volume d'eau variable pour quantifier les flux biogéochimiques à l'interface eau-sédiment (*e.g.* Boucher et Clavier 1990; Grenz *et al.*, 2003 ; Clavier *et al.*, 2005 ; Martin *et al.*, sous presse ; Thouzeau *et al.*, sous presse), peut générer un biais à la fois dans la mesure et dans l'interprétation des résultats.

La mesure de flux biogéochimiques à l'interface eau-sédiment, obtenue à l'aide d'enceintes ou de carottes benthiques, correspond à la quantité de sels nutritifs ou d'oxygène produite ou consommée par la section d'interface benthique et par le volume d'eau contenu dans le système de mesure. Par le métabolisme des organismes planctoniques et par la dégradation de la matière organique en suspension, l'influence de l'eau surnageante sur les flux à l'interface eau-sédiment serait plus ou moins importante selon son volume (*i.e.* la quantité de seston contenu dans l'eau⁷). Généralement, la communauté scientifique travaillant avec ce type de matériel d'incubation assume que les flux mesurés dans le faible volume d'eau sont négligeables par rapport aux flux provenant du sédiment. Ainsi ils globalisent les flux comme des flux mesurés à l'interface eau-sédiment (Viollier *et al.*, 2003). Ces flux correspondent aux valeurs de flux mesurés à l'interface de $x \text{ m}^2$ de sédiment et de y litres d'eau (*ie.* de z g de seston). Lorsque le volume

⁷ Dans le cas de l'eau des lagunes, la communauté planctonique est dominée par la boucle microbienne (Trottet *et al.*, 2006). L'influence de ces organismes hétérotrophes sur les flux biogéochimiques mesurés dans l'eau est sans doute significative

d'eau du système de mesure est fixe, les flux peuvent être comparés d'un traitement à l'autre. Par contre, la variation du volume d'eau dans le système de mesure peut poser un problème au niveau de l'interprétation des résultats de comparaison des flux. Prenons l'exemple des manipulations réalisées dans la lagune du Havre-aux-Maisons : lorsque l'effet du traitement (4 sites : C, M1, M2, S) est testé sur le volume d'eau contenu dans nos enceintes, les résultats d'analyse de variance révèlent que le traitement est une source de variation significative du volume d'eau contenu dans l'enceinte⁸ (Tableau 18).

Tableau 18 : Résultats d'ANOVA testant l'effet de la zone (ZONE: C, M1, M2, S) sur le volume d'eau contenu dans les enceintes benthiques déployées dans la lagune du HAM en juillet 2004 (cf. Chapitre 3)

Source	Degré de liberté	Moyenne des carrés	Ratio F	p
ZONE	3	38,36	3,44	0,0362
Résidus	20	11,13		

D'après les résultats du test *a posteriori*, le volume d'eau contenu dans les enceintes déployées à M2 est significativement inférieur à celui des enceintes déployées sur le site témoin (M2 vs. C : variation de 6 litres; Tableau 19).

⁸ Le volume d'eau contenu dans les enceintes est calculé à l'aide de la mesure de 3 hauteurs de la base (de l'interface au sommet de la base). Le volume d'eau contenu dans les enceintes est plus important lorsque la base est peu enfoncée : lorsque la hauteur de la base est importante.

Tableau 19 : Résultats du test HSD réalisé sur les moyennes des volumes contenus dans les enceintes benthiques déployées sur chacune des zones (C, S, M1, M2) en juillet 2004. Les volumes moyens reliés avec la même lettre ne sont pas significativement différents

Niveau de traitement		Volume moyen
C	A	70,09
S	A B	67,86
M1	A B	67,63
M2	B	63,98

Le plongeur a probablement eu plus de facilité à enfoncer la base de l'enceinte benthique dans les sédiments vaseux des sites de moules de 2 ans que dans les sédiments plus sableux du site témoin. Les flux biogéochimiques mesurés dans 6 litres d'eau pourraient sembler négligeables par rapport à ceux enregistrés à l'interface de 0,2 m² de sédiment. Cependant, puisque le volume d'eau pourrait être un facteur de variation de nos flux, et que ce facteur serait confondu à l'effet du traitement dans nos manipulations de 2004, il nous paraît plus rigoureux de soustraire à chacune de nos mesures de flux l'influence du volume d'eau contenu dans chacune des enceintes. Il est important de noter que dans le chapitre 1, l'effet de l'eau n'est pas soustrait aux mesures de flux à l'interface eau-sédiment des différents sites de la lagune de Grande-Entrée, puisque le volume ne varie pas selon les facteurs de variation étudiés (Tableau 20). Nous omettrons cependant de comparer ces flux à ceux mesurés au niveau de l'interface benthique des différents sites de la lagune du Havre-aux-Maisons.

Tableau 20 : Résultats d'ANOVA testant l'effet du traitement (TR : C1, C2, M1, M2), de la date (Da : Juillet, août, septembre) et de leur interaction (TR * Da) sur le volume d'eau contenu dans les enceintes benthiques déployées dans la lagune de GE en juillet 2003 (cf. Chapitre 1)

Source	Degré de liberté	Moyennes des carrés	Ratio F	p
TR	3	25,68	1,85	0,1646
Date	2	9,04	0,65	0,5296
TR * Date	6	8,09	0,58	0,7395
Résidus	24	13,86		

La soustraction de l'effet de l'eau sur les flux biogéochimiques benthiques est d'autant plus importante quand le but de l'étude est de comparer des flux mesurés à l'aide de différents systèmes (*e.g.* benthique vs. pélagique) dont la variation de volume est plus que significative (*e.g.* Figure 34).

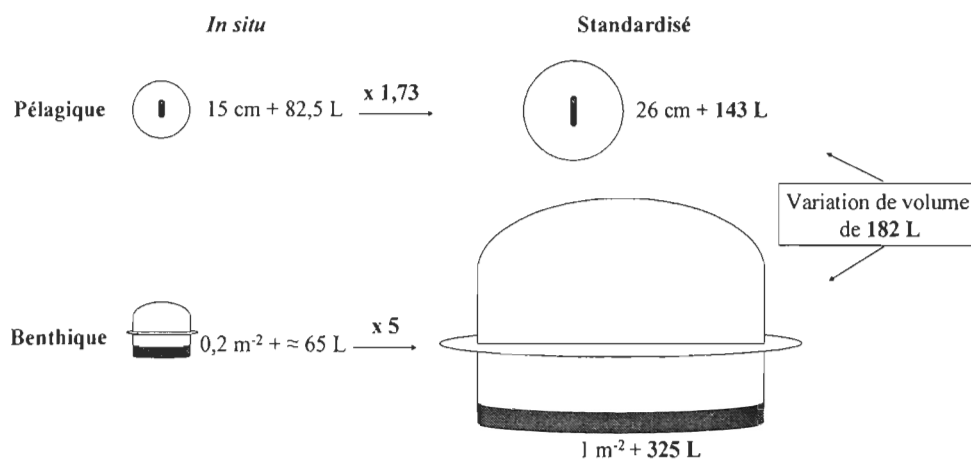


Figure 34 : Schématisation de la standardisation moyenne des flux pélagiques et benthiques employée dans le chapitre 3 et du calcul de variation de volume des systèmes d'enceintes

Tableau 21 : Tableau récapitulatif décrivant les contenus initiaux et standardisés des systèmes benthiques et pélagiques ainsi que la variation des volumes d'eau standardisés des systèmes pélagiques et benthiques dans différentes études

	Contenu du système pélagique		Contenu du système pélagique standardisé à la densité de structures		Contenu du système benthique		Contenu du système benthique standardisé à une surface de 1 m ² de sédiment		Variation de volumes standardisés
	^d Volume d'eau (L)	^c Structure aquacole	^b Densité de structures (m ²)	^a Volume d'eau (L)	^D Volume d'eau (L)	^C Aire de l'interface (m ²)	^B Aire de l'interface (m ²)	^A Volume d'eau (L)	
Mazouni 2004	35,7	1 pigne d'huîtres	30 pignes	1071	15	0,114	1	131,58	939,42
Nizzoli et al. 2006	* 392,7	1 filière de moules	5 filières	1963,50	* 0,75	* 0,005	1	150	1813,50
Richard et al.	82,5	15 cm de filières de moules	26 cm	143	55,69 à 69,11	0,196	1	283,63 à 351,97	140,63 à 208,97
Richard et al.	82,5	1 panier de pétoncles	0,785 cage	64,76	59,94 à 72,38	0,196	1	305,27 à 368,63	240,51 à 286,13

* : mesures calculées à partir des données suivantes : cylindre métabolique : diamètre de 25 cm, Hauteur de 2 m vs. carotte benthique : diamètre de 8 cm, hauteur de 30 cm, pour les calculs nous avons considéré arbitrairement que la moitié de la carotte était remplie d'eau.

NB : a = (b/c) x d; A = (B/C) x D

C'est le cas dans notre troisième chapitre (Figure 34) mais aussi dans les études de Mazouni (2004) et de Nizzoli *et al.* (2006; Tableau 21). Après standardisation des flux, la variation de volume d'eau entre le système benthique et le système pélagique peut être très importante (*e.g.* entre 140,63 et 1813,5 litres; Tableau 21).

Pour comparer ce qui est produit et/ou consommé exclusivement par chacune des interfaces d'échanges (structure aquacole et interface benthique), il paraît essentiel de soustraire à toutes les mesures de flux, l'effet du volume d'eau contenu dans les différents systèmes de mesures. La méthode la plus adéquate de soustraction de l'effet de l'eau est schématisée par la Figure 35.

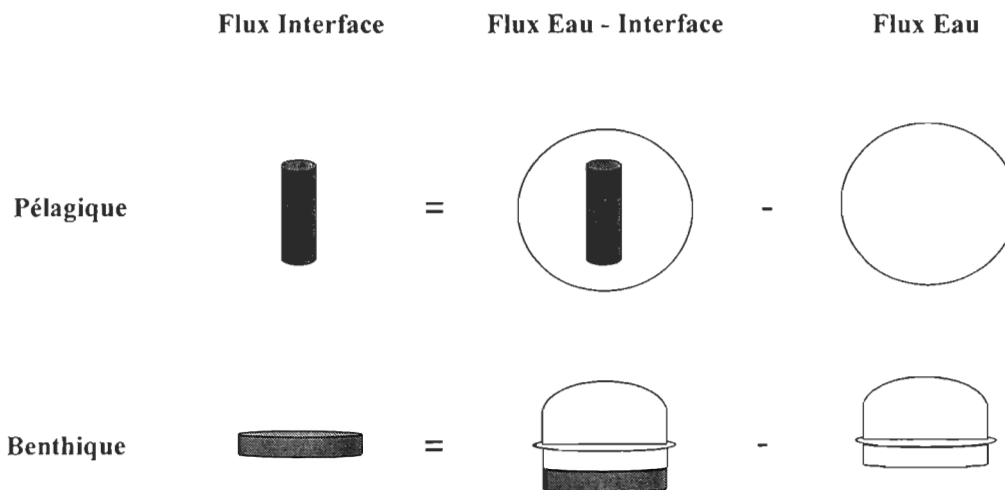


Figure 35 : Schéma de calcul des flux biogéochimiques aux interfaces benthique et pélagique : aux mesures de flux brutes (eau-interface) sont soustraites une mesure moyenne de flux résultant de l'activité métabolique du seston (flux eau). Le cylindre gris représente une interface pélagique. Le disque représente une interface benthique

Cependant, lors de nos expérimentations dans la lagune du HAM, nous n'avons pas déployé d'enceinte benthique dont l'unique contenu aurait été de l'eau de fond. Néanmoins, au cours de ces manipulations, des enceintes pélagiques ont été installées à plusieurs reprises dans la colonne d'eau, à une profondeur de 3 mètres (profondeur moyenne des structures aquacoles). Puisque la colonne d'eau des sites de cultures de HAM est homogène car peu profonde (moyenne \pm erreur type : $5,56 \pm 0,1$ m), nous avons considéré, que la moyenne des flux mesurés dans ces enceintes correspondait à l'influence moyenne de la colonne d'eau sur les flux biogéochimiques. Cette valeur a été utilisée comme valeur corrective pour chacune des mesures de flux du chapitre 3. Cette procédure est potentiellement juste dans le cas où les flux sont mesurés dans des enceintes opaques, comme dans notre étude. Cependant, si les processus de photosynthèse doivent être pris en compte dans la mesure des flux biogéochimiques et que ces derniers sont mesurés à l'aide d'enceintes claires, il devient primordial d'utiliser la méthode décrite sur la Figure 35. Les mesures de flux dans l'eau devraient être impérativement effectuées aux mêmes profondeurs que celles des mesures de flux aux interfaces, afin que les conditions de lumière soient identiques quelque soit le contenu de l'enceinte. Les fortes densités de bivalves pouvant affecter la biomasse sestonique (Dame et Dankers, 1988 ; Idrisi *et al.*, 2001 ; Smaal *et al.*, 1997) et sa composition (Cloern, 1982; Officer *et al.*, 1982 ; Smayda, 1990), il aurait été préférable de déployer les enceintes dans l'eau de chacun des sites de culture. Le plan d'expérience le plus approprié aurait donc été celui-ci : 2 contenus (eau-interface vs. eau), 2 interfaces (benthique vs. pélagique), 3 sites de culture (pétoncles,

moules d'un an, moules de 2 ans), et 6 réplicats, soit un total de 72 incubations. Bien que cette méthode multiplie le nombre d'incubations, elle aurait été la plus rigoureuse.

Afin de confirmer la nécessité d'utiliser la méthode de soustraction de l'influence de l'eau employée dans le chapitre 3, il serait intéressant d'effectuer des manipulations testant l'effet de différents volumes d'eau dans les enceintes sur les mesures de flux effectuées aux interfaces benthiques et pélagiques et sur leur comparaison. Ces manipulations pourraient être faites *in situ* au niveau d'un site aquacole à l'aide de plusieurs systèmes de mesure dont, seul, le volume intérieur serait variable (*e.g.* Glud et Blackburn, 2002).

BIBLIOGRAPHIE

- Ackerman, J.D.; M.R. Loewen; P.F. Hamblin. 2001. « Benthic-pelagic coupling over a zebra mussel reef in Western Lake Erie ». **Limnology and Oceanography**, 46, 892-904.
- Aller, R.C. 1988. **Benthic fauna and biogeochemical processes in marine sediments: the role of burrow structures**. In Nitrogen cycling in coastal marine environments. Edited by T.H. Blackburn, J. Sorensen. J. Wiley and Sons, Chichester, New-York. pp. 301-341.
- Alunno-Bruscia, M.; P.S. Petraitis; E. Bourget; M. Frechette. 2000. « Body size-density relationship for *Mytilus edulis* in an experimental food-regulated situation ». **Oikos**, 90, 28-42.
- Anonyme, 2006. **Histoire**, <http://www.mytiliculture.com/spip.php?article7>
- Arawaka, K.Y. 1990. « Competitors and fouling organisms in the hanging culture of the pacific oyster, *Crassostrea gigas* (thunberg) ». **Marine Behaviour and Physiology**, 17, 67-94.
- Asmus, H.; R.M. Asmus; G.F. Zubillaga. 1995. « Do mussel beds intensify the phosphorus exchange between sediment and tidal waters? ». **Ophelia**, 41, 37-55.
- Bacher, C.; T. Guyondet; J. Grant. 2006. **Modelling carrying capacity at different scales: from individuals to ecosystems**, AQUA 2006, Florence, 9-13 mai.
- Bacher, C.; H. Bioteau; A. Chapelle. 1995. « Modelling the impact of a cultivated oyster population on the nitrogen dynamics : The Thau lagoon cas (France) ». **Ophelia**, 42, 29-54.

- Balzer, W.; K. Grasshoff; P. Dieckmann; H. Haardt; U. Petersohn. 1983. « Redox-turnover at the sediment-water interface studied in a large bell jar system ». **Oceanologica Acta**, 6, 337-344.
- Barranget, C.; E. Alliot; M.R. Plante-Cuny. 1994. « Benthic microphytic activity at two Mediterranean shellfish cultivation sites with reference to benthic fluxes ». **Oceanologica Acta**, 17, 211-221.
- Bartoli, M.; D. Nizzoli; P. Viaroli; E. Turolla; G. Castaldelli; E.A. Fano; R. Rossi. 2001. « Impact of *Tapes philippinarum* farming on nutrient dynamics and benthic respiration in the Sacca di Goro ». **Hydrobiologia**, 455, 203-212.
- Baudinet, D.; E. Alliot; B. Berland; C. Grenz; M. Plante-Cuny; R. Plante; C. Salen-Picard. 1990. « Incidence of mussel culture on biogeochemical fluxes at the sediment-water interface ». **Hydrobiologia**, 207, 187-196.
- Bayne, B.L.; C. Scullard. 1977. « Rates of nitrogen excretion by species of *Mytilus* (Bivalvia : Mollusca) ». **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, 57, 355-359.
- Bayne, B.L.; A.J.S. Hawkins; E. Navarro; J.I.P. Iglesias. 1989. « Effects of seston concentration on feeding, digestion and growth in the mussel *Mytilus edulis* ». **Marine Ecology Progress Series**, 55, 47-54.
- Bérard, 2002. **Gazette du Canada** - Partie I, vol. 136 no. 27, <http://www.ec.gc.ca/RegistreLCPE/notices/NoticeText.cfm?intNotice=180&intDocument=1158>

- Bidle, K.D.; F. Azam. 1999. « Accelerated dissolution of diatom silica by marine bacterial assemblages ». **Nature**, 397, 508-512.
- Biles, C.L.; M. Solan; I. Isaksson; D.M. Paterson; C. Emes; D.G. Raffaelli. 2003. « Flow modifies the effect of biodiversity on ecosystem functioning : an in situ study of estuarine sediments ». **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 285-286, 165-177.
- Booij, K.; W. Helder; B. Sundby. 1991. « Rapid redistribution of oxygen in a sandy sediment induced by changes in the flow velocity of the overlying water ». **Netherlands Journal of Sea Research**, 28, 149-165.
- Boucher-Rodoni, R.; G. Boucher. 1990. « In situ study of the effect of oyster biomass on benthic metabolic exchange rates ». **Hydrobiologia**, 206, 115-123.
- Boucher, G.; R. Boucher-Rodoni. 1988. « In situ measurement of respiratory metabolism and nitrogen fluxes at the interface of oyster beds ». **Marine Ecology Progress Series**, 44, 229-238.
- Boucher, G.; J. Clavier. 1990. « Contribution of benthic biomass to overall metabolism in New Caledonia lagoon sediments ». **Marine Ecology Progress Series**, 64, 271-280.
- Boynton, W.R., Kemp, W.M., Osborne, C.G., Kaumeyer, K.R., Jenjins, M.C. 1981. « Influence of water circulation rate on in situ measurements of benthic community respiration ». **Marine Biology**, 65, 185-190.
- Brooks, K.; A.R. Stierns; C. Backman. 2004. « Seven year remediation study at the Carrie Bay Atlantic salmon (*Salmo salar*) farm in the Broughton Archipelago, British Columbia, Canada ». **Aquaculture**, 239, 81-123.

- Brown, M. B.; A.B. Forsythe. 1974. « Robust tests for the equality of variances ». **Journal of American Statistical Association**, 69, 364-367.
- Byers, S.C.; E.L. Mills; P.L. Stewart. 1978. « A comparison of methods of determining organic carbon in marine sediments, with suggestions for a standard method ». **Hydrobiologia**, 58, 43-47.
- Caffrey, J.M.; J.E. Cloern; C. Grenz. 1998. « Changes in production and respiration during a spring phytoplankton bloom in San Francisco Bay, California, USA: implications for net ecosystem metabolism ». **Marine Ecology Progress Series**, 172, 1-12.
- Caffrey, J.M., DE. Hammond, J.S. Kuwabara, L.G. Miller, R.R. Twilley. 1996. **Benthic process in South San Francisco Bay: The role of organic inputs and bioturbation**. *In San Francisco Bay system. Edited by J. T. Hollibaugh.* pp. 425-439.
- Callier, M.D ; W.C. McKindsey; G. Desrosiers. En préparation. « Evaluation of indicators used to detect mussel farm influence on the benthos. Two case studies in the Magdalen Islands, Eastern Canada ».
- Callier, M.D ; W.C. McKindsey; G. Desrosiers. Soumis. « Multi-scale spatial variations in benthic characteristics at a mussel farm, Great-Entry Lagoon ». **Marine Ecology Progress Series**
- Callier, M.D.; A.M. Weise; C.W. McKindsey; G. Desrosiers. 2006. « Sedimentation rates in a suspended mussel farm (Great-Entry lagoon, Canada): biodeposit production and dispersion ». **Marine Ecology Progress Series**, 322, 129-141.

- Carroll, M.L.; S. Cochrane; R. Fieler; R. Velvin; P. White. 2003. « Organic enrichment of sediments from salmon farming in Norway : environmental factors, management practices, and monitoring techniques ». **Aquaculture**, 226, 165-180.
- Castro, G. 2005. **Guide de démarrage d'une entreprise maricole**. Comité sectoriel de main d'oeuvre des pêches maritimes (CSMOPM) et de la Société de développement de l'industrie maricole (SODIM), 291 + annexes.
- Chamberlain, J.; T.F. Fernandes; P. Read; T.D. Nickell; I.M. Davies. 2001. « Impacts of deposits from suspended mussel (*Mytilus edulis*) culture on the surrounding surficial sediments ». **ICES Journal 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.
- Chauvaud, L.; Thouzeau, G.; Y-M. Paulet. 1998. « Effects of environmental factors on the daily growth rate of *Pecten maximus* juveniles in the Bay of Brest (France) ». **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 227, 83-111.
- Chauvaud, L.; F. Jean; O. Ragueneau; G. Thouzeau. 2000. « Long term variation of the Bay of Brest ecosystem : benthic pelagic-coupling revisited ». **Marine Ecology Progress Series**, 200, 35-48.
- Chauvaud, L.; F. Jean; O. Ragueneau; G. Thouzeau. 2003. « Clams as CO₂ generators: the *Potamocorbula amurensis* example in San Fransisco Bay ». **Limnology and Oceanography**, 48, 2086-2092.

- Chauvaud, L.; A. Donval; G. Thouzeau; Y-M. Paulet; E. Nézan. 2001. « Variations in food intake of *Pecten maximus* (L.) from the Bay of Brest (France): Influence of environmental factors and phytoplankton species composition ». **Cahiers de recherche de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la vie**, 324, 1-13.
- Chivilev, S.; M. Ivanov. 1997. « Response of the arctic benthic community to excessive amounts of non toxic organic matter ». **Marine Pollution Bulletin**, 35, 280-286.
- Christensen, P.B.; R.N. Glud; T. Dalsgaard; P. Gillespie. 2003. « Impacts of longline mussel farming on oxygen and nitrogen dynamics and biological communities of coastal sediments ». **Aquaculture**, 218, 567-588.
- Claerebout, M.R.; D. Bureau; J. Côté; J.H. Himmelman. 1994. « Fouling development and its effect on the growth of juvenile giant scallops (*Placopecten magellanicus*) in suspended culture ». **Aquaculture**, 121, 327-342.
- Clavier, J.; C. Garrigue. 1999. « Annual sediment primary production and respiration in a large coral reef lagoon (SW New Caledonia) ». **Marine Ecology Progress Series**, 191, 79-89.
- Cliche, G.; M. Guiguère. 1998. « Final report of the research program on scallop culture and restocking (REPERE), 1990-1997 ». **Canadian Report of Fisheries and Aquatic Sciences**, 247, 74 p.
- Cloern, J.E. 1982. « Does the benthos control phytoplankton biomass in south San Francisco Bay? ». **Marine Ecology Progress Series**, 9, 191-202.
- Cloern, J.E. 2001. « Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem ». **Marine Ecology Progress Series**, 210, 235-265.

- Cook, R.D., and Weisberg, S. 1982. **Residuals and Influence in Regression**. *Edited by* Chapman and Hall, New York.
- Comité ZIP des Îles. 2003. **La lagune de Havre-aux-Maisons et de la Baie du Cap-Vert. Historique des ressources et des usages des plans d'eau intérieurs des Îles-de-la-Madeleine**. Document du Comité de gestion de la lagune du Havre-aux-Maisons et de la Baie du Cap-Vert. 24 p.
- Cornwell, J.C.; W.M. Kemp; T.M. Kana. 1999. « Denitrification in coastal ecosystems: methods, environmental controls, and ecosystem level controls, a review ». **Aquatic Ecology**, 33, 41-54.
- Cranford, P.; R. Anderson; P. Archambault; T. Balch; S. Bates; G. Bugden; M.D. Callier; C. Carver; L. Comeau; B. Hargrave; G. Harrison; E. Horne; P.E. Kepad; W.K.W. Li; A. Mallet; M. Ouellette; P. Strain. 2006. « Indicators and thresholds for use in assessing shellfish aquaculture impacts on fish habitat ». **DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2006/034**: viii + 84 p.
- Cranford, P.; J. Dowd; J. Grant; B. Hargrave; S. McGladerry. 2003. « Ecosystem level effects of marine bivalve aquaculture. In A scientific review of the potential environmental effects of aquaculture in aquatic ecosystems ». **Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences**, 1, 2450, 51-93.
- Crawford, C. 2003. « Environmental management of marine aquaculture in Tasmania, Australia ». **Aquaculture**, 226, 129-138.

- Crawford, C.M.; I.M. Mithell; C.K.A. Macleod. 2001. « Video assessment of environmental impacts of salmon farms ». **ICES Journal Marine Science**, 58, 445-452.
- Crawford, C.M., Macleod, C.K.A., and Mitchell, I.M. 2003. « Effects of shellfish farming on the benthic environment ». **Aquaculture**, 224, 117-140.
- Dahlbäck, B.; L.A.H. Gunnarsson. 1981. « Sediment and sulfate reduction under mussel culture ». **Marine Biology**, 63, 269-275.
- Dalby, J.E.; C.M. Young. 1993. « Variable effects of ascidian competitors on oysters in a Florida epifaunal community ». **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 167, 47-57.
- Dame, R.F. 1996. **Ecology of marine bivalves: an ecosystem approach**. CRC Press, Boca Raton, FL, 254 p.
- Dame R.F.; N. Dankers. 1988. « Uptake and release of materials by a Wadden Sea mussel bed ». **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 118, 207-216.
- Dame, R.F.; S. Libes. 1993. « Oyster reefs and nutrient retention in tidal creeks ». **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 171, 251-258.
- Dame, R.F.; T.C. Prins. 1998. « A review of feedbacks between bivalve grazing and ecosystem processes ». **Aquatic Ecology**, 31, 349-359.
- Dame, R.F.; R.G. Zingmark; E. Haskin. 1984. « Oyster reefs as processors of estuarine materials ». **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 83, 239-247.

- Dame, R.F.; T.G. Wolaver; S.M. Libes. 1985. « The summer uptake and release of nitrogen by an intertidal oyster reef ». **Netherlands Journal of Sea Research**, 19, 3-4, 265-268.
- Dame, R.F.; J.D. Spurrier; T.G. Wolaver. 1989. « Carbon, nitrogen and phosphorus processing by an oyster reef ». **Marine Ecology Progress Series**, 54, 249-256.
- Dankers, N.; D.R. Zuidema. 1995. « The role of the mussel (*Mytilus edulis* L.) and mussel culture in the Dutch Wdden Sea ». **Estuaries**, 18, 71-80.
- Dankers, N.; R. Dames; K. Kersting. 1989. « The oxygen consumption of mussel beds in the Dutch Wadden Sea ». **Scientia Marina**, 53 (2-3), 473-476.
- Danovaro, R., Gambi, C., Luna, G. M., Mirto, S. 2004. « Sustainable impact of mussel farming in the Adriatic Sea (Mediterranean Sea): evidence from biochemical microbial and meiofaunal indicators ». **Marine Pollution Bulletin**, 49, 325-333.
- Danovaro, R.; C. Corinaldesi; T. La Rosa; G.M. Luna; A. Mazzola; S. Mirto; L. Vezzulli; M. Fabiano. 2003. « Aquaculture impact on benthic microbes and organic matter cycling in coastal mediterranean sediments: a synthesis ». **Chemistry and Ecology**, 19, 59-65.
- De Casabianca, M.-L.; T. Laugier; D. Collart. 1997. « Impact of shellfish farming eutrophication on benthic macrophyte communities in the Thau lagoon, France ». **Aquaculture International**, 5, 301-314.
- DeFur, P.L.; D.N. Rader. 1995. « Aquaculture in estuaries : Feast or Famine? ». **Estuaries**, 18, 2-9.

- De Sève, M.A.; M.J. Dunbar. 1991. **Nutrient dynamics and biological variables of ice biota from the Gulf of St. Lawrence, Magdalen Islands area.** *In* Gulf of St. Lawrence, small ocean or big estuary? *Edited by* Therriault JC. Canadian Special publication in Fisheries and Aquatic sciences, 113: p 201-208
- Deslous-Paoli, J.M.; P. Souchu; N. Mazouni; C. Juge; F. Dagault. 1998. « Relations milieu-ressources : impact de la conchyliculture sur un environnement lagunaire méditerranéen (Thau) ». **Oceanologica Acta**, 21, 831-842.
- Diaz, R.J.; R. Rosenberg. 1995. « Marine benthic hypoxia: A review of its ecological effects and the behavioural responses of benthic macrofauna ». **Oceanography and Marine Biology Annual Review**, 33, 245-303.
- Doyon, P.; R.G., Ingram. 2000. « Seasonal upper-layer T-S structure in the Gulf of St. Lawrence during the ice-free months ». **Deep-Sea Research II**, 47, 385-413.
- Dupuy, C.; A. Vaquer; T. Lam-Thoi; C. Rougier; N. Mazouni; J. Lautier; Y. Collos; S. Le Gall. 2000. « Feeding rate of the oyster *Crassostrea gigas* in a natural planktonic community of the Mediterranean Thau lagoon ». **Marine Ecology Progress Series**, 205, 171-184.
- Dyrssen, D. 1986. « Chemical processes in benthic flux chambers and anoxic basin waters ». **Netherlands Journal of Sea Research**, 20, 225-228.
- Dyrssen, D.; T. Svensson. 1982. « On the calculation of releases rates from stagnant basin sediments ». **Chemical Geology**, 36, 349-351.
- Egge, J.K.; D.L. Asknes. 1992. « Silicate as regulating nutrient in phytoplankton competition ». **Marine Ecology Progress Series**, 83, 281-289.

FAO, 1976. **Rapport de la conférence technique de la FAO sur l'aquaculture.**

http://www.fao.org/documents/show_cdr.asp?url_file=/docrep/005/AC863F/AC863F00.htm

FAO, 2004. **Situation mondiale des pêches et de l'aquaculture (SOFIA) 2004**, 164 p.

http://www.fao.org/documents/show_cdr.asp?url_file=/docrep/005/AC863F/AC863F00.htm

Ferlin, P. 1994. **L'aquaculture.** Que sais-je ? Les Universitaires de France, Paris, 127 p.

Forster, S.; M. Huettel; W. Ziebis. 1996. « Impact of boundary layer flow velocity on oxygen utilisation in coastal sediments ». **Marine Ecology Progress Series**, 143, 173-185.

Fredericks, D.J.; D.T. Heggie; A. Longmore; D. Palmer; C. Smith; G.W.S. Skyring. 1999. « Nutrient recycling and benthic activity in a shallow coastal lagoon in Western Australia ». **AGSO Research Newsletter**, 31.

Freire, J.; E. Gonzalez-Gurriaran. 1995. « Feeding Ecology of the Velvet Swimming Crab *Necora puber* in Mussel Raft Areas of the Ria De Arousa (Galicia, Nw Spain) ». **Marine Ecology Progress Series**, 119, 139-154.

Freire, J.; L. Fernandez; E. Gonzalez-Gurriaran. 1990. « Influence of mussel raft culture on the diet of *Liocarcinus arcuatus* (Leach) (Brachyura: Portunidae) in the Ria de Arosa (Galicia, NW Spain) ». **Journal of Shellfish Research**, 9, 45-57.

Fuentes, J.; J. Molares; A. Villalba. 1998. « Growth, mortality and parasitization of mussels cultivated in the Ria de Arousa (NW Spain) from two sources of seed: intertidal rocky shore vs. collector ropes ». **Aquaculture**, 162, 231-240.

- Gagnery, A.; C. Bacher; D. Buestel. 2001. « Assessing the production and the impact of cultivated oysters in the Thau lagoon (Mediterranee, France) with a population dynamics model ». **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, 58, 1012-1020.
- Garen, P.; S. Robert; S. Bougrier. 2004. « Comparison of growth of mussel, *Mytilus edulis*, on longline, pole and bottom culture sites in the Pertuis Breton, France ». **Aquaculture**, 232, 511-524.
- Gilbert, F.; P. Souchu; M. Bianchi; P. Bonin. 1997. « Influence of shellfish farming activities on nitrification, nitrate reduction to ammonium and denitrification at the water sediment interface of the Thau lagoon, France ». **Marine Ecology Progress Series**, 151, 143-153.
- Giles, H.; C.A. Pilditch; D.G. Bell. 2006. « Sedimentation from mussel (*Perna canaliculus*) culture in the Firth of Thames, New Zealand: impacts on sediment oxygen and nutrient fluxes ». **Aquaculture**, 261, 125-140.
- Glud, R.N.; N. Blackburn. 2002. « The effects of chamber size on benthic oxygen uptake measurements: a simulation study ». **Ophelia**, 56, 23-31.
- Gonzalez-Gurriaran, E. 1986. « Seasonal changes of benthic megafauna in the Ria de Muros e Noia (Galicia, North-West Spain): II. Decapod crustaceans (Brachyura) ». **Marine Biology**, 92, 201-210.
- Grant, J.; P. Cranford; C. Emerson. 1997. « Sediment resuspension rates, organic matter quality and food utilization by sea scallops (*Placopecten magellanicus*) on Georges Bank ». **Journal of Marine Research**, 55, 965-994.

- Grant, J.; C.W. Emerson; B.T. Hargrave; J.L. Shortle. 1991. « Benthic oxygen consumption on continental shelves of Eastern Canada ». **Continental Shelf Research**, 11, 1083-1097.
- Grant, J.; A. Hatcher; D.B. Scott; P. Pocklington; C.T. Schafer; G.V. Winters. 1995. « A multidisciplinary approach to evaluating impacts of shellfish aquaculture on benthic communities ». **Estuaries**, 18, 124-144.
- Grant, J.; P. Cranford; B. Hargrave; M. Carreau; B. Schofield; S. Armsworthy; V. Burdett-Coutts; D. Ibarra. 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.
- Gray, J.S.; R.W. Wu; Y.Y. Or. 2002. « Effects of hypoxia and organic enrichment on the coastal marine environment ». **Marine Ecology Progress Series**, 238, 249-279.
- Grenz, C.; M.N. Hermin; D. Baudinet; R. Daumas. 1990. « In situ biogeochemical and bacterial variation of sediments enriched with mussel biodeposits ». **Hydrobiologia**, 207, 153-160.
- Grenz, C.; T. Moutin; B. Picot; H. Massé. 1991a. « Comparaison de deux méthodes de mesure de flux de nutriments à l'interface eau-sédiment: méthode des peepers et méthode des chambres benthiques ». **Compte Rendu Académie des Sciences de Paris**, 313, 239-244.
- Grenz, C.; E. Alliot; D. Baudinet; L. Helis; H. Masse. 1992. « Influence des opérations de dévasage sur les flux de nutriments à l'interface eau-sédiment (Bassin de Thau-France) ». **Vie milieu**, 42, 157-164.

- Grenz, C.; M.R. Plante-Cuny; R. Plante; E. Alliot; D. Baudinet; B. Berland. 1991b. « Measurement of benthic nutrient fluxes in Mediterranean shellfish farms ; a methodological approach ». **Oceanologica Acta**, 14, 195-201.
- Grenz, C.; L. Denis; G. Boucher; L. Chauvaud; J. Clavier; R. Fichez; O. Pringault. 2003. « Spatial variability in Sediment Oxygen Consumption under winter conditions in a lagoonal system in New Caledonia (South Pacific) ». **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 285-286, 33-47.
- Haertel-Borer, S.S.; D.M. Allen; R.F. Dame. 2004. « Fishes and shrimps are significant sources of dissolved inorganic nutrients in intertidal salt marsh creeks ». **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 311, 79-99.
- Harache, 2003. IFREMER : **Historique de l'aquaculture**, <http://www.ifremer.fr/aquaculture/aquaculture/historique>.
- Hargrave, B.T. 1969a. « Similarity of oxygen uptake by benthic communities ». **Limnology and Oceanography**, 14, 801-805.
- Hargrave, B.T. 1969b. « Epibenthic algal production and community respiration in the sediments of Marion Lake ». **Journal Fisheries Research Board of Canada**, 26, 2003-2025.
- Hargrave, B.T. 2003. « Far-field environmental effects of marine finfish aquaculture ». **Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences**, 1, 1-50.
- Hargrave, B.T.; G.A. Phillips. 1981. « Annual *in situ* carbon dioxide and oxygen flux across a subtidal marine sediment ». **Estuarine Coastal and Shelf Science**, 12, 725-737.

- Hargrave, B.T.; N.J. Prouse; G.A. Phillips; P.A. Neame. 1983. « Primary production and respiration in pelagic and benthic communities at two intertidal sites in the Upper Bay of Fundy ». **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, 40, 229-243.
- Hargrave, B.T.; D.E. Duplisea; E. Pfeiffer; D.J. Wildish. 1993. « Seasonal changes in benthic fluxes of dissolved-oxygen and ammonium associated with marine culture Atlantic salmon. ». **Marine Ecology Progress Series**, 96, 249-257.
- Hartstein, N.D.; A.A. Rowden. 2004. « Effect of biodeposits from mussel culture on macroinvertebrate assemblages at the sites of different hydrodynamic regime ». **Marine Environmental Research**, 57, 339-357.
- Hartstein, N.D.; C.L. Stevens. 2005. « deposition beneath long-line mussel farms ». **Aquaculture Engineering**, 33, 192-213.
- Hatcher, A.; J. Grant; B. Schofield. 1994. « Effects of suspended mussel culture (*Mytilus* spp.) on sedimentation, benthic respiration and sediment nutrients dynamics in coastal bay ». **Marine Ecology Progress Series**, 115, 219-235.
- Hatcher, A.; J. Grant; B. Schofield. 1997. « Seasonal changes in the metabolism of cultured mussels (*Mytilus edulis* L.) from a Nova Scotian inlet : the effects of winter cover and nutritive stress ». **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 217, 63-78.
- Haub, C. 1998. **L'accroissement de la population mondiale sera une des grandes questions du XXIe siècle Dossier Mondiaux**, Revue électronique de l'USIA 3 2, <http://usinfo.state.gov/journals/itgic/0998/ijgf/gj05f.htm>

- Hayakawa, Y.; M. Kobayashi; M. Izana. 2001. « Sedimentation flux from mariculture of oyster (*Crassostrea gigas*) in Ofunato estuary, Japan ». **Journal of Marine Science**, 58, 435-444.
- Hayter, A.J. 1984. « A proof of the conjecture that the Tukey–Kramer multiple comparisons procedure is conservative ». **Annals of Mathematical Statistics**, 12, 61-75.
- Henricksen, K., Kemp, W.M. 1988. **Nitrification in estuarine and coastal marine sediments**. In Nitrogen cycling in coastal marine environments. Edited by T.H. Blackburn, J. Sorensen. J. Wiley and Sons, Chichester, New-York. pp. 207-250.
- Hily, C. 1991. « Is the activity of benthic suspension feeders a factor controlling water quality in the Bay of Brest? ». **Marine Ecology Progress Series**, 69, 179-188.
- Holmer, M.; M. Pérez; C.M. Duarte. 2003a. « Benthic primary producers- a neglected environmental problem in Mediterranean maricultures? ». **Marine Pollution Bulletin**, 46, 1372-1376.
- Holmer, M.; C.M. Duarte; A. Heilskov; B. Olesen. 2003b. « Biogeochemical conditions in sediments enriched by organic matter from net-pen fish farms in the Bolinao area, Philippines ». **Marine Pollution Bulletin**, 46, 1470-1479.
- Holmer, M.; N. Marbà; J. Terrados; C.M. Duarte; M.D. Fortes. 2002. « Impacts of milkfish (*Chanos chanos*) aquaculture on carbon and nutrient fluxes in the Bolinao area, Philippines ». **Marine Pollution Bulletin**, 44, 685-696.

- Holmes, R.M.; A. Aminot; R. K  rouel; B.A. Hooker; B.J. Peterson. 1999. « A simple and precise method for measuring ammonium in marine and freshwater ecosystems ». **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, 56, 1801-1808.
- Howarth, R. 1988. « Nutrient limitation of net primary production in marine ecosystems ». **Annual Review Ecological System**, 19, 89-110.
- Hulbert, S.H. 1984. « Pseudoreplication and the design of ecological experiments ». **Ecological Monograph**, 54, 187-211.
- Idrisi, N.; E.L. Mills; L.G. Rudstarm; D.J. Stewart. 2001. « Impact of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) on the pelagic lower trophic level of Oneida Lake, New York ». **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science**, 58, 1430-1441.
- IFREMER, 2003. **Conchyliculture en France**, http://www.ifremer.fr/aquaculture/conchyliculture/huitres_plates.htm, ou [huitres_creuses.htm](http://www.ifremer.fr/aquaculture/conchyliculture/huitres_creuses.htm), ou [moules.htm](http://www.ifremer.fr/aquaculture/conchyliculture/moules.htm)
- Iglesias, J. 1981. « Spatial and temporal changes in the demersal fish community of the Ria de Arosa (NW Spain) ». **Marine Biology**, 65, 199-208.
- Jenkins, M.C.; M. Kemp. 1984. « The coupling of nitrification and denitrification in two estuarine sediments ». **Limnology and Oceanography**, 29, 609-619.
- Karakassis, I.; E. Hatziyanni. 2000. « Benthic disturbance due to fish farming analyzed under different levels of taxonomic resolution ». **Marine Ecology Progress Series**, 203, 247-253.
- Kaspar, H.F.; P.A. Gillespie; I.C. Boyer; A.L. MacKenzie. 1985. « Effects of mussel aquaculture on the nitrogen cycle and benthic communities in Kenepuru Sound, Marlborough Sounds, New Zealand ». **Marine Biology**, 85, 127-136.

- Kautsky, N.; I. Wallentinus. 1980. « Nutrient release from Baltic *Mytilus*-red algal community and its role in benthic and pelagic production ». **Ophelia**, 1, 17-30.
- Kautsky, N.; S. Evans. 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.
- Kennington, K.; J.R. Allen; A. Wither; T.M. Shammon; R.G. Hartnoll. 1999. « Phytoplankton and nutrient dynamics in the north-east Irish Sea ». **Hydrobiologia**, 393, 57-67.
- Khalil, A.M. 1994. « Influence of starvation, body size and temperature on ammonia excretion in the marine bivalve *Tapes decussatus* (L.) ». **Aquaculture and Fisheries Management**, 25, 839-847.
- Koutitonsky, V.G. 2004. **Three-dimensional structure of wind-driven currents in coastal lagoons**. In Coastal lagoons: Ecosystem Processes and Sustainable Management. Edited by Gonenc, E. and J. Woflin. CRC Press.
- Koutitonsky, V.G.; G. Tita. 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 (MAPAQ), Rapport de Recherche-Développement, 151, 73 p.
- Koutitonsky, V.G.; N. Navarro; D. Booth. 2002. « Descriptive physical oceanography of Great-Entry lagoon, Gulf of St. Lawrence ». **Estuarine Coastal Shelf Science**, 54, 833-847.

- Kramer, C.Y. 1956. « Extension of multiple range tests to group means with unequal numbers of replications ». **Biometrics**, 12, 309-310.
- Kristensen, E.; T.H. Blackburn. 1987. « The fate of organic carbon and nitrogen in experimental marine sediment systems : Influence of bioturbation and anoxia ». **Journal of Marine Research**, 45, 231-257.
- La Rosa, T.; S. Mirto; A. Mazzola; D. R. 2001a. « Differential responses of benthic microbes and meiofauna to fish-farm disturbance in coastal sediments ». **Environmental Pollution**, 112, 427-434.
- La Rosa, T.; S. Mirto; A. Mazzola; T.L. Maugeri. 2004. « Benthic microbial indicators of fish farm impact in a coastal area of the Tyrrhenian Sea ». **Aquaculture**, 230, 153-167.
- La Rosa, T.; S. Mirto; A. Marino; V. Alonzo; T.L. Maugeri; A. Mazzola. 2001b. « Heterotrophic bacteria community and pollution indicators of mussel-farm impact in the Gulf of Gaeta (Tyrrhenian Sea) ». **Marine Environmental Research**, 52, 301-321.
- La Rosa, T.; S. Mirto; E. Favaloro; B. Savona; G. Sarà; D. R.; A. Mazzola. 2002. « Impact of the water column biogeochemistry of a Mediterranean mussel and fish farm ». **Water Research**, 36, 713-721.
- Lauzon-Guay, J-S.; M. Dionne; M.A. Barbeau; D.J. Hamilton. 2005. « Effects of seed size and density on growth, tissue-to-shell ratio and survival of cultivated mussels (*Mytilus edulis*) in Prince Edward Island, Canada ». **Aquaculture**, 250, 652-665.

- LeBlanc, A.R.; T. Landry; G. Miron. 2003. « Fouling organisms of the blue mussel *Mytilus edulis*: their effect on nutrient uptake and release ». **Journal of Shellfish Research**, 22, 633-638.
- Le Borgne, R.; M. Rodier. 1997. « Net zooplankton and the biological pump, a comparison between the oligotrophic and mesotrophic equatorial Pacific ». **Deep-Sea Research II**, 44, 2003-2023.
- Lerat, Y.; G. Boucher; P. Le Corre. 1985. « Echanges à l'interface eau-sédiment dans un secteur côtier à forte déposition (Parc ostréicole) cas de l'ammonium et des nitrates ». **Cahiers de biologie marine**, 26, 393-408.
- Lerat, Y.; P. Lasserre; P. Le Corre. 1990. « Seasonal changes in pore water concentrations of nutrients and their diffusive fluxes at the sediment-water interface ». **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 135, 135-160.
- Lesser, M.P.; S.E. Shumway; T. Cucci; J. Smith. 1992. « Impact of fouling organisms on mussel rope culture: interspecific competition for food among suspension-feeding invertebrates ». **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 165, 91-102.
- Lomstein, B.A.; L. Bonne Guldborg; J. Hansen. 2006. « Decomposition of *Mytilus edulis*: The effect on sediment nitrogen and carbon cycling ». **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 329, 251-264.
- Loo, L.O.; R. Rosenberg. 1989. « Bivalve suspension-feeding dynamics and benthic-pelagic coupling in an eutrophicated marine bay ». **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 130, 253-276.

- Lopez-Jamar, E.; J. Iglesias; J.J. Otero. 1984. « Contribution of infauna and mussel-raft epifauna to demersal fish diets ». **Marine Ecology Progress Series**, 15, 13-18.
- MAPAQ, 2004a. **L'aquaculture au Québec**, <http://www.mapaq.gouv.qc.ca/Fr/Peche/Profil/pecheaquaculture/aquamarine/>
- MAPAQ, 2004b. **Site IMAQUA, inc.**, <http://www.mapaq.gouv.qc.ca/Fr/Peche/Mariculture/sitesmaricoles/imaqua/>
- MAPAQ, 2004c. **Site Maricole Pétoncles 2000**, <http://www.mapaq.gouv.qc.ca/Fr/Peche/Mariculture/sitesmaricoles/petoncles2000/>
- Malan, D.E.; A. MacLachlan. 1991. « In situ benthic oxygen fluxes in a nearshore coastal marine system: a new approach to quantify the effect of wave action ». **Marine Ecology Progress Series**, 73, 69-81.
- Mallet, A.L.; C.E. Carver; T. Landry. 2006. « Impact of suspended and off-bottom Eastern oyster culture on the benthic environment in eastern Canada ». **Aquaculture**, 255, 362-373.
- Martin, S. 2005. **Rôle d'une algue exploitée le Maerl, et d'une espèce invasive, la crépidule, sur les flux biogéochimiques à l'interface eau-sédiment en rade de Brest**. Thèse de Doctorat en Océanographie biologique, Université de Bretagne Occidentale, Brest, France, 254 p.
- Martin, S.; G. Thouzeau; M. Richard; L. Chauvaud; F. Jean; J. Clavier. Sous presse. « Benthic community metabolism in areas impacted by the invasive species *Crepidula fornicata* L. ». **Marine Ecology Progress Series**.

- Mattsson, J.; O. Lindén. 1983. « Benthic macrofauna succession under mussels, *Mytilus edulis* L. (BIVALVIA), cultured on hanging long-lines ». **Sarsia**, 68, 97-102.
- Mayzaud, P.; P. Souchu; S. Roy. 1989. « Environmental process and mussel production in a lagoon system from the Gulf of St. Lawrence (Quebec) ». **Journal of Shellfish Research**, 8, pp. 471.
- Mayzaud, P.; V.G. Koutitonsky; P. Souchu; S. Roy; N. Navarro; E. Gomez-Reyez. 1992. « L'impact de l'activité mytilicole sur la capacité de production du milieu lagunaire des Îles-de-la-Madeleine ». **Rapport de recherche de l'INRS-Océanologie pour Pêches et Océans (FP707-8-5-5140)**, 312 p.
- Mazouni, N. 1995. **Influence des élevages ostréicoles sur le fonctionnement d'un écosystème lagunaire méditerranéen : étude *in situ* de l'influence des filtreurs (coquillages et épibiontes) sur les flux de matières particulaire et dissoute**. Thèse de Doctorat, spécialité Océanologie, Université d'Aix-Marseille II, Marseille.
- Mazouni, N. 2004. « Influence of suspended oyster cultures on nitrogen regeneration in a coastal lagoon (Thau, Lagoon) ». **Marine Ecology Progress Series**, 276, 103-113.
- Mazouni, N.; J.M. Deslous-Paoli; S. Landrein. 1998. « Influence d'un élevage ostréicole sur les flux de nutriments et d'oxygène dans un écosystème lagunaire ». **Oceanologica Acta**, 21, 845-857.
- Mazouni, N.; J.C. Gaertner; J.M. Deslous-Paoli. 2001. « Composition of biofouling communities on suspended oyster cultures : an in situ study of their interactions with the water column ». **Marine Ecology Progress Series**, 214, 93-102.

- Mazouni, N.; J.C. Gaertner; J.M. Deslous-Paoli; S. Landrein; M. Geringer d'Oedenberg. 1996. « Nutrient and oxygen exchanges at the water-sediment interface in a shellfish farming lagoon (Thau, France) ». **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 205, 91-113.
- Mazzola, A.; S. Mirto; R. Danovaro. 1999. « Initial fish-farm impact on meiofaunal assemblages in coastal sediments of the Western Mediterranean ». **Marine Pollution Bulletin**, 38, 12, 1126-1133.
- McKindsey, C.W.; H. Thetmeyer; T. Landry; W. Silvert. 2006a. « Review of recent carrying capacity models for bivalve culture and recommendations for research and management ». **Aquaculture**, 261, 451-462.
- McKindsey, C.W.; M.R. Anderson; P., Barnes; S. Courtenay; T Landry; M. Skinner. 2006b. **Effects of shellfish aquaculture on fish habitat**. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2006/011: viii + 84 p.
- Mermillond-Blondin, F.; F. François-Carcaillet; R. Rosenberg. 2005. « Biodiversity of benthic invertebrates and organic matter processing in shallow marine sediments: an experimental study ». **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 315, 187-209.
- Mermillond-Blondin, F.; R. Rosenberg; F. François-Carcaillet; K. Norling; L. Mauclair. 2004. « Influence of bioturbation by three benthic infaunal species on microbial communities and biogeochemical process in marine sediment ». **Aquatic Microbial Ecology**, 36, 271-284.

- Miron, G.; T. Landry; P. Archambault; B. Frenette. 2005. « Effects of mussel culture husbandry practices on various benthic characteristics ». **Aquaculture**, 250, 138-154.
- Mirto, S.; T. La Rosa; R. Danovaro; A. Mazzola. 2000. « Microbial and meiofaunal response to intensive mussel farm biodeposition in coastal sediments of the western Mediterranean ». **Marine Pollution Bulletin**, 40, 244-252.
- Mirto, S.; T. La Rosa; C. Gambi; R. Danovaro; A. Mazzola. 2002. « Nematode community response to fish-farm impact in the western Mediterranean ». **Environmental Pollution**, 116, 203-214.
- MPO, 2006a. **Aquaculture**, http://www.dfo-mpo.gc.ca/aquaculture/index_f.htm
- MPO, 2006b. **La sauvegarde de notre environnement**, http://www.dfo-mpo.gc.ca/aquaculture/environment_f.htm
- MPO, 2006c. **Programme coopératif de recherche et développement en aquaculture**, http://www.dfo-mpo.gc.ca/science/aquaculture/acrdp_f.htm
- MPO, 2006d. **Région de l'Atlantique et du Québec**, http://www.dfo-mpo.gc.ca/aquaculture/atlantic_f.htm
- Mukai, H.; I. Koike; M. Nishihira; S. Nojima. 1989. « Oxygen consumption and ammonium excretion of mega-sized benthic invertebrates in a tropical seagrass bed ». **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 134, 101-115.
- Murphy, R.C.; J.N. Kremer. 1985. « Bivalve contribution to benthic metabolism in a California lagoon ». **Estuaries**, 8, 4, 330-341.

- Myrand, B. 1991. **Conditions environnementales dans les lagunes des Îles-de-la-Madeleine et paramètres biologiques de la moule bleue.** *In* : Atelier de Travail sur la Mortalité Estivale des Moules aux Îles-de-la-Madeleine. *Edited by* : Conseil de l'aquaculture et des Pêches du Québec. Québec. pp. 47-58.
- Myrand, B., Gaudreault, J. 1995. « Summer mortality of blue mussels (*Mytilus edulis* Linnaeus, 1758) in the Magdalen Islands (southern Gulf of St Lawrence Canada). ». **Journal of Shellfish Research**, 14, 395-404.
- Nakamura, Y. 2003. « Sediment oxygen consumption and vertical flux of organic matter in the Seto Inland Sea, Japan ». **Estuarine Coastal and Shelf Science**, 56, 213-220.
- Navarro, J.M.; R.J. Thompson. 1997. « Biodeposition by the horse mussel *Modiolus modiolus* (Dillwyn) during the spring diatom bloom ». **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 209, 1-13.
- Newell, R.I.E. 2004. « Ecosystem influences of natural and cultivated populations of suspension-feeding bivalve molluscs : a review ». **Journal of Shellfish Research**, 23, 51-61.
- Newell, R.I.E.; J.C. Cornwell; M.S. Owens. 2002. « Influence of simulated bivalve biodeposition and microphytobenthos on sediment nitrogen dynamics : A laboratory study. ». **Limnology and Oceanography**, 47 (5), 1367-1379.
- Nickell, L.A.; K.D. Black; D.J. Hughes; J. Overnell; T. Brand; T.D. Nickell; E. Breuer; S.M. Harvey. 2003. « Bioturbation, sediment fluxes and benthic community structure around a salmon cage farm in Loch Creran, Scotland ». **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 285-286, 221-233.

- Nilsson, H.; R. Rosenberg. 2000. « Succession in marine benthic habitats and fauna in response to oxygen deficiency: analysed by sediment profile-imaging and by grab samples ». **Marine Ecology Progress Series**, 197, 139-149.
- Niquil, N.; S. Pouvreau; A. Sakka; L. Legendre; L. Addressi; R. Le Borgne; L. Charpy; B. Delessale. 2001. « Trophic web and carrying capacity in a pearl oyster farming lagoon (Takapoto, French Polynesia) ». **Aquatic Living Resources**, 14, 165-174.
- Nizzoli, D.; D.T. Welsh; E.A. Fano; P. Viaroli. 2006. « Impact of clam and mussel farming on benthic metabolism and nitrogen cycling, with emphasis on nitrate reduction pathways ». **Marine Ecology Progress Series**, 315, 151-165.
- Officer, C.B.; T.J. Smayda; R. Mann. 1982. « Benthic filter feeding : a natural eutrophication control ». **Marine Ecology Progress Series**, 36, 225-236.
- Pearson, T.H.; R. Rosenberg. 1978. « Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment ». **Oceanography and Marine Biology Annual Review**, 16, 229-311,
- Pelegri, S.P.; T. Blackburn. 1994. « Bioturbation effects of the amphipod *Corophium volutator* on microbial nitrogen transformations in marine sediments ». **Marine Biology**, 121, 2, 253-258.
- Pérez Camacho, A.; U. Labarta; R. Beiras. 1995. « Growth of mussels (*Mytilus edulis galloprovincialis*) on cultivation rafts: influence of seed source, cultivation site and phytoplankton availability ». **Aquaculture**, 138, 349-362.

- Peterson, B.J.; K.L. Heck Jr. 1999. « The potential for suspension feeding bivalves to increase seagrass productivity ». **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 240, 37-52.
- Pilditch, C.A.; J. Grant. 1999. « Effect of temperature fluctuations and food supply on the growth and metabolism of juvenile sea scallops (*Placopecten magellanicus*) ». **Marine Biology**, 134, 2, 235-248.
- Pilditch, C.A.; J. Grant; A.L. Mallet; C.E.A. Carver; P.J. Cranford. 1996. « Seston supply to scallops in suspended culture ». **Journal of Shellfish Research**, 15, 2, 504.
- Plante-Cuny, M.R.; R. Plante; N. Mazouni; M.F. Fontaine; P. Souchu; J.M. Deslous-Paoli; C. Grenz. 1998. « Oxygen fluxes involving the benthic micro and macrophytic components in the Thau Lagoon under pre-anoxic conditions ». **Oceanologica Acta**, 21, 6, 1-11.
- Pohle, G.; B. Frost; R. Findlay. 2001. « Assessment of regional benthic impact of salmon mariculture within the letang inlet, Bay of Fundy ». **ICES Journal Marine Science**, 58, 417-426.
- Poirier, L.; B. Myrand. 1982. **Élevage de la moule bleue, *Mytilus edulis*, dans les lagunes des Îles-de-la-Madeleine (Québec)**. Travaux sur les Pêcheries du Québec MAPAQ, Direction générale des pêches maritimes. 49: 1-64
- Prins, T.C.; A.C. Smaal. 1989. « Carbon and nitrogen budgets of the mussel *Mytilus edulis* L. and the cockle *Cerastoderma edule* L. in relation to food quality ». **Scientia Marina**, 53, 2-3, 477-482.

- Prins, C.; A.C. Smaal; R.F. Dame. 1998. « A review of the feedbacks between bivalve grazing and ecosystem processes ». **Aquatic Ecology**, 31, 349-359.
- Prins, T.C.; V. Escaravage; A.C. Smaal; J.C.H. Peters. 1995. « Nutrient cycling and phytoplankton dynamics in relation to mussel grazing in a mesocosm experiment ». **Ophelia**, 41, 289-315.
- Qian, P.-Y.; M.C.S. Wu; I.-H. Ni. 2001. « Comparison of nutrients release among some maricultured animals ». **Aquaculture**, 200, 305-316.
- Ragueneau, O. 1994. **La dynamique du phytoplancton en écosystèmes macrotidaux: couplage avec l'hydrodynamique et le cycle biogéochimique du Silicium**. Thèse doctorat, Université de Bretagne Occidentale, Brest, France.
- Ragueneau, O.; L. Chauvaud; A. Leynaert; G. Thouzeau; Y.-M. Paulet; S. Bonnet; A. Lorrain; J. Grall; R. Corvaisier; M. Le Hir; F. Jean; C. J. 2002. « Direct evidence of a biologically active coastal silicate pump: ecological implications ». **Limnology and Oceanography**, 47, 6, 1849-1854.
- Redfield, A.C., P.H., Ketchum, F.A. Richards. 1963. **The influence of organisms on the composition of seawater**. In *The Sea, Volume 2. Edited by M.N. Hill*. Wiley (Interscience), New-York. pp 25-77.
- Richard, M.; P. Archambault; G. Thouzeau; G. Desrosiers. 2006. « Influence of suspended mussel lines on the biogeochemical fluxes in adjacent water in the Îles-de-la-Madeleine (Quebec, Canada) ». **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, 63, 1198-1213.

- Richard, M.; P. Archambault; G. Thouzeau; G. Desrosiers. In press. « Summer influence of 1- and 2-yr-old mussel cultures on benthic fluxes in Grande-Entrée lagoon, Îles-de-la-Madeleine (Quebec, Canada) ». **Marine Ecology Progress Series**
- Riemann, B.; T.G. Nielsen; S.J. Horsted; P.K. Bjorsen; J. Pock-Steen. 1988. « Regulation of phytoplankton biomass in estuarine enclosures ». **Marine Ecology Progress Series**, 48, 205-215.
- Romero, P.; E. Gonzalez-Gurriaran; E. Penas. 1982. « Influence of mussel rafts on spatial and seasonal abundance of crabs in the Ria de Arosa, North-West Spain ». **Marine Biology**, 72, 201-210.
- Rosenberg, R. 2001. **Marine benthic faunal successional stages and related sedimentary activity**. In *A Marine science odyssey into the 21st century*. Edited by J.M. Gili, J.L. Pretus, T.T. Packard. *Scientia Marina*, 65, 107-119.
- Ross, K.; J.P. Thorpe; A.R. Brand. 2004. « Biological control of fouling in suspended scallop cultivation ». **Aquaculture**, 229, 99-116.
- Roy S; P. Mayzaud; P. Souchu. 1991. **Environnement physico-chimique et trophique d'un site mytilicole aux Îles-de-la-Madeleine (Québec) : II Matière particulaire, composition biochimique, et productivité primaire**. In *Le golfe du Saint Laurent : Petit océan ou grand estuaire ?* Edited by Therriault JC. Publication Spécifique Canadienne des Sciences Halieutiques et Aquatiques 113: p 219-230
- Rysgaard, S.; P.B. Christensen; L.P. Nielsen. 1995. « Seasonal variation in nitrification and denitrification in estuarine sediment colonized by benthic microalgae and bioturbating infauna ». **Marine Ecology Progress Series**, 126, 1-3, 111-121.

- Savenkoff, C.; A.F. Vézina; S. Roy; B. Klein; C. Lovejoy; J.-C. Therriault; L. Legendre; R. Rivkin; C. Bérubé; J.-É. Tremblay; N. Silverberg. 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.
- Schlüter, L.; S.B. Josefsen. 1994. « Annual variation in condition, respiration, and remineralisation of *Mytilus edulis* L. in the Sound, Denmark ». **Helgoländer Meeresuntersuchungen, Helgoländer Meeresunters**, 48, 419-430.
- Shapiro, S.S.; M.B. Wilk. 1965. « An analysis of variance test for normality (complete samples) ». **Biometrika**, 52, 591-611.
- Shumway, S.E.; T.L. Cucci; R.C. Newell; C.M. Yentsch. 1985. « Particle selection, ingestion and absorption in filter feeding bivalves ». **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 91, 77-92.
- Smaal, A.C. 1991. « The ecology and cultivation of mussels : new advances ». **Aquaculture**, 94, 245-261.
- Smaal, A.C.; W. Zurburg. 1997. « The uptake and release of suspended and dissolved material by oysters and mussels in Marennes-Oléron Bay ». **Aquatic Living Resources**, 10, 23-30.
- Smaal, A.C.; T.C. Prins; N. Dankers; B. Ball. 1998. « Minimum requirements for modelling bivalve carrying capacity ». **Aquatic Ecology**, 31, 423-428.
- Smaal, A.C.; A.P.M.A. Vonck; M. Bakker. 1997. « Seasonal variation in physiological energetics of *Mytilus edulis* and *Crassostrea gigas* of different size classes ». **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, 77, 817-838.

- Smaal, A.C., Stralen, M.V., Schuiling, E. 2001. « The interaction between shellfish culture and ecosystem processes ». **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, 58, 991-2002.
- Smayda, T.J. 1990. **Novel and nuisance phytoplankton blooms in the sea: evidence for a global epidemia**. In *Toxic Marine Phytoplankton*. Edited by E. Granéli, B. Sundström, L. Edler. Elsevier Science Publishing Co., New York. pp. 29-40.
- Soetaert, K.; J.J. Middelburg; P.M.J. Herman; K. Buis. 2000. « On the coupling of benthic and pelagic biogeochemical models ». **Earth-Science Reviews**, 51, 173-201.
- Sornin, J.M.; M. Feuillet; M. Héral; J.M. Deslous-Paoli. 1983. « Effet des biodépôts de l'huître *Crassostrea gigas* sur l'accumulation de matière organique dans les parcs du bassin de Marennes-Oléron ». **Journal of Mollusc Study**, 12, A, 185-197.
- Sornin, J.M.; M. Feuillet; M. Héral; J.C. Fardeau. 1986. « Influence des cultures d'huîtres *Crassostrea gigas* sur le cycle du phosphore en zone intertidale : rôle de la biodéposition ». **Oceanologica acta**, 9, 3, 313-322.
- Sornin, J.M.; Y. Collos; D. Delmas; M. Feuillet-Girard; D. Gouleau. 1990. « Nitrogenous nutrient transfers in oyster ponds: role of sediment in deferred primary production ». **Marine Ecology Progress Series**, 68, 15-22.
- Souchu, P.; P. Mayzaud. 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; P. Mayzaud; S. Roy. 1991. **Environnement physico-chimique et trophique d'un site mytilicole, Iles de la Madeleine (Québec) : I. Evolution estivale des**

- composés de l'azote, du phosphore et du silicium.** *In* Le golfe du Saint Laurent : Petit océan ou grand estuaire ? *Edited by* Therriault J.C. Publication Spécifique Canadienne des Sciences Halieutiques et Aquatiques 113: p 209-218
- Souchu, P.; A. Vaquer; Y. Collos; S. Landrein; J.-M. Deslous-paoli; B. Bibent. 2001. « Influence of shellfish farming activities on the biogeochemical composition of the water column in Thau lagoon ». **Marine Ecology Progress Series**, 218, 141-252.
- Souchu, P.; A. Gasc; Y. Collos; A. Vaquer; H. Tournier; B. Bibent; J.-M. Deslous-Paoli. 1998. « Biogeochemical aspects of bottom anoxia in a Mediterranean lagoon (Thau, France) ». **Marine Ecology Progress Series**, 164, 135-146.
- Stenton-Dozey, J.; T. Probyn; A. Busby. 2001. « Impact of mussel (*Mytilus galloprovincialis*) raft-culture on benthic macrofauna, in situ oxygen uptake, and nutrient fluxes in Saldanha Bay, South Africa ». **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, 58, 1021-1031.
- Sukhotin, A.A.; E.E. Kulakowski. 1992. « Growth and population dynamics in mussels (*Mytilus edulis* L.) cultured in the White Sea ». **Aquaculture**, 101, 59-73.
- Sukhotin, A.A.; H.-O. Portner. 2000. « Age-dependence of metabolism in mussels *Mytilus edulis* (L.) from the White Sea ». **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 257, 53-72.
- Sukhotin, A.A.; D.L. Lajus; P.A. Lesin. 2003. « Influence of age and size on pumping activity and stress resistance in the marine bivalve *Mytilus edulis* L. ». **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 284, 129-144.

- Taylor, J.J.; P.C. Southgate; R.A. Rose. 1997. « Fouling animals and their effect on the growth of siver-lip pearl oysters, *Pinctada maxima* (Jameson) in suspended culture ». **Aquaculture**, 153, 31-40.
- Tengberg, A.; E. Almorth; P. Hall. 2003. « Resuspension and its effects on organic carbon recycling and nutrient exchange in coastal sediments: in situ measurements using new experimental technology ». **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 285-286, 119-142.
- Tenore, K.R.; N. González. 1976. **Food chain patterns in the Ria de Arosa, Spain: an area of intense mussel aquaculture**. In Proceedings of the 10th European Symposium on Marine Biology, Ostend, Belgium, September 17-23, 1975. Vol 2: Population dynamics of marine organisms in relation with nutrient cycling in shallow waters. *Edited by* Persoone, G., Jaspers, E.,Universa Press, Wetteren, pp. 601-619.
- Tenore, K.R.; J.C. Goldman; J.P. Clarner. 1973. « The food chain dynamics of the oyster, clam, and mussel in an aquaculture food chain ». **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 12, 157-165.
- Thouzeau, G.; L. Chauvaud; G. Durand; T. Patris; M. Glemarec. 2003. « Impact des polluants d'origine anthropique sur les organismes benthiques marins: notions d'indicateurs biologiques de perturbation et de réseaux de surveillance ». **Oceanis**, 27: 177-174.
- Thouzeau, G.; J. Grall; J. Clavier; L. Chauvaud; F. Jean; A. Leynaert; S. Longphuir; E. Amice; D. Amouroux. in press. « Spatial variability in benthic biogeochemical fluxes

- in the Thau lagoon (france) associated with macrophytic and macrofaunal distributions ». **Estuarine Coastal Shelf Science**.
- Tréguer, P.; P. Lecorre. 1975. **Manuel d'analyse des sels nutritifs dans l'eau de mer**. LOC-UBO, Av. Le Gorgeu, 29283 Brest cedex
- Tremblay, R.; B. Myrand; J.M. Sevigny; P. Blier; H. Guderley. 1998. « 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.; S. Roy; E. Tamigneaux; C. Lovejoy. 2006. « Importance of heterotrophic planktonic communities in a mussel culture environment: the Grande Entrée lagoon, Magdalen Islands (Québec, Canada) ». **Marine Biology**, DOI 10.1007/s00227-00006-00494-y
- Underwood, A.J. 1996. « Detection, interpretation, prediction and management of environmental disturbances: some roles for experimental marine ecology ». **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 200, 1-27.
- Underwood, A.J. 1997. **Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance**. Cambridge University Press.
- United Nations 2005. **Population challenges and development goals**. United Nations, New-York, 70 p.
- Van der Loeff, M.M.R.; L.G. Anderson; P.O.J. Hall; A.A. Iverfeldt; A.B. Josefson; B. Sundby; S.F.G. Westerlund. 1984. « The asphyxiation technique: An approach to

- distinguishing between molecular diffusion and biologically mediated transport at the sediment-water interface ». **Limnology and Oceanography**, 29, 4, 675-686.
- Van Guelpen, L.; D.F. Markle; D.J. Duggan. 1982. « An evaluation of accuracy, precision, and speed of several zooplankton subsampling techniques ». *J. Cons. int. Explor. Mer.*, 40, 226-236.
- Vaughn, C.C.; K.B. Godo; D.E. Spooner. 2004. « Ecosystem processes performed by unionid mussels in stream mesocosms: species roles and effects of abundance ». **Hydrobiologia**, 527, 35-47.
- Vezzuli, L.; D. Marrale; M. Moreno; M. Fabiano. 2003. « Sediment organic matter and meiofauna community response to long-term fish-farm in the Ligurian Sea (Western Mediterranean) ». **Chemistry and Ecology**, 19, 6, 431-440.
- Viollier, E.; C. Rabouille; S.E. Apitz; E. Breuer; G. Chaillou; K. Dedieu; Y. Furukawa; C. Grenz; P. Hall; F. Janssen; J.L. Morford; J-C. Poggiale; S. Robets; T. Shimmield; M. Taillefert; A. Tengberg; F. Wenzhofer; U. Witte. 2003. « Benthic biogeochemistry: state of the art technologies and guidelines for future of *in situ* survey ». **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 285-286, 5-31.
- Waite, L.; J. Grant; J. Davidson. 2005. « Bay-scale spatial growth variation of mussels *Mytilus edulis* in suspended culture, Prince Edward Island, Canada ». **Marine ecology progress series**, 297, 157-167.
- Wang, J.J., Zuhui; Tang, Qisheng. 2004. « Study on physiological energetics of Farrer's scallop (*Chlamys farreri*) ». **Marine Fisheries Research**, 25, 3, 46-53.

- Welker, C.; E. Sdrigotti; S. Coelli; J. Faganeli. 2002. « Microphytobenthos in the Gulf of Trieste (Northern Adriatic Sea): Relationship with labile sedimentary organic matter and nutrients ». **Estuarine Coastal and Shelf Science**, 55, 259-273.
- Welsh, D.T. 2003. « It's dirty job but someone has to do it: the role of marine benthic macrofauna in organic matter turnover and nutrient recycling to the water column ». **Chemistry and Ecology**, 19, 5, 321-342.
- Widdows, J. 1978. « Combined effects of body size, food concentration and season on the physiology of *Mytilus edulis* ». **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, 58, 109-124.
- Widdows, J.; D. Johnson. 1988. « Physiological energetics of *Mytilus edulis* : Scope of growth ». **Marine Ecology Progress Series**, 46, 113-121.
- Wildish, D.J.; M.P. Miyares. 1990. « Filtration rate of blue mussels as a function of flow velocity: preliminary experiments ». **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 142, 213-219.
- Wildish, D.J.; H.M. Akagi; N. Hamilton; B.T. Hargrave. 1999. « A recommended method for monitoring sediments to detect organic enrichment from mariculture in the bay of Fundy ». **Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences**, 2286, 31 p.
- Wildish, D.J.; B.T. Hargrave; C. Macleod; C. Crawford. 2003. « Detection of organic enrichment near finfish net-pens by sediment profile imaging at SCUBA-accessible depths ». **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 285-286, 403-413.

- Witman, J.D.; T.H. Suchanek. 1984. « Mussels in flow: Drag and dislodgement by epizoans ». **Marine ecology progress series**, 16, 259-268.
- Yukihira, H.; D.W. Klumpp; J.S. Lucas. 1998. « Effects of body size on suspension feeding and energy budgets of the pearl oysters *Pinctada margaritifera* and *P. maxima* ». **Marine Ecology Progress Series**, 170, 119-130.
- Zhou, Y.; Y. Mao; H. Yang; Y. He; F. Zhang. 2002. « Clearance rate, ingestion rate and absorption efficiency of the scallop *Chlamys farreri* measured by in situ biodeposition method ». **Acta Ecologica Sinica**, 22, 9, 1455-1562.