

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**Détermination *in situ* de la réponse des flux biogéochimiques et
des communautés benthiques à différents taux de biodéposition
produits par la moule bleue (*Mytilus edulis*)**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en Océanographie

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

PAR

© PAULINE ROBERT

Décembre 2011

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

Composition du jury :

Gwenaëlle Chaillou, présidente du jury, Université du Québec à Rimouski

Philippe Archambault, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Christopher W. McKindsey, codirecteur de recherche, ministère des Pêches et Océans

Myriam Callier, examinatrice externe, IFREMER

Dépôt initial le 8 août 2011

Dépôt final le 7 décembre 2011

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier mon directeur de recherche, Dr Philippe Archambault, et mon co-directeur, Dr Chris McKindsey, qui ont fait une équipe très complémentaire pour la supervision de toute ma maîtrise et qui m'ont fait confiance en m'entraînant dans ce grand défi. Merci pour votre présence à chaque étape et pour m'avoir appris qu'en science « il n'y a pas de problèmes, il n'y a que des solutions » et que « it's not rocket science » !

Merci aussi aux nombreuses personnes qui m'ont accompagnée à l'autre bout du Québec pour m'aider sur le terrain : Lysandre Landry, Paul Robichaud (MPO), François Roy (MPO), Sean Duffy (McGill) et Vani Mohit (ULaval). Merci à Gustavo A. Guarin Yunda, Laure de Montety et Lisa Tréau pour l'aide précieuse en laboratoire et les longues discussions sur l'identification du benthos.

Ce projet a pu être mis en place sur le terrain grâce à plusieurs partenaires aux Îles de la Madeleine. Un merci sincère pour la participation des aquaculteurs de Moules de culture des Îles inc., Michel et Alain. Bruno Myrand et toute l'équipe de MERINOV m'ont également donné un énorme coup de main en m'accueillant dans leurs locaux et en partageant leur expérience avec moi. Merci !

Ce projet a bénéficié de la contribution du Ministère des Pêches et Océans qui a fourni l'équipement de plongée et de transport (bateau, camions), ainsi que du personnel qui m'a accompagnée aux Îles de la Madeleine. En tant que 2 fois récipiendaire de la demi-bourse du programme FONCER, je tiens à remercier le Réseau Aquaculture Québec (RAQ) pour leur participation à mon projet et l'approche humaine et passionnée de ses membres

organisateurs. J'ai également bénéficié de 3 bourses pour assister à des congrès nationaux et internationaux, ainsi que pour un stage dans le laboratoire du Dr. Conrad Pilditch (University of Waikato, Nouvelle Zélande). Ces aides financières m'ont permis de présenter mon projet à quelques reprises et d'échanger avec des scientifiques et étudiants d'autres instituts de recherche et d'autres universités.

Many thanks to Dr. Conrad Pilditch and his team at University of Waikato (Hamilton, New Zealand): Hannah Jones, Hazel Needham and Dorothea Kohlmeier. Thanks for sharing and for the warm welcome!

Et parce que les scientifiques sont aussi humains, je n'aurais pu venir à bout de ce projet sans le soutien des « filles du laboratoire d'écologie benthique » à l'ISMER et de toute l'équipe des « Habitats côtiers et benthiques » à l'Institut Maurice Lamontagne. Un merci spécial à Annie Séguin et Cindy Grant qui sont devenues bien plus que des collègues. Merci pour votre amitié et votre présence dans les moments de panique comme dans les fous rires ! Merci à Cécile, Anne-Claire et Gilles qui connaissent ma passion des océans depuis les voyages aux baleines en famille et qui m'ont toujours encouragée à suivre mes rêves.

AVANT-PROPOS

Ce projet de maîtrise a été financé par un CRSNG-projet stratégique sur les liens trophiques et les cycles de nutriments reliés à la culture de moules ayant pour titre : *Integrating across scales in marine aquaculture : the role of trophic dynamics and nutrients recycling for mussel production*. L'investigateur du projet, Dr. Gregor Fussmann, l'a rebaptisé : Aquaculture, Moules Et Nutriments (AQUAMEN) (<http://biology.mcgill.ca/faculty/fussmann/aquaculture.html>). Ce projet stratégique est une association de plusieurs partenaires à travers le Québec : Dr. Philippe Archambault (UQAR), Dr. Connie Lovejoy (ULaval), Dr. Réjean Tremblay (UQAR), Dr. Christopher W. McKindsey (MPO), Dr. Stéphane Plourde (MPO), Bruno Myrand (MERINOV).

Les objectifs à court terme du projet AQUAMEN sont (a) d'étudier l'importance de différentes qualités de nourriture pour la production de moules ; (b) d'établir le rôle de la chaîne alimentaire, en particulier selon la présence-absence des bactéries hétérotrophes et du zooplancton ; et (c) d'étudier les relations entre la perturbation des cycles de nutriments par les biodépôts des moules et le milieu benthique. Ce projet de maîtrise s'intègre dans le dernier volet. À long terme, l'objectif principal est d'établir des méthodes de gestion efficaces grâce à une meilleure compréhension des relations trophiques entre les moules et leur environnement, et ce, selon une approche écosystémique.

Affiche

Robert, P., Archambault, P. et McKindsey, C.W. (2009) Détermination in situ de la réponse des flux biogéochimiques et de la communauté benthique à différentes densités de moules (*Mytilus edulis*). Forum québécois en sciences de la mer, 10-11 novembre, Rimouski, Québec, Canada.

Présentations orales

Association Aquacole du Canada : Robert, P., P. Archambault, C.W. McKindsey. (2010) How much is too much ? Dose-dependent response of the benthic environment to biodeposition from suspended blue mussel (*Mytilus edulis*) culture. Aquaculture Association of Canada, 16-19 mai, St-John's, Terre-Neuve, Canada.

Physiomar10 : Robert, P., P. Archambault, C.W. McKindsey. (2010) Searching for the tipping point. Physiomar 2010, 31 octobre-4 novembre, Québec, Québec, Canada.

Réseau Aquaculture Québec 2010: Robert, P., P. Archambault, C.W. McKindsey. (2010) Un peu, beaucoup... trop? Réponse du milieu benthique à différents taux de biodéposition par *Mytilus edulis*. Réseau Aquaculture Québec, 22-23 septembre, Québec, Québec, Canada.

Colloque de vulgarisation scientifique : Robert, P., P. Archambault, C.W. McKindsey. (2011) Aquaculture: vers une jachère des fonds marins? Colloque de vulgarisation scientifique de l'UQAR, 24-26 avril, Rimouski, Québec, Canada. ***Prix de la meilleure présentation.***

Congrès annuel ICES : McKindsey, C.W., P. Robert. P. Archambault. (2011) Evaluation of dose-response effects of farmed mussel biodeposition on benthic communities. ICES Annual Science Conference, 20 au 24 septembre, Nantes, France.

Publications

McKindsey, C.W., **P. Robert**, P. Archambault. 2010. «Evaluation of dose-response effects of farmed mussel biodeposition on benthic communities». Theme J: Environmental sustainability of aquaculture activities in coastal zones. J:12. 7 pp. Dans International Council for the Exploration of the Sea. ICES CM 2010.

Robert, P., C.W. McKindsey, P. Archambault. En préparation. “Dose dependent response of a benthic system to biodeposition from suspended blue mussel (*Mytilus edulis*) culture”.

RÉSUMÉ

De nombreuses études ont évalué l'impact de la conchyliculture sur l'environnement benthique. La plupart de ces études ont comparé des sites aquacoles à des sites contrôles, mais peu d'attention a été portée à l'étude des processus qui mènent aux changements entre ces deux types de sites. Nous faisons ici le rapport des résultats d'une étude *in situ* menée en 2009 à l'aide de mésocosmes benthiques (benthocosmes) dans la Lagune de Havre-aux-Maisons (Îles de la Madeleine, Québec, Canada). Cette étude a examiné les effets dose-réponse de la biodéposition des moules sur l'environnement benthique. L'hypothèse principale évaluée est que les changements benthiques – communautés benthiques, caractéristiques du sédiment et flux biogéochimiques – répondent de façon non linéaire à l'enrichissement par la biodéposition des moules. Des benthocosmes de 60 cm de diamètre ont été placés dans le fond de la lagune et ont reçu les biodépôts de 0, 200, 400, 600, 800, 1000, 1200 et 1400 moules m⁻². Les caractéristiques des sédiments ont changé significativement entre 200 et 400 moules m⁻² (la matière organique et la porosité ont augmenté et la taille des particules a diminué). Ce seuil a également été observé lors de l'étude multivariée de la structure de la communauté. La taille des particules était le paramètre qui expliquait le plus les changements observés dans la structure de la communauté. Celle-ci était largement caractérisée par les changements dans les abondances des espèces très sensibles (ex., *Angulus agilis*) et très tolérantes (ex., *Capitella* spp.) à l'enrichissement organique. L'indice biologique M-AMBI a indiqué que l'augmentation du taux de biodéposition changeait le statut de l'environnement benthique de *Élevé* à *Bon* entre 0 et 200 moules m⁻². Les flux biogéochimiques variaient largement entre les traitements et, bien que plusieurs flux n'aient pas répondu significativement, il y avait une tendance générale d'augmentation de rejets de ces flux (du sédiment à la colonne d'eau) avec l'augmentation du taux de biodéposition. Cette étude ainsi que les prochaines expériences de ce genre peuvent être utilisées dans le développement de modèles servant à déterminer la capacité de support environnementale des sites soumis à la culture de bivalves.

Mots clés : Aquaculture, dose-réponse, biodéposition, flux biogéochimiques, communauté benthique.

ABSTRACT

Many studies have evaluated the impact of bivalve aquaculture on the benthic environment. Most of these have compared farm sites with control or reference sites. Less attention has focussed on the study of the processes leading to disturbance. Here, we report the results of an *in situ* benthic mesocosm (benthocosm) experiment done in Havre-aux-Maisons Lagoon (Îles de la Madeleine, Québec, Canada) to examine the dose-dependent effects of biodeposition from mussels on the benthic environment. The main hypothesis evaluated is that benthic changes – infaunal communities, sediment characteristics and biogeochemical fluxes – follow a non-linear response to enrichment from biodeposition by mussels. Benthocosms (60 cm diameter) were placed in the natural sea bottom and received biodeposits from 0, 200, 400, 600, 800, 1000, 1200 and 1400 mussels m⁻². Sediment characteristics changed significantly between 200 and 400 mussels m⁻² (organic matter and water content increased and grain size decreased) as did multivariate community structure. Sediment grain size was the most important parameter accounting for changes in community structure, which were largely characterized by changes in abundances of species that are very sensitive (e.g., *Angulus agilis*) and very tolerant (e.g., *Capitella* spp.) to organic loading. The biotic index M-AMBI indicated that increasing biodeposition changed the benthic environment status from *High* to *Good* between 0 and 200 mussels m⁻². Biogeochemical fluxes varied widely within treatments and although most fluxes did not vary significantly, there was a general trend for all those measured to increase with increasing biodeposition. Both univariate and multivariate analyses indicated that the changes in the benthic environment were non-linear, with a threshold between 200 and 400 mussels m⁻². Results from this and similar and improved experiments can be used to develop models to determine the environmental carrying capacity of sites for bivalve culture.

Keywords : Aquaculture, dose-dependent response, biodeposition, biogeochemical fluxes, benthic community.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	VII
AVANT-PROPOS.....	IX
RÉSUMÉ.....	XIII
ABSTRACT.....	XV
TABLE DES MATIÈRES.....	XVII
LISTE DES TABLEAUX.....	XIX
LISTE DES FIGURES.....	XXI
LISTE DES ANNEXES.....	XXV
CHAPITRE 1 INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1.1 AQUACULTURE ET ENVIRONNEMENT.....	1
1.2 CAPACITE DE SUPPORT.....	10
1.3 OBJECTIFS ET HYPOTHESES.....	14
1.4 SITE D'ETUDE.....	15
CHAPITRE 2 RÉPONSE D'UN MILIEU BENTHIQUE À DIFFÉRENTS TAUX DE BIODÉPOSITION DE LA MOULE BLEUE (<i>MYTILUS EDULIS</i>) EN CULTURE.....	17
2.1 PRÉAMBULE.....	17
2.2 DOSE-DEPENDENT RESPONSE OF A BENTHIC SYSTEM TO BIODEPOSITION FROM SUSPENDED BLUE MUSSEL (<i>MYTILUS EDULIS</i>) CULTURE.....	18
2.2.1 INTRODUCTION.....	18
2.2.2 MATERIALS AND METHODS.....	21
2.2.3 RESULTS.....	28
2.2.4 DISCUSSION.....	45

CHAPITRE 3 CONCLUSION	55
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	65
ANNEXES	77

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1: Production aquacole (tonnes) au Canada pour les 10 provinces (modifié de Statistiques Canada, 2010).....	3
Tableau 2: Production aquacole (%) au Canada pour les 10 provinces (modifié de Statistiques Canada, 2010).....	3
Tableau 3: Results of the PERMANOVAs evaluating the effect of treatment levels (TR: Ref, 0, 200, 400, 600, 800, 1000, 1200, 1400) on sediment characteristics: % organic matter, % water content, grain size (μm), nitrogen content (mg; N) and carbon on nitrogen ratio (C/N).....	31
Tableau 4: Results of the permutational ANOVAs (PERMANOVAs) testing the effect of Treatment (TR: Ref, 0, 200, 400, 600, 800, 1000, 1200, 1400), Benthocosm (BE), and their nested interaction on macrofaunal abundance (N), number of species (S), Shannon-Weiner diversity (H') and the abundance of different species.....	36
Tableau 5: Results of PERMANOVAs testing the effect of treatment levels (TR: Ref, 0, 200, 400, 600, 800, 1000, 1200, and 1400 mussels m^{-2}) on biogeochemical fluxes (NH_4 : ammonium; PO_4 : phosphates; NO_x : nitrogen oxides; $\text{Si}(\text{OH})_4$: silicates; O_2 consumption: oxygen consumption).....	40
Tableau 6: Correlations between environmental variables measured during or immediately following incubations. Significant correlations ($p < 0.05$) are indicated in bold. An asterisk (*) indicates that an environmental variable has been removed for DISTLM analysis because of significant correlation with other variables.	43
Tableau 7: Relationship between multivariate macrofaunal community structure and environmental variables as evaluated with DISTLM.	43

Tableau 8 : Summary of organic matter content (%OM), organic carbon on nitrogen ratio (OC:N), oxygen consumption (O₂ consum.), ammonium (NH₄ flux) and nitrates (NO₃ flux) in key studies related to shellfish farms (modified from Giles, pers. comm.)..... 47

LISTE DES FIGURES

- Figure 1:** Production (% de la quantité totale) aquacole mondiale en 2008 (Modifié de FAO, 2010)2
- Figure 2 :** Stades de changements dans la structure de la communauté benthique (diversité, biomasse, abondance) et des sédiments (OS : sédiments oxygénés ; RS : sédiments réduits ; RPD : profondeur de potentiel rédox) (Pearson et Rosenberg, 1978).6
- Figure 3:** Relations entre le carbone organique et la cascade d'oxido-réduction et diagenèse de la matière organique selon les zones géochimiques dans les sédiments de surface (modifié de Froelich *et al.*, 1979; Fenchel et Jørgensen, 1977).8
- Figure 4:** Location of study site in Havre aux Maisons Lagoon, îles de la Madeleine, eastern Canada. The polygons in the lagoons represent the position of existing mussel farms. Layout of experimental grid in Havre aux Maisons Lagoon: numbers represent mussel density m^{-2} . "Ref." represents reference locations that were sampled but not occupied by benthocosms or modified in any other way.22
- Figure 5:** System to measure nutrient fluxes and oxygen consumption, composed of the benthocosm inserted into the sediment, a benthic chamber, a YSI probe, a pump powered by batteries in a waterproof case, a flowmeter and hoses. Black arrows indicate water circulation direction.26
- Figure 6:** Mean organic matter content ($\% \pm SE$, $n = 5$), water content ($\% \pm SE$, $n = 5$) and grain size ($\mu m \pm SE$, $n = 5$) in the top 2 cm of sediments from reference sites (Ref) and benthocosms receiving biodeposits from 8 mussel densities (0 to 1400 mussels m^{-2}). Different letters indicate significant differences between treatment levels based on *a posteriori* pair-wise tests.29

- Figure 7:** Total C/N ratio (\pm SE, $n = 5$) and N proportion ($\% \pm$ SE, $n = 5$) in the top 2 cm of sediments from reference sites (Ref) and from benthocosms receiving biodeposits from 8 mussel densities (0 to 1400 mussels m^{-2}). 30
- Figure 8:** Mean abundance, species richness (number of species) and Shannon-Weiner diversity (\pm SE) of macrofauna from reference sites (Ref) and benthocosms receiving biodeposition from 8 mussel densities (0 to 1400 mussels m^{-2}). Different letters indicate significant differences between treatments based on *a posteriori* pair-wise tests. 33
- Figure 9:** Multi-dimensional scaling of assemblages of benthic fauna in benthocosms ($n=5$). Pair-wise tests *a posteriori* defined 3 groups that differed significantly, as defined by different symbol fill types (empty, grey, and black). Data for the 2 cores from each benthocosm were pooled. 34
- Figure 10:** Mean abundance (\pm SE, $n = 10$) of selected species (as chosen *a priori* for their tolerance to organic loading and indicated *a posteriori* by SIMPER analysis as contributing greatly to differences among treatments) from reference sites (Ref) and from benthocosms receiving biodeposits from 8 mussel densities (0 to 1400 mussels m^{-2}). Different letters indicate significant differences between treatments based on *a posteriori* pair-wise tests. 35
- Figure 11:** Proportion (%) of the abundance of macrofauna classified as belonging to different ecological groups as defined by Borja et al. (2000) in reference sites (Ref) and from benthocosms exposed to biodeposition from 8 different mussel densities (0 – 1400 mussels m^{-2}). The ecological groups correspond to I, species very sensitive to organic enrichment; II, species indifferent to organic enrichment; III, species tolerant to organic enrichment; IV, second-order opportunistic species; V, first-order opportunistic species. 37
- Figure 12:** Multivariate biotic index (M-AMBI) calculated for each treatment level (0 – 1400 mussels m^{-2}) and reference sites (Ref). The empty symbols correspond to High ecological status and filled symbols to Good ecological status. 38
- Figure 13:** Mean oxygen consumption and nutrient fluxes (NH_4 , ammonium; PO_4 , phosphates; NO_x , nitrogen oxides; $Si(OH)_4$, silicates) (\pm SE, $n = 5$) measured at the water-sediment interface in reference sites (Ref) and benthocosms exposed to biodeposition from 8 mussel densities (0 to 1400 mussels m^{-2}). Different letters indicate significant differences between treatments based on *a posteriori* pair-wise tests. 41

Figure 14: Relationships between measured environmental variables and variation in benthic communities. Plot represents results of a distance-based redundancy analysis (dbRDA) ordination of benthic community with environmental variables plotted as vectors. The X and Y axes account for 41.2% and 30% of the fitted variation, respectively.44

LISTE DES ANNEXES

- Annexe 1 :** Species-specific contribution to total dissimilarity (%) of benthic community among mussel densities (0, 200, 400, 600, 800, 1000, 1200, 1400) and reference sites (Ref.)77
- Annexe 2 :** Taxons identifiés lors de l'expérience menée dans la lagune de Hâvre aux Maisons, Îles de la Madeleine, Québec, en 2009 et leur abondance totale. Tous les taxons ont été validés par le *World Register of Marine Species*, WoRMS.....79

CHAPITRE 1 INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 AQUACULTURE ET ENVIRONNEMENT

Alors que la population mondiale atteint près de 7 milliards d'habitants et devrait augmenter à 10,1 milliards en 2100 (UN, 2011), les captures de pêche annuelles semblent atteindre un plateau (FAO, 2010). L'aquaculture permet de compenser pour les besoins croissants en produits de la mer puisqu'elle est en constante augmentation de production; la production aquacole mondiale est passée de 1 million à 52,5 millions de tonnes entre 1950 et 2008 (FAO, 2010). Au Canada, l'essor de l'aquaculture a commencé il y a environ 35 ans (Statistiques Canada, 2010). En 2004, l'aquaculture de poissons et de mollusques était déjà reconnue comme la source principale de revenus de plusieurs collectivités côtières, entre autre au Nouveau-Brunswick et en Colombie Britannique (Statistiques Canada, 2005). Le secteur de l'aquaculture a encore connu une croissance des revenus d'exploitation de 20,8% entre 2008 et 2009. Bien que le saumon soit l'espèce la plus couramment produite au Canada, les exportations de cette espèce ont diminué dans les dernières années alors que celles des mollusques d'élevage ont augmenté (Statistiques Canada, 2010). L'Île-du-Prince-Édouard et la Colombie-Britannique sont les principales provinces productrices de fruits de mer, c'est-à-dire les mollusques et les crustacés (Tableau 1, Tableau 2). À l'échelle internationale, les mollusques ont aussi une grande place dans la production totale (24,9%), étant le 2^e groupe le plus produit en 2008 (Figure 1). La diffusion des données sur la croissance de la production a valu plusieurs critiques à l'industrie aquacole au Canada et ailleurs dans le monde en raison des répercussions environnementales, de la qualité des aliments et de la contamination des stocks sauvages (Grant *et al.*, 2005 ; Statistiques Canada, 2010).

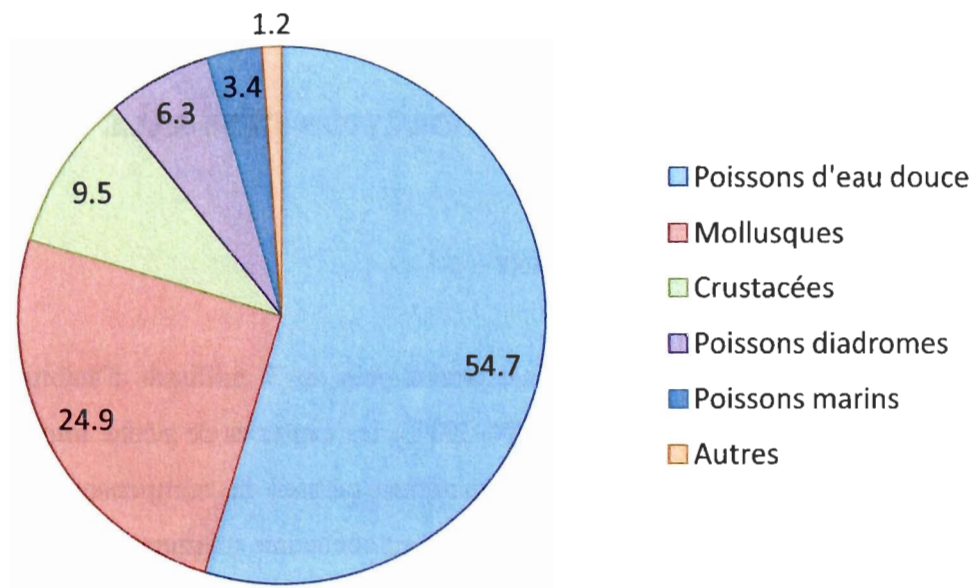


Figure 1: Production (% de la quantité totale) aquacole mondiale en 2008 (Modifié de FAO, 2010)

Tableau 1: Production aquacole (tonnes) au Canada pour les 10 provinces (modifié de Statistiques Canada, 2010).

	Colombie-Britannique	Alberta-Saskatchewan	Manitoba	Ontario	Québec	Nouveau-Brunswick	Nouvelle-Écosse	Île-du-Prince-Édouard	Terre-Neuve	Total Canada
Total poissons	69 120	-	7	4300	330	24 150	7 683	-	-	105 590
Moules	300	-	-	-	540	95	1 893	18 085	2 461*	20 913
Total fruits de mer	7300	-	-	-	545	733	2 740	20 365	-	31 683
Total toutes les espèces	76 420	-	7	4300	875	24 883	10 423	20 365	13 625	150 898

* Donnée ajoutée de Newfoundland Labrador Fisheries ans Aquaculture, 2011.

Tableau 2: Production aquacole (%) au Canada pour les 10 provinces (modifié de Statistiques Canada, 2010).

	Colombie-Britannique	Alberta-Saskatchewan	Manitoba	Ontario	Québec	Nouveau-Brunswick	Nouvelle-Écosse	Île-du-Prince-Édouard	Terre-Neuve	Total Canada
Total poissons	65,5	-	0,01	4,1	0,3	22,9	7,3	-	-	100
Moules	1,4	-	-	-	2,6	0,5	9,1	86,5	-	100
Total fruits de mer	23,0	-	-	-	1,7	2,3	8,6	64,3	-	100
Total toutes les espèces	50,6	-	0,005	2,8	0,6	16,5	6,9	13,5	9,0	100

Plusieurs études menées dans la région de l'Atlantique nord ont démontré que la conchyliculture pouvait avoir des impacts de différentes intensités sur l'environnement benthique et pélagique selon le site (ex. Richard *et al.*, 2006 ; Callier *et al.*, 2007 ; Cranford *et al.*, 2009). L'importance de la production en conchyliculture dans le monde entier et plus près de nous, au Canada, et la prise de conscience des impacts environnementaux éventuels mettent à jour l'importance des études sur les relations dans ces écosystèmes.

L'impact de l'accumulation de biodépôts provenant de bivalves en culture sur les communautés benthiques (ex., Christensen *et al.*, 2003; Callier *et al.*, 2008), la turbidité (Black, 2001), les cycles biogéochimiques (ex., Kaspar *et al.*, 1985; Chapelle *et al.*, 2000; Thouzeau *et al.*, 2007), la production primaire (Newell, 2004) et les autres variables benthopélagiques (ex., Forrest *et al.*, 2009; Michaud *et al.*, 2010) a déjà largement été étudié dans le monde. Il est maintenant connu que la production de biodépôts est due au mode d'alimentation des bivalves en culture. Contrairement à l'élevage de poissons qui produit un apport considérable de matière organique en raison de l'ajout de nourriture, les bivalves se nourrissent de phytoplancton, de zooplancton et de détritiques qui sont présents naturellement dans la colonne d'eau (Navarro et Thompson, 1997). Seulement une partie de la nourriture ingérée est assimilée pour la croissance, la respiration et la reproduction, alors que le reste est rejeté en biodépôts digérés (fèces) et non digérés (pseudofèces) (Navarro et Thompson, 1997) qui s'additionnent à la sédimentation naturelle (Dahlbäck et Gunnarsson, 1981). Le rejet de fèces et pseudofèces ajouté à la grande capacité de filtration des bivalves entraîne l'accumulation plus ou moins rapide (selon l'hydrodynamisme du système) de matière sur le fond (Dame, 1996 ; Giles *et al.*, 2006 ; Callier *et al.*, 2006). La plupart des études portant sur les caractéristiques d'une communauté benthique soumise à l'accumulation de matière organique ont démontré que les communautés pouvaient être altérées dans ce genre de conditions (ex. Pearson et Rosenberg, 1978 ; Kaspar *et al.*, 1985 ; Callier *et al.*, 2007). L'accumulation et la décomposition de matière organique sur le sédiment sous les cultures de bivalves peuvent entraîner l'augmentation de la demande en oxygène et changer les cycles de nutriments à l'interface eau-sédiments (Richard *et al.*, 2007 ; Glud, 2008). D'autres facteurs contribuent à l'impact des cultures sur les fonds

marins. Par exemple, il a été reconnu que les structures utilisées pour la production de bivalves pouvaient augmenter l'impact des espèces cultivées entre autres par la modification de l'hydrodynamisme du milieu (McKindsey *et al.*, 2011). La complexité des relations biotiques et abiotiques à l'interface eau-sédiments dans le contexte de la conchyliculture nécessite encore de l'attention à un niveau écosystémique, afin de mieux cerner les impacts de l'aquaculture sur l'environnement benthique.

Effets de la culture de bivalves sur la macrofaune

Les effets de la culture de moules sur la macrofaune ont largement été étudiés (voir McKindsey *et al.*, 2011). En général, les espèces macro-benthiques répondent assez rapidement aux stress et peuvent donc servir de bio-indicateurs des perturbations anthropiques ou naturelles (ex. Pearson et Rosenberg, 1978 ; Borja *et al.*, 2000 ; Directive, 2000). Pearson et Rosenberg (1978) et d'autres auteurs comme Weston (1990), ont montré des changements continus dans la communauté (Figure 2). Par exemple, la diversité de la macrofaune tend à diminuer avec l'augmentation d'apports organiques, alors que l'abondance et la biomasse pouvaient augmenter à un certain stade intermédiaire. La communauté caractérisée par une diversité importante est remplacée par quelques espèces tolérantes d'abondance assez importante pour créer un pic de biomasse (Pearson et Rosenberg, 1978). Ces fluctuations sont dues à certaines espèces qui peuvent profiter d'un enrichissement organique dans le sédiment, puisque cette matière est une source de nourriture abondante et que ces espèces sont tolérantes à des conditions réductrices (Grassle et Grassle, 1976). Des espèces comme *Capitella* spp. remplacent alors d'autres espèces de polychètes très actifs au niveau de la bioturbation mais ne peuvent pas nécessairement compenser les activités en raison de leurs tailles plus réduites (Godbold and Solan, 2009). Cependant, des études comme celle de Callier *et al.* (2008) ont démontré que les effets étaient localisés au niveau des filières de moules et que, dans ce cas précis, l'impact sur l'abondance et la biomasse était significativement moins élevé dès une distance de 3 mètres de la ferme.

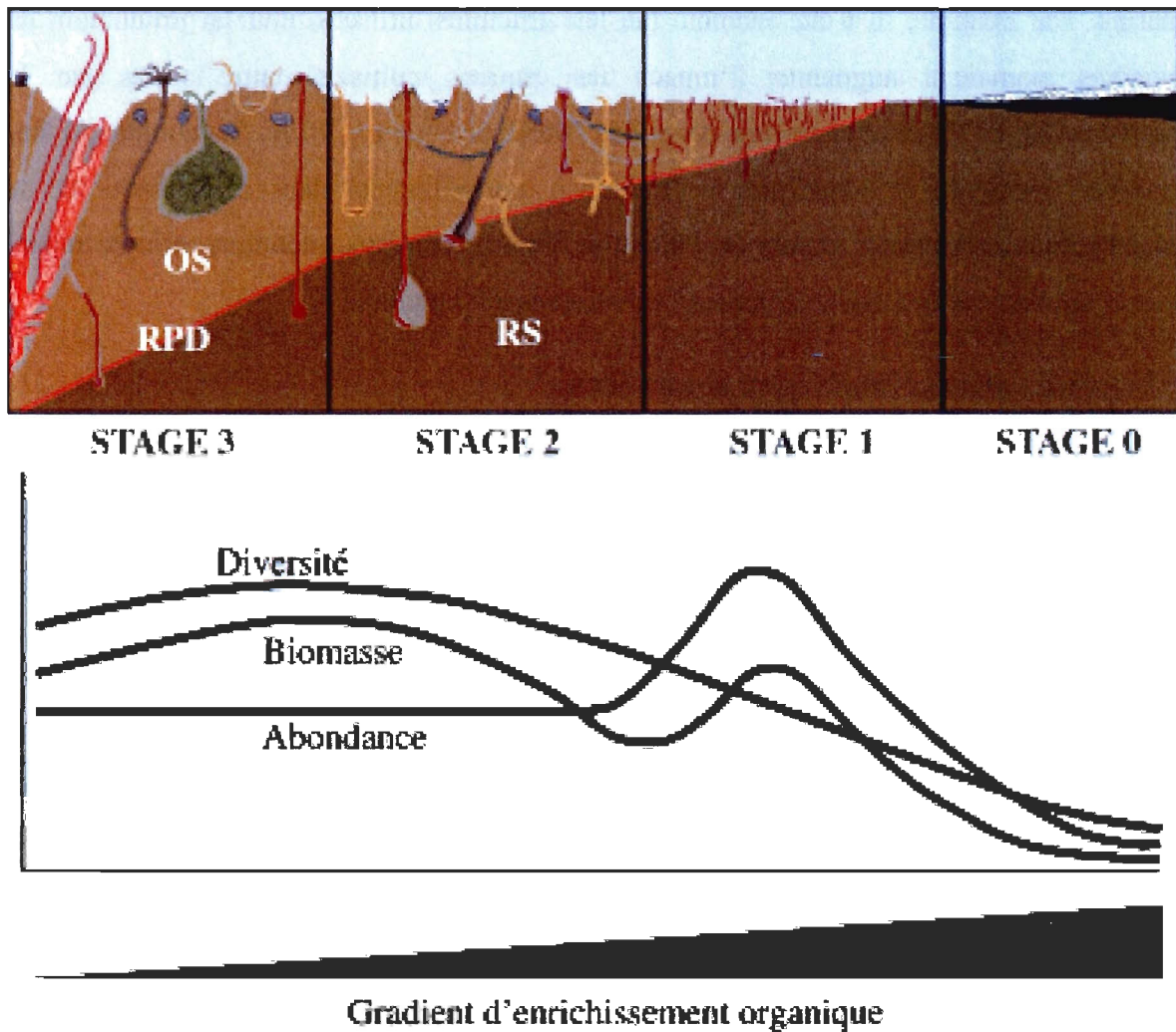


Figure 2 : Stades de changements dans la structure de la communauté benthique (diversité, biomasse, abondance) et des sédiments (OS : sédiments oxygénés ; RS : sédiments réduits ; RPD : profondeur de potentiel rédox) (Pearson et Rosenberg, 1978).

De plus, de récentes études ont montrées que les changements pourraient être non-linéaires, contrairement aux relations prévues par le modèle de Pearson et Rosenberg (1978 ; Callier *et al.*, 2009 ; Magni *et al.*, 2009). Des auteurs comme Gray *et al.* (2002) et Hargrave *et al.* (2008) ont aussi suggéré que l'enrichissement organique n'influence pas directement la macrofaune benthique et que les perturbations seraient plutôt dues aux changements de conditions géochimiques (ex. hypoxie, anoxie, flux de sels nutritifs). Il est donc important d'améliorer notre compréhension des perturbations d'origine organique afin de mieux faire le lien entre les changements de taux de biodéposition et ceux observés dans les communautés benthiques.

Effets de la culture de bivalves sur la biogéochimie

Plusieurs études ont démontré que l'augmentation des taux de biodéposition due aux cultures de bivalves pouvait altérer la géochimie à l'interface eau-sédiment (voir Newell, 2004). Les biodépôts sont une source de matière organique qui s'accumule sur les sédiments en fonction, entre autres, de la densité de bivalves en culture (Grant *et al.*, 2005) et de l'hydrodynamisme du milieu (Giles *et al.*, 2006). Il a été démontré que la faune associée aux bivalves en culture dans la colonne d'eau augmente les taux de sédimentation et participe aux flux biogéochimiques (Mazouni, 2004). D'ailleurs, Richard *et al.* (2006) ont démontré que la faune associée pouvait contribuer jusqu'à 95% des rejets de nitrites et nitrates des cultures de moules. Les moules regroupées sur les filières et la matière organique qui s'y accumule participent également aux cycles biogéochimiques dans la colonne d'eau (Richard *et al.*, 2006). De la même façon, la relation entre la matière rejetée par les moules et la géochimie à l'interface eau-sédiment serait significative et d'autant plus directe dans les zones d'eau peu profonde où les sédiments jouent un rôle important dans les cycles de nutriments (Mayzaud *et al.*, 1992 ; Dahlbäck et Gunnarsson, 1981 ; Giles et Pilditch, 2006). Les sédiments situés dans des sites peu profonds (ca. 8 mètres) sont plus susceptibles de subir les effets de la biodéposition de bivalves en culture puisque les matières fécales ne sont pas assez longtemps en suspension dans l'eau pour être dégradées.

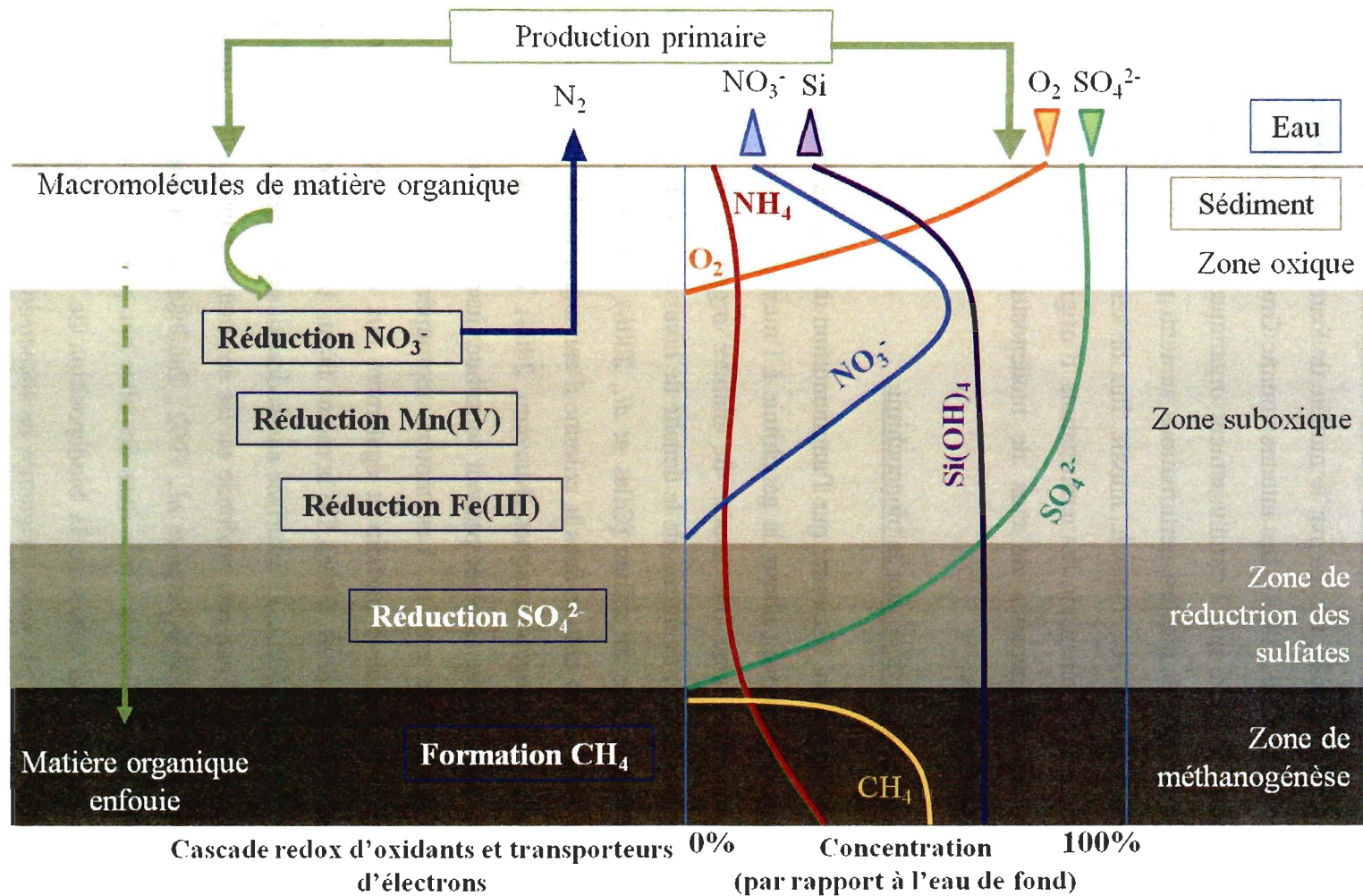


Figure 3: Relations entre le carbone organique et la cascade d'oxido-réduction et diagénèse de la matière organique selon les zones géochimiques dans les sédiments de surface (modifié de Froelich *et al.*, 1979; Fenchel et Jørgensen, 1977).

Seule une très petite proportion de carbone est minéralisée dans la colonne d'eau et la majorité de la matière organique se retrouve donc à la surface des sédiments (Carlsson *et al.*, 2010). La matière organique peut être partiellement dégradée par l'épi- et l'endofaune dès la couche de sédiment de surface. La bioturbation par la macrofaune entraîne une partie de la matière organique dans les couches plus profondes où elle est oxydée par les communautés bactériennes qui participent aux cycles par la réduction de la matière organique autant en surface qu'en profondeur (Rullkötter, 2006). Le taux de décomposition et l'activité microbienne sont généralement inversement corrélés à l'âge et au ratio C/N de la matière (Blackburn, 1980). La dégradation de cette matière et les changements entre l'état oxydé et réduit du sédiment peuvent augmenter la demande en oxygène provenant de la colonne d'eau et changer le potentiel d'oxido-réduction du milieu (Glud, 2008). La Figure 3 représente la cascade d'oxydants et d'accepteurs d'électrons responsables de la transformation de la matière à travers les cycles géochimiques. La dégradation de la matière organique se produit au fur et à mesure que celle-ci s'enfonce dans les sédiments. Bien que l'oxygène soit l'accepteur d'électrons le plus favorable, les organismes peuvent utiliser d'autres accepteurs pour la minéralisation de la matière dans les couches où les concentrations d'O₂ sont réduites ou absentes (Fenchel et Jørgensen, 1977). La consommation des accepteurs d'électrons et les produits qui sont dégagés de ces processus peuvent être mesurés dans l'eau interstitielle (Figure 3; Froelich *et al.*, 1979). La mesure de ces paramètres biogéochimiques peut donc être utilisée comme indicateur des changements dus à l'aquaculture (Hargrave *et al.*, 2008). Cependant, ces paramètres peuvent varier d'un site à l'autre en raison de caractéristiques physiques différentes (ex. hydrodynamisme, profondeur) (Hartstein et Rowden, 2004; Cranford *et al.*, 2009). Il est donc encore difficile de choisir des paramètres adéquats et assez sensibles pour la détection des effets de l'aquaculture de moule sur la géochimie des sédiments (McKindsey *et al.*, 2011).

Les activités de la macrofaune benthique dans le sédiment ont un impact direct sur la reminéralisation de la matière organique (Aller et Aller, 1998). Selon leur groupe fonctionnel, certaines espèces peuvent influencer la chimie des sédiments, comme c'est le cas pour *Macoma baltica* qui vit dans la zone de nitrification du sédiment et qui participe

aux efflux de nitrates (Michaud *et al.*, 2006). La densité des organismes peut aussi avoir un effet sur les flux de nutriments à l'interface eau-sédiments. L'activité de bioturbation participe au transport de la matière dissoute et déplace les activités de diagénèse le long des terriers. L'effet sur le système entier peut donc varier avec la densité d'organismes (Aller et Aller, 1998). La relation entre la macrofaune et la diagénèse dans les sédiments n'est pas encore clairement définie et il est pertinent de comprendre ces relations afin de mieux prédire les flux de nutriments à l'interface eau-sédiments.

Ces relations dose-réponse des flux et de la macrofaune sont complexes, mais il est essentiel de les comprendre pour développer des méthodes de gestion plus durables. Les liens entre les relations écologiques et la gestion passent par la *capacité de support*. La capacité de support permet de traduire les limites de production acceptables sur plusieurs niveaux (physique, de productivité, écologique, social) en chiffres et autres valeurs utilisables par les méthodes de gestion.

1.2 CAPACITE DE SUPPORT

Les informations recueillies sur les impacts environnementaux de l'aquaculture peuvent être utilisées pour mieux prévoir la capacité de support d'un milieu naturel. L'émergence de ce concept est venue principalement du besoin des différentes parties prenantes touchées par l'utilisation des zones marines côtières de comprendre les relations entre la production en général, les espèces commerciales et l'environnement (NRC, 2010). Les piscicultures ont été à l'origine des premières et des plus abondantes données concernant les relations aquaculture-environnement (Pillay, 1992 ; Costa-Pierce, 2002). Des modèles prédictifs ont intégré des paramètres benthiques et pélagiques (Cromeey *et al.*, 2002) et ont été adaptés aux caractéristiques des conchylicultures (Grant *et al.*, 2005; Jiang et Gibbs, 2005; Brigolin *et al.*, 2008; Weise *et al.*, 2009). Il est aussi de plus en plus

répandu de mettre de l'avant une discussion ouverte et claire entre les principaux utilisateurs ainsi que d'utiliser des méthodes de gestion basées sur l'écosystème entier (McKindsey *et al.*, 2006; Murawski *et al.*, 2007; Nobre *et al.*, 2010; Byron *et al.*, 2011). Byron *et al.* (2011) considèrent la capacité de support sous plusieurs angles (social, écologique et de production) et mettent l'emphase sur une communication adéquate entre les différentes parties prenantes. Cependant, certains auteurs affirment que la capacité de support doit encore être étudiée afin de développer des indices plus robustes et locaux (Grant *et al.*, 2005; Borja *et al.*, 2009b).

Plusieurs définitions de la capacité de support (CS) ont été publiées lors de la dernière décennie (Inglis *et al.*, 2000 ; McKindsey *et al.*, 2006 ; Borja *et al.*, 2009b ; Gibbs, 2009). Inglis *et al.* (2000) ont divisé la définition de la CS en 4 groupes :

- *Physique* : Aire totale de la ferme qui peut être mise en place dans l'espace disponible.
- *De production* : Densité d'espèces cultivées à laquelle la récolte est maximale.
- *Écologique* : Densité limite d'espèces cultivées à laquelle les impacts écologiques deviennent inacceptables.
- *Sociale* : Niveau de développement d'une ferme qui cause des impacts sociaux inacceptables.

La plupart des études sur la capacité de support a mis l'emphase sur la CS de production pouvant être confondue avec la CS écologique, qui a reçu beaucoup moins d'attention (McKindsey *et al.*, 2006). L'intérêt pour la CS de production a mené à la construction de modèles portant sur les relations entre les espèces commerciales et leur nourriture (ex. poissons, seston), mais sans pour autant mesurer l'impact écologique sur l'écosystème environnant (Inglis *et al.*, 2000).

La définition de la CS revient à calculer la relation entre l'intensité de la perturbation et les valeurs (magnitude et forme) de la variable mesurée. En d'autres mots, la relation *dose-réponse* entre un stress d'origine aquacole et la réponse du milieu permet de

calculer les risques pour déterminer une limite de perturbation (Downes *et al.*, 2002). Dans de nombreuses études, la CS d'un écosystème a surtout été considérée selon des fonctions linéaires à partir desquels des décisions sociales déterminent si ce changement détecté était désiré et/ou acceptable (Downes *et al.*, 2002). Cependant, peu d'études ont porté sur les relations *dose-réponse* selon des gradients continus de stress. Grant *et al.* (2005) ont exprimé la densité de bivalves en culture en taux de biodéposition afin de modéliser l'impact de différentes échelles de culture et l'évacuation des déchets par la marée. Le modèle avait pour but de mettre au point un système de classement des sites mytilicoles en fonction de leur susceptibilité aux impacts. Cependant, selon les sites, les modèles linéaires surestimaient ou sous-estimaient les taux de biodéposition réels. Hargrave *et al.* (2008) ont également classé les impacts d'un gradient croissant d'enrichissement organique sur différentes variables biogéochimiques. Ils ont montré que les taux élevés de sédimentation menaient à des conditions d'hypoxie et/ou d'anoxie selon des processus linéaires. Les conditions hypoxiques étaient formées de façon progressive avec un gradient continu d'augmentation du taux de biodéposition. Glud (2008) met aussi l'emphase sur des relations linéaires, comme dans le cas de la réponse de la consommation d'oxygène à la biodéposition qui serait linéaire lors des premiers 10-15% de consommation d'oxygène. Cependant, l'activité de la macrofaune (bioturbation) exerce une influence importante sur la distribution et les concentrations des molécules (Aller et Aller, 1998), ce qui peut faire varier ces relations. Il est donc nécessaire de poursuivre et d'approfondir les études sur les relations entre la biodéposition et la biogéochimie afin de déterminer si de tels modèles linéaires s'appliquent à la réalité.

Un exemple d'expérimentation *in situ*

Bien que les impacts de la biodéposition sur certaines espèces et certains paramètres soient déjà bien intégrés aux modèles conceptuels, peu d'attention a été portée aux relations dose-réponse, où la *dose* est l'enrichissement du milieu et la *réponse* est l'effet sur différents paramètres (McKindsey *et al.*, 2006). La capacité de support environnementale est encore mal comprise et nécessite de nombreux efforts de recherche (McKindsey *et al.*,

2006). Le travail de Callier *et al.* (2009) est la première expérience *in situ* connue qui a testé l'effet de différents taux de biodéposition des moules sur le milieu naturel. Des carottes de sédiments ont servi de benthocosmes sur le fond d'une lagune des îles de la Madeleine. Plusieurs densités de moules ont servi à perturber le sédiment des benthocosmes afin de mesurer ultérieurement la réponse du milieu benthique. Selon les hypothèses en relation avec les cycles biogéochimiques, les flux de nutriments et la demande en oxygène devaient augmenter avec l'augmentation du taux de biodéposition. C'est-à-dire, qu'en augmentant l'apport de matière organique aux sédiments, le taux de consommation des oxydants devrait augmenter dans la colonne sédimentaire, menant à une augmentation de la demande en oxygène et des flux de nutriments. Cependant, aucun résultat significatif n'a été observé quant à la variation de la concentration d'ammonium, des phosphates et de la demande en oxygène. Ces résultats ont été expliqués par les caractéristiques physiques des benthocosmes qui pouvaient limiter les échanges géochimiques. La taille limitée des benthocosmes (10 cm de diamètre) peut avoir réduit la circulation d'eau et accéléré les processus de réduction de la matière. Cependant, la réponse des espèces macro-benthiques a démontré des tendances claires qui suggèrent que la méthode est valide et qu'il y aurait un seuil de taux de biodéposition sous lequel les communautés seraient moins affectées. Puisque la réponse des silicates était le seul indice biogéochimique significativement corrélé aux variations de biodéposition, les auteurs ont conclu que ce paramètre pourrait être un bon outil pour la détection de perturbations biogéochimiques. L'expérimentation de Callier *et al.* (2009) a été validée par rapport à des données références venant de la même région. Ce genre d'étude est crucial pour améliorer la définition de la capacité de support et de la modélisation de celle-ci pour les écosystèmes soumis aux activités aquacoles.

1.3 OBJECTIFS ET HYPOTHESES

Suite à l'expérience de Callier *et al.* (2009) et en réponse aux améliorations suggérées lors de cette étude, **les objectifs** du présent projet de maîtrise étaient d'effectuer une expérimentation *in situ* afin: (1) de comprendre de quelle façon répond un système benthique soumis à différents taux de biodéposition provenant de la moule bleue (*Mytilus edulis*); (2) d'explorer comment des changements dans le système induits par différents taux de biodéposition affectent les flux biogéochimiques à l'interface eau-sédiment; (3) d'explorer la structure et la composition de la macrofaune benthique, ainsi que le statut environnemental déterminé en fonction de cette communauté (Marine Biotic Index, AMBI, et Multivariate-AMBI, M-AMBI) influencée par plusieurs taux de biodéposition, et; (4) de relier les résultats des flux biogéochimiques avec la macrofaune benthique et certains paramètres environnementaux mesurés au cours de l'expérimentation dans le but d'obtenir une réponse plus globale du système. **Les hypothèses** sont que: (1) un écosystème benthique peut soutenir un flux de matière limité par sa capacité de support; (2-3) les flux biogéochimiques et la communauté benthique sont affectés par différents taux de biodéposition de façon non linéaire, et; (4) les changements de flux biogéochimiques sont liés aux changements dans la macrofaune benthique. De façon plus spécifique, les flux de nitrates, phosphates et silicates, ainsi que la consommation d'oxygène, devraient augmenter avec l'augmentation des taux de biodéposition (Mazouni *et al.*, 1998) Quant à la communauté benthique, une diminution du nombre d'espèces et des abondances spécifiques avec une augmentation des taux de biodéposition est attendue. Les résultats de cette étude seront utiles pour une meilleure compréhension de la capacité de support d'un écosystème benthique soumis à une culture de moule bleue (*Mytilus edulis*), afin d'évoluer vers une gestion de la mytiliculture de plus en plus durable. L'identification d'un effet seuil permettrait en effet de définir des limites de production mytilicoles en lien avec la capacité de support écologique du milieu benthique.

1.4 SITE D'ETUDE

Le site expérimental était situé dans la lagune de Havre-aux-Maisons (HAM), aux îles de la Madeleine, un archipel dans le Golfe Saint-Laurent, à l'est du Canada (Figure 4). La lagune HAM est située au centre de l'archipel et est ouverte par des passes sur la lagune de Grande-Entrée (GE) et le Golfe Saint-Laurent (Koutitonsky *et al.*, 2002). Puisque la lagune HAM a une profondeur maximale de 6 mètres environ (Souchu et Mayzaud, 1991), l'interface eau-sédiment peut jouer un rôle important dans les cycles biogéochimiques (Carlsson *et al.*, 2010). Les eaux qui pénètrent dans la lagune HAM sont chargées en nutriments provenant des eaux de surface du Plateau Madelinois au niveau du Golfe (Mayzaud *et al.*, 1992). La marée est limitée à 0,58 m en raison de la proximité d'un point amphidromique situé dans le Golfe Saint-Laurent (Koutitonsky *et al.*, 2002). Les courants d'eau mesurés précédemment dans la lagune HAM sont relativement faibles, avec une moyenne de 3,7 cm sec⁻¹ et un maximum enregistré à 8,9 cm sec⁻¹ (Weise *et al.*, 2009). Dans les années 80', des entreprises mytilicoles ont été mises en place dans les lagunes de HAM et de GE et ont rencontré des problèmes de rendements en chaire d'espèces cultivées ainsi que des événements de mortalités massives pendant l'été (Mayzaud *et al.*, 1992 ; Tremblay *et al.*, 1998). Ces problèmes ont poussé le développement d'études dans cette région dans le but de comprendre les causes et conséquences de ces événements. Les études ont mis en évidence entre autres l'importance de la macrofaune et des interfaces eau-atmosphère, eau-sédiment et eau-filière dans la réponse du milieu à la présence d'une ferme mytilicole (Mayzaud *et al.*, 1992 ; Koutitonsky *et al.*, 2002 ; Richard *et al.*, 2006).

CHAPITRE 2

RÉPONSE D'UN MILIEU BENTHIQUE À DIFFÉRENTS TAUX DE BIODÉPOSITION DE LA MOULE BLEUE (*MYTILUS EDULIS*) EN CULTURE.

2.1 PRÉAMBULE

Cet article intitulé « *Dose-dependent response of the benthic system to biodeposition from suspended blue mussel (*Mytilus edulis*) culture.* », fut rédigé en collaboration avec le Pr. Philippe Archambault et Dr. Christopher W. McKindsey, respectivement directeur et co-directeur du projet. En tant que premier auteur, ma contribution fût la rédaction et la recherche littéraire à la base du projet ainsi que le développement et l'exécution des méthodes sur le terrain et en laboratoire. Le professeur Philippe Archambault a développé l'idée originale en collaboration avec le Dr. Christopher McKindsey. Tous deux ont également aidé au développement de l'expérimentation ainsi qu'à la révision de l'article.

Une version préliminaire de cet article a été publiée dans le cadre de la conférence du *Conseil International pour l'Exploration de la Mer* à Nantes (France), à l'automne 2010 :

McKindsey, C.W., **P. Robert**, P. Archambault. 2010. «Evaluation of dose-response effects of farmed mussel biodeposition on benthic communities». Theme J: Environmental sustainability of aquaculture activities in coastal zones. J:12. 7 pp. Dans International Council for the Exploration of the Sea. ICES CM 2010.

2.2 DOSE-DEPENDENT RESPONSE OF A BENTHIC SYSTEM TO BIODEPOSITION FROM SUSPENDED BLUE MUSSEL (*MYTILUS EDULIS*) CULTURE

2.2.1 INTRODUCTION

The influence of biodeposition from farmed bivalves on infaunal macrofauna communities (e.g., Christensen *et al.*, 2003; Callier *et al.*, 2008), turbidity (e.g., Black, 2001), nutrient cycles (e.g., Kaspar *et al.*, 1985; Chapelle *et al.*, 2000; Thouzeau *et al.*, 2007), primary production (Newell, 2004) and other benthic-pelagic parameters (e.g., Hargrave *et al.*, 2008; Forrest *et al.*, 2009) has been well studied around the world. The observed level of culture-related impacts on the environment vary greatly between studies, ranging from little (Callier *et al.*, 2007) to great (e.g., Christensen *et al.*, 2003), the level of impact observed depending on hydrodynamic conditions, depth, structures, and other site-specific parameters (McKindsey *et al.*, 2011). The general consensus is that impacts are largely restricted to sheltered areas with weak hydrodynamics and high densities of cultured bivalves (Black, 2001), as is common for long-line mussel farms (NRC, 2010).

Suspension-feeding bivalves influence the flux of nutrients and organic matter between benthic and pelagic systems via their great filtration capacity and their release of organic matter to the bottom (Dame, 1996). Only a portion of the food ingested by bivalves is assimilated for respiration, growth, and reproduction, the other portion being released as feces and undigested deposits (pseudofaeces) (Navarro and Thompson, 1997). This material – collectively known as biodeposits – settles to the bottom more or less rapidly and, depending on local hydrodynamic conditions and density of bivalves, may lead to a build-up of organic matter under and in the general vicinity of farms (Giles *et al.*, 2006; Callier *et al.*, 2006). The decomposition of organic matter may lead to increased oxygen demand and potentially to sulfidic and anoxic conditions (Glud, 2008), and may alter benthic (Kaspar *et al.*, 1985; Rosenberg, 2001; Callier *et al.*, 2007) and planktonic (Newell, 2004) communities. Pearson and Rosenberg (1978) showed that macrofaunal communities are altered when subjected to organic loading. It is now well known that benthic species

vary in their tolerance to organic enrichment and can be used as indicators of environmental quality (Borja *et al.*, 2000). Species such as *Capitella* spp. are often found in disturbed sediments (Tsutsumi, 1990) whereas pollution-sensitive ones such as the gastropod *Acteocina* sp. may disappear from these sites (Callier *et al.*, 2007). Farmed bivalves are known to impact nutrient regeneration in the water column as they are more efficient than microbial process in regenerating nutrients (Kaspar *et al.*, 1985; Christensen *et al.*, 2003; Giles *et al.*, 2006; Gibbs, 2007; Richard *et al.*, 2007). Organic enrichment of the bottom due to biodeposition by farmed bivalves may also lead to changes in biogeochemical fluxes at the water-sediment interface and in pore water (Newell, 2004).

Although the direct impacts of increasing biodeposition due to farmed bivalves have been well studied, little attention has focused on dose (flux) – response (effects) relationships (McKindsey *et al.*, 2006). Knowledge of this relationship is needed to develop models to predict benthic responses due to bivalve culture. Callier *et al.* (2009) did the first *in situ* empirical study to evaluate the effects of varying rates of biodeposition from mussels. Although nutrient fluxes were expected to increase with increasing biodeposition, only silicate showed a clear response; ammonium, nitrite, nitrate, and phosphates fluxes and oxygen consumption either did not vary or else varied randomly among treatments. These results were explained by the physical structure of the benthocosms used, limiting macrofaunal recruitment and migration to and from the mesocosm. The relatively small size of the benthocosms used (10 cm diameter) may also have reduced water flow which may have exacerbated impacts due to mussel biodeposition. In contrast, clear trends were observed for benthic communities within the benthocosms, suggesting that there is a threshold below which communities are only slightly impacted but beyond which benthic loading has a dramatic effect. Thus this type of manipulative study can provide important information on dose-response relationships to develop carrying capacity models that integrate more types of ecosystem parameters.

Many definitions of carrying capacity have been published over the past decade (Inglis *et al.*, 2000; McKindsey *et al.*, 2006; Borja *et al.*, 2009b; Gibbs, 2009), including the

physical, production, ecological, and social carrying capacity of a site. The *physical carrying capacity* of a site is simply the space available in a given area in which bivalve culture may be done, given the needs of key species and related husbandry practices. The *production carrying capacity* is defined by Inglis *et al.* (2000) as “the stocking density at which harvests are maximised” and most studies have focused on this category of carrying capacity. Comparably little attention has been paid to the carrying capacity of the ecological components – other than those directly related to the *production carrying capacity* of systems in which bivalve aquaculture is done – the *ecological carrying capacity* of a system for bivalve culture. This latter category is defined as “the stocking or farm density which causes unacceptable ecological impacts” (Inglis *et al.*, 2000). Studies that have evaluated both the *production* and *ecological* carrying capacity of sites have found that the latter may be reached before former (Jiang and Gibbs, 2005; Gibbs, 2007; Byron *et al.*, 2011). According to McKindsey *et al.* (2006), the evaluation of the *ecological carrying capacity* of a site should consider effects on the entire ecosystem through all stages of production. With respect to suspended bivalve culture and the benthic environment, there is a general consensus that impacts are most likely during the grow-out stage, given the great concentration of mussels and associated production of biodeposits at this time. Two general classes of impacts may occur: impacts on sediment biogeochemistry (organic matter, oxygen consumption, nutrient fluxes, etc) and impacts on benthic community structure.

The present study evaluates the dose-response relationships for bivalve culture and the benthic environment. Here, *dose* is the mussel biodeposition rate to the bottom and *response* is its effect on sediment characteristics, nutrient fluxes, and oxygen consumption at the water-sediment interface, and benthic infaunal communities. The *in situ* experiment was designed to address some of the issues of the Callier *et al.* (2009) work by using larger benthocosms, evaluating a greater range of organic loading, and running the experiment over a longer period (60 days instead of 50). The general hypothesis is that increasing biodeposition influences benthic conditions only slightly up to a threshold (tipping point), beyond which they change markedly. It is anticipated that this type of experiments will provide information needed to develop models for benthic *ecological carrying capacity*. A

marked carrying capacity threshold would provide key tools for sustainable aquaculture management.

2.2.2 MATERIALS AND METHODS

Experimental site

The study was done in the Havre aux Maisons Lagoon (HAML), îles de la Madeleine, in the Gulf of St. Lawrence (Figure 4). The lagoon is located in the center of the archipelago (47° 26' N, 61° 50' W) and is open to the Gulf by a channel to the southeast and connected to the Grande Entrée Lagoon to the northeast. Water mixing is mostly due to persistent winds, which are strong enough to mix the entire water column of the shallow (ca. 6 m maximum depth, Souchu and Mayzaud, 1991) lagoons (Koutitonsky *et al.*, 2002). The tidal amplitude is limited (mean 0.58 m) because the îles de la Madeleine is located near an amphidromic point (Koutitonsky *et al.*, 2002).

The experimental site was 500m distant from existing mussel farms that have been present since 1989 and in an area where bivalves have never been cultured. As Callier *et al.* (2008) showed that the benthic communities 300 meters away from the HAML mussel farm were characteristic of less disturbed conditions, this site was judged to be sufficiently distant from farms to limit their influence.

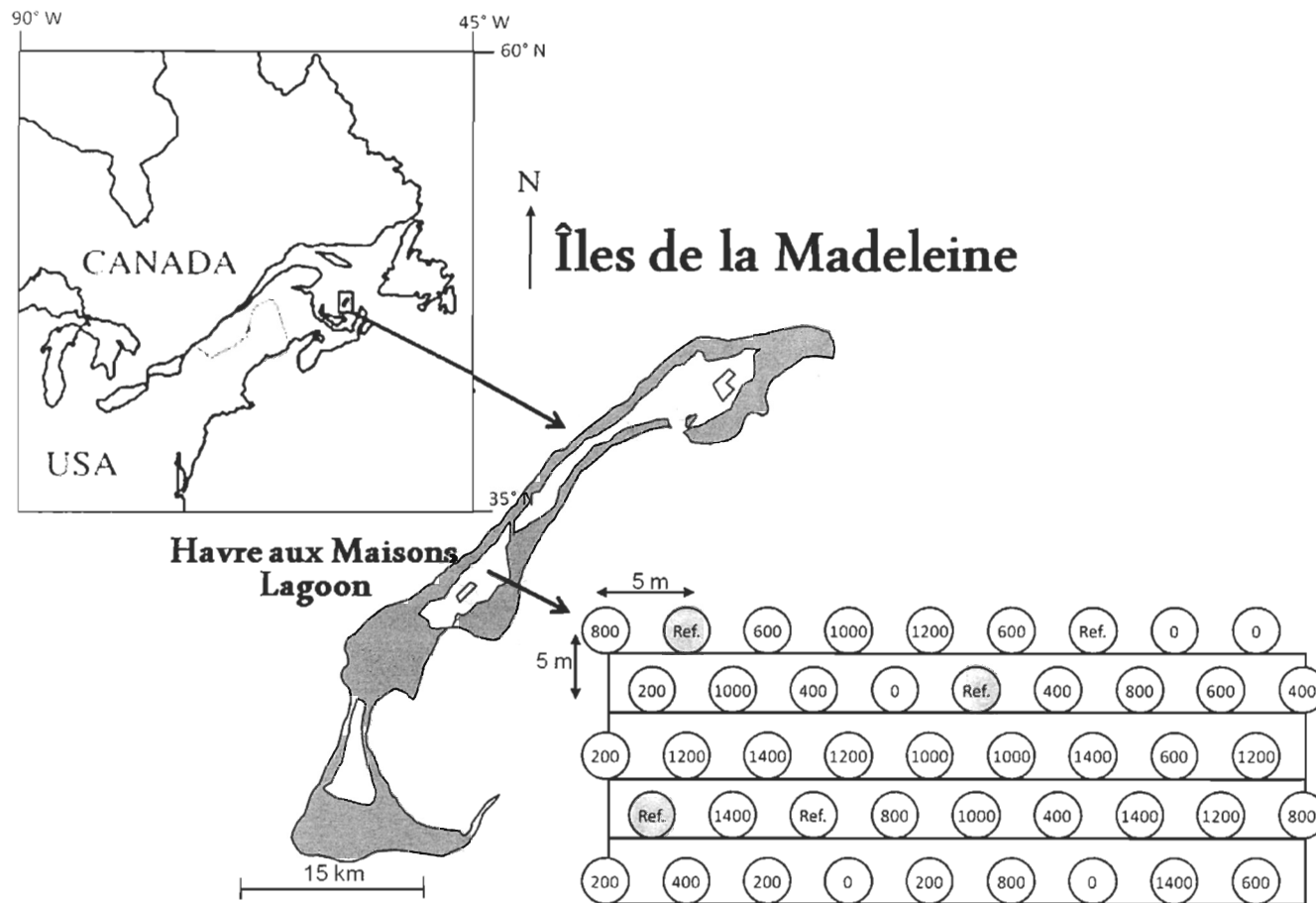


Figure 4: Location of study site in Havre aux Maisons Lagoon, îles de la Madeleine, eastern Canada. The polygons in the lagoons represent the position of existing mussel farms. Layout of experimental grid in Havre aux Maisons Lagoon: numbers represent mussel density m^{-2} . “Ref.” represents reference locations that were sampled but not occupied by benthocosms or modified in any other way.

Experimental design

A series of 40 benthic mesocosms (benthocosms) was installed within a 20 m x 40 m area (Figure 4) on a 5 x 9 grid with each benthocosm being separated from its nearest neighbour by 5 m to avoid one benthocosm influencing another. Benthocosms were made of 50 cm high x 60 cm in diameter plastic cylinders and inserted into bottom sediments by scuba divers applying downward pressure while rotating the cylinders back and forth using a weighted wooden bar for torque. The benthocosms were inserted 30 cm into the sediments to avoid lobsters intrusions (Lawton and Lavalli, 1995). Mesh cages of the same diameter as benthocosms and 20 cm high (sides of 1.25 cm weld wire and top and bottom of 1 cm Vexar) were placed on and attached to the top of each benthocosm. Each cage received one of 8 pre-defined densities of mussels with density treatments randomly placed within the grid. Different mussel densities were assumed to produce a given rate of biodeposition in each benthocosm.

Mussel (58.5 ± 6.0 mm) densities used were 0, 200, 400, 600, 800, 1000, 1200 and 1400 mussels m^{-2} . Callier *et al.*, (2009) showed that biodeposition rates are significantly correlated to mussel density such that biodeposition averages $0.022 \text{ g day}^{-1} \text{ mussel}^{-1}$ for this size of mussel. Based on this, the given treatments were subjected to biodepositional loading at rates of ca. 0, 4.4, 8.8, 13.2, 17.6, 22, 26.4, 30.8 $\text{g day}^{-1} \text{ m}^{-2}$. Each treatment level was replicated five times and five locations were left undisturbed as references. Cages with mussels were left in place for ca. 60 days, from June 5 to August 7 2009. This period of time was chosen based on the generational time of the opportunist polychaete *Capitella* spp. that Grassle and Grassle (1976) estimated to be between 37 to 50 days at 15 °C. Further, as Callier *et al.* (2009) found little difference in biogeochemical fluxes in their 50 days benthocosm experiment, the present experiment was planned to last for 60 days to create a stronger signal. After this time, cages were removed and incubations done to measure biogeochemical fluxes and sediment cores taken to evaluate organic matter content in the upper two cm of the sediments and for macrofaunal analysis.

Sediment characteristics

Organic matter (%OM), water content (%Water), and grain size in the upper 2 cm sediment layer were measured at the end of the experiment from a single sediment core taken with 10 ml cut off syringes in each benthocosm and reference location and frozen (-20°C) until analyzed. Cores were split and part of each was used to determine %OM and %Water and the other part for grain size analysis. For %OM and %Water, samples were weighed (Mettler Toledo MS204S balance, ± 0.0001), dried for 48 hours at 60°C and then reweighed. %Water is calculated as the difference between initial and dry weight of the sediment. Dry samples were ashed for six hours at 450°C and reweighed to determine ash free dry weight (AFDW). Organic matter content is calculated as the difference between sediment AFDW and dry weight according to Bryers *et al.* (1978). Results are presented as percentage of organic matter divided by total sediment content. Sediment grain size was measured with a Beckman Coulter LS13320 ALM laser diffraction particle size analyser after preparing the sample with a Calgon solution to remove the >1 mm fraction and disperse the particles (McCave *et al.*, 1986). A second sediment core was taken in the same manner from each benthocosm and reference location to evaluate total nitrogen content (%N) and sediment C/N ratios. Sediment %N and C/N ratio were measured with a Costech 4010 elemental analyser after being dried at 60°C for 48 hours (Bryers *et al.*, 1978).

Macrofaunal communities

Macrofaunal communities were sampled by collecting two, 10 cm deep and 10 cm diameter, circular cores and washing their content through a sieve with 500 μm mesh. The retained material was stored in a 4% buffered formaldehyde solution until being sorted. Identifications were done to the lowest taxonomic level possible. Samples were characterised in terms of total abundance, abundance of dominant species, number of species (species richness), and Shannon-Weiner diversity. Species were classified into ecological groups based on their tolerance to organic enrichment: I- very sensitive to organic enrichment, II- indifferent to organic enrichment, III- tolerant to excess organic enrichment, IV- second-order opportunistic species, and V- first-order opportunistic

species, to calculate an index of biotic integrity based on the relative abundance of these different groups (AMBI; Borja *et al.*, 2000) and a related index that also considers species richness and diversity (M-AMBI; Muxika *et al.*, 2007, Borja *et al.*, 2009a).

Biogeochemical fluxes

Biogeochemical fluxes at the water-sediment interface were measured before sediments and macrofauna were sampled to avoid physical disturbance that may influence fluxes (e.g., resuspension of the first sediment layer can increase the oxygen release). Cages were removed from the benthocosm base and replaced by incubation chambers that contained water from the surrounding environment (Figure 5). Incubation chambers fit precisely to benthocosms to create a water-tight seal. The chambers, associated tubing and multi-parameter probe (YSI 6600) were made of opaque plastic to avoid photosynthetic activity. A submersible pump created a 2 L min^{-1} circulation (verified by a flowmeter) within the benthocosms, a rate that Thouzeau *et al.* (2007) found to be sufficient to obtain stable measurements by probes but low enough to avoid particulate matter resuspension within benthocosms. The probe measured oxygen levels (measured as $\text{mg O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) and physico-chemical measurements such as temperature ($^{\circ}\text{C} \pm 0.01$) and salinity (± 0.01) every minute. Samples were taken three times during the 40 minutes incubations (T0 immediately after setting up the chamber, T20 and T40) with triplicate 60 ml syringes that fitted precisely into ports on top of the incubation chambers. The sampled volume was replaced by ambient water through an adjacent port. The volume of added ambient water was negligible compared to the total volume of the chamber (ca. 72 L) and wasn't included in nutrient flux calculations. Ammonium levels were determined using the OPA (orthophtaldialdehyde) method of Holmes *et al.* (1999) immediately following sampling using a 10-AU Turner Designs fluorometer. The remaining water samples were filtered on $0.8 \mu\text{m}$ GF/F syringe filters and frozen (-80°C) in three Flacon tubes. Analyses for dissolved total nitrate (ΣNO_3), phosphates (PO_4) and silicates (Si(OH)_4) were performed on an Auto-Analyser 3 Bruu-Luebbe following Tréguer and Le Corre (1975).

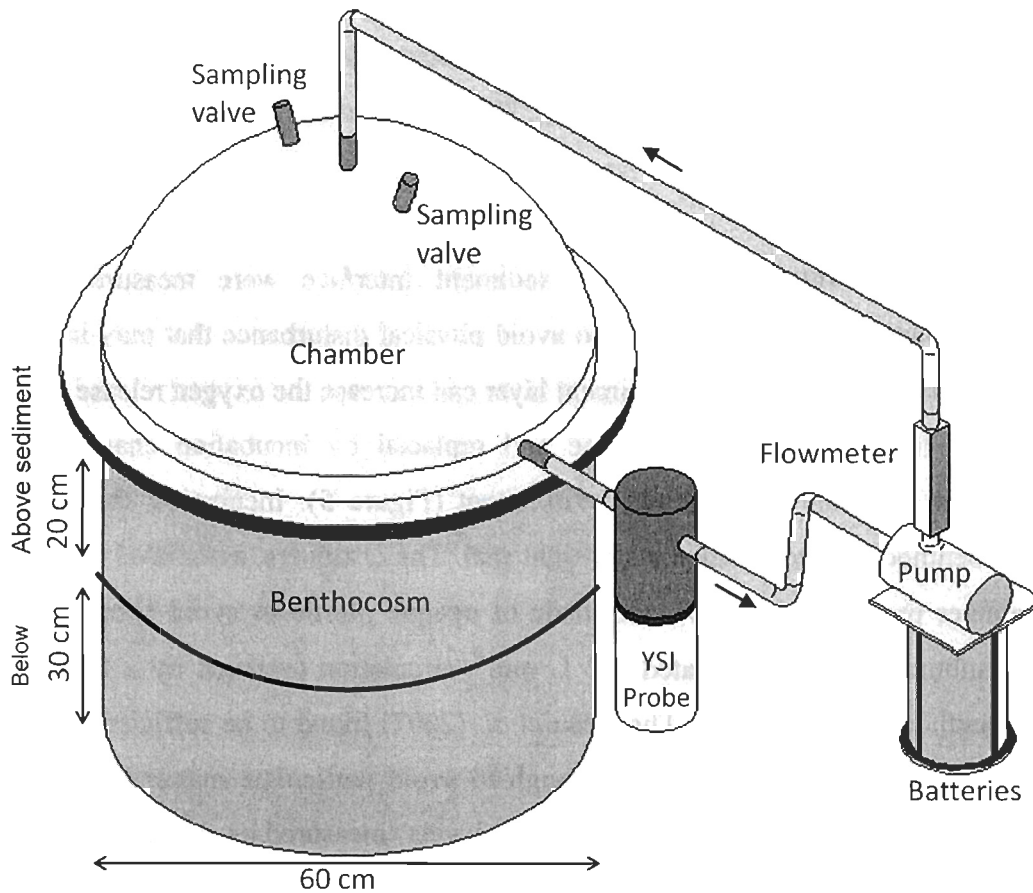


Figure 5: System to measure nutrient fluxes and oxygen consumption, composed of the benthocosm inserted into the sediment, a benthic chamber, a YSI probe, a pump powered by batteries in a waterproof case, a flowmeter and hoses. Black arrows indicate water circulation direction.

Statistical analysis

Variation in univariate metrics due to treatment levels was evaluated using an hierarchical model and analysed using PERMANOVA using PRIMER v.6 with PERMANOVA+ (Anderson *et al.*, 2008) as, unlike ANOVA, the permutation-based method makes no assumptions about the normality of the data (Anderson, 2001). Homogeneity of multivariate dispersion using PERMDISP routine (Anderson *et al.*, 2008) demonstrated homogeneous dispersion in most analysis. Special attention was put on the interpretation of analysis showing heterogeneities. When correlations among parameters were too high (-0.8, 0.8) between %OM and %Water, environmental parameters were log-transformed to reduce interaction effects in multivariate analysis (Quinn and Keough, 2002). Multivariate community structure was also compared among treatment levels using PERMANOVA. Benthic community data for univariate metrics was analysed using raw data for each core (where *Benthocosms* was a nested factor) whereas multivariate analyses were done using pooled data from replicate cores taken from the same benthocosme. Pair-wise multiple comparison tests were used after testing for main effects to identify differences among treatment levels using PERMANOVA. Variation in multivariate macrofaunal community structure is shown graphically using non-metric multidimensional scaling (MDS).

The relationship between multivariate community structure and environmental parameters was examined using distance-based multivariate multiple regression using the DISTLM routine. The model was built using a forward selection procedure and adjusted R^2 selection criteria for the environmental variables (Anderson *et al.*, 2008). Results are presented in a distance-based redundancy analysis ordination (dbRDA; McArdle and Anderson, 2001).

2.2.3 RESULTS

Sediment characteristics

Sediment %Water in the benthocosms differed significantly between mussel densities (Tableau 3) and generally increased with mussel densities. Sediment %OM (\pm SE) ranged from 1.24 ± 0.13 % to 5.26 ± 2.74 % and %Water from 23.92 ± 1.34 % to 43.96 ± 9.09 % (Figure 6). For both variables, values from reference sites (1.24 ± 0.13 %OM, 23.92 ± 1.34 %Water) were similar to those from benthocosms with densities of 0 (1.47 ± 0.10 %OM, 25.77 ± 1.09 %Water) to 200 (1.42 ± 0.12 %OM, 24.73 ± 1.09 %Water) mussels m^{-2} and increased in benthocosms receiving biodeposition from increasing densities of mussels. Sediment %OM was significantly correlated with %Water content ($r = 0.906$, $p < 0.0001$). Sediment grain size (mean \pm SE) ranged from 58.99 ± 2.86 to 225.67 ± 18.72 μm (Figure 6) and differed significantly between mussel density treatments (Tableau 3) such that it was similar in reference sites and benthocosms with 0 mussels and significantly smaller in other benthocosms and was not significantly correlated with either %OM ($r = -0.408$) or %Water ($r = -0.461$). Sediment total nitrogen content (%N \pm SE) and total carbon: nitrogen ratios (C/N \pm SE) did not differ significantly between mussel density treatments.

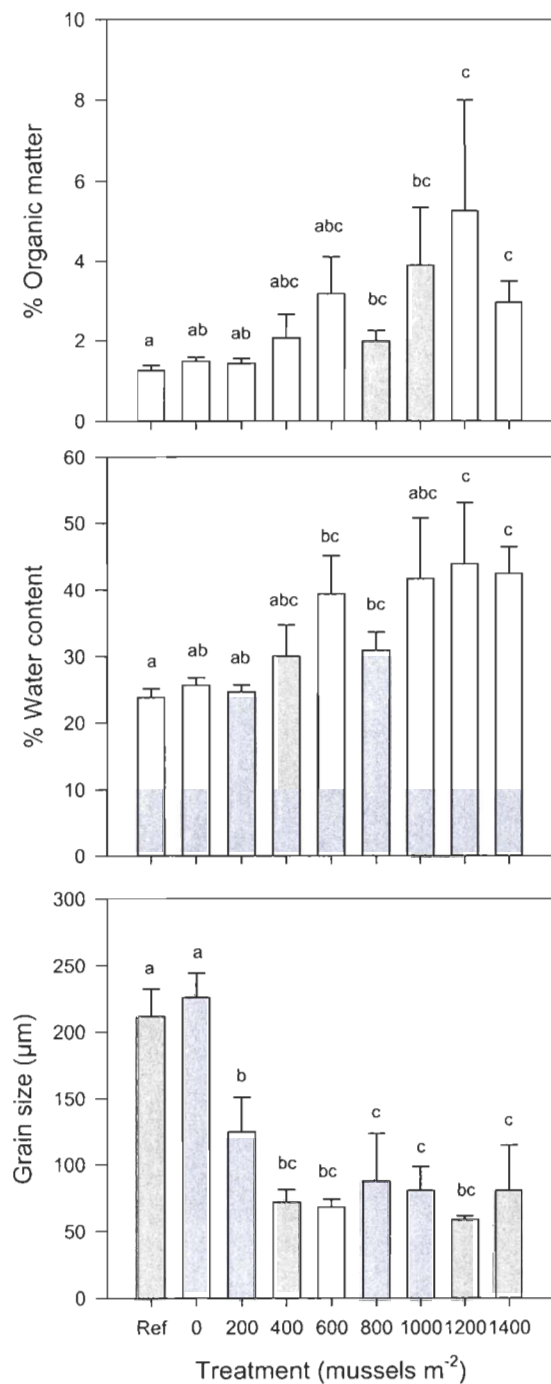


Figure 6: Mean organic matter content ($\% \pm \text{SE}$, $n = 5$), water content ($\% \pm \text{SE}$, $n = 5$) and grain size ($\mu\text{m} \pm \text{SE}$, $n = 5$) in the top 2 cm of sediments from reference sites (Ref) and benthocosms receiving biodeposits from 8 mussel densities (0 to 1400 mussels m^{-2}). Different letters indicate significant differences between treatment levels based on a *posteriori* pair-wise tests.

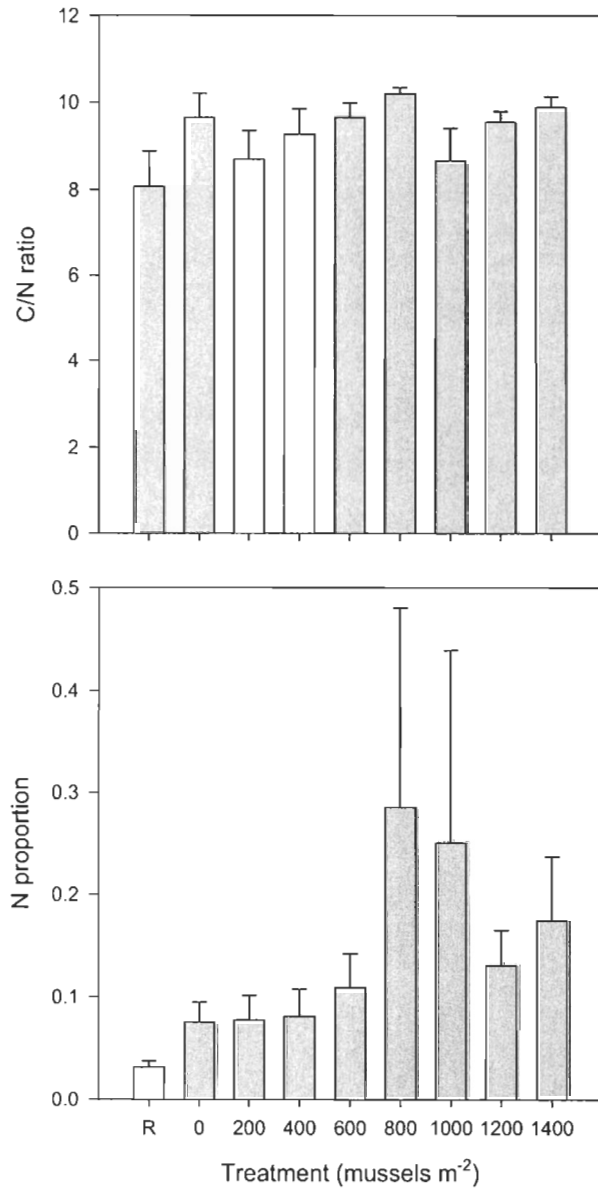


Figure 7: Total C/N ratio (\pm SE, $n = 5$) and N proportion ($\% \pm$ SE, $n = 5$) in the top 2 cm of sediments from reference sites (Ref) and from benthocosms receiving biodeposits from 8 mussel densities (0 to 1400 mussels m^{-2}).

Tableau 3: Results of the PERMANOVAs evaluating the effect of treatment levels (TR: Ref, 0, 200, 400, 600, 800, 1000, 1200, 1400) on sediment characteristics: % organic matter, % water content, grain size (μm), nitrogen content (mg; N) and carbon to nitrogen ratio (C/N). Significant effects ($p < 0.05$) are indicated in bold.

Variable	Source	df	MS	F	<i>p</i>
% Organic matter*	TR	8	0.692*	2.18	0.0540
	Error	35	0.318		
% Water content	TR	8	0.037	2.45	0.0297
	Error	36	0.037		
Grain size	TR	8	19873	8.39	0.0001
	Error	36	2367.5		
N	TR	8	0.0367	0.82	0.5958
	Error	36	0.0449		
C/N	TR	8	2.2963	1.64	0.1479
	Error	36	1.4019		

* $\log(x+1)$

Macrofaunal communities

Benthic macrofauna abundance (ind. core⁻¹), number of species, and Shannon-Weiner diversity varied in similar ways among treatment levels such that each was greater in reference sites (abundance: 18.9 ± 5.0 ind. core⁻¹; species: 6.5 ± 0.9 core⁻¹; diversity: 1.5 ± 0.2), followed by benthocosms with 0 and 200 mussels and then decreased significantly in benthocosms receiving biodeposition from greater densities of mussels (Tableau 4, Figure 8). Multivariate community structure varied significantly among treatments ($F = 1.704$, $p = 0.0004$) such that communities in reference sites and those from benthocosms with 0 mussels differed from benthocosms with 200 and 400 mussels, which themselves did not differ, and all of which differed from all other treatments, which did not differ from each other (Figure 9). Variation among treatments was largely due to variation in the abundance of a small number of dominant species (Appendix 1). The abundances of several dominant species that differed significantly between treatments (Tableau 4) and of *Capitella* spp., are shown in Figure 10.

The abundance of *Angulus agilis* and *Acteocina canaliculata* (formally known as *Tellina agilis* and *Retusa canaliculata*, respectively, and classified as being very sensitive to organic enrichment; WORMS, 2010; Borja *et al.*, 2000) decreased greatly in benthocosms exposed to biodeposits from greater than 400 mussels m⁻². Likewise, the abundance of *Pectinaria gouldii* and *Polydora cornuta*, species classified as being very sensitive to organic enrichment, were less abundant in benthocosms with lower densities of mussels. The abundance of *Capitella* spp., classified as a first-order opportunistic species, showed an increasing trend with increasing biodeposition although this effect was not statistically significant. The relatively great mean abundance of this species in benthocosms with 200 mussels m⁻² was largely due to one replicate core containing 10 individuals (the mean of all other cores was 0.55 individual core⁻¹).

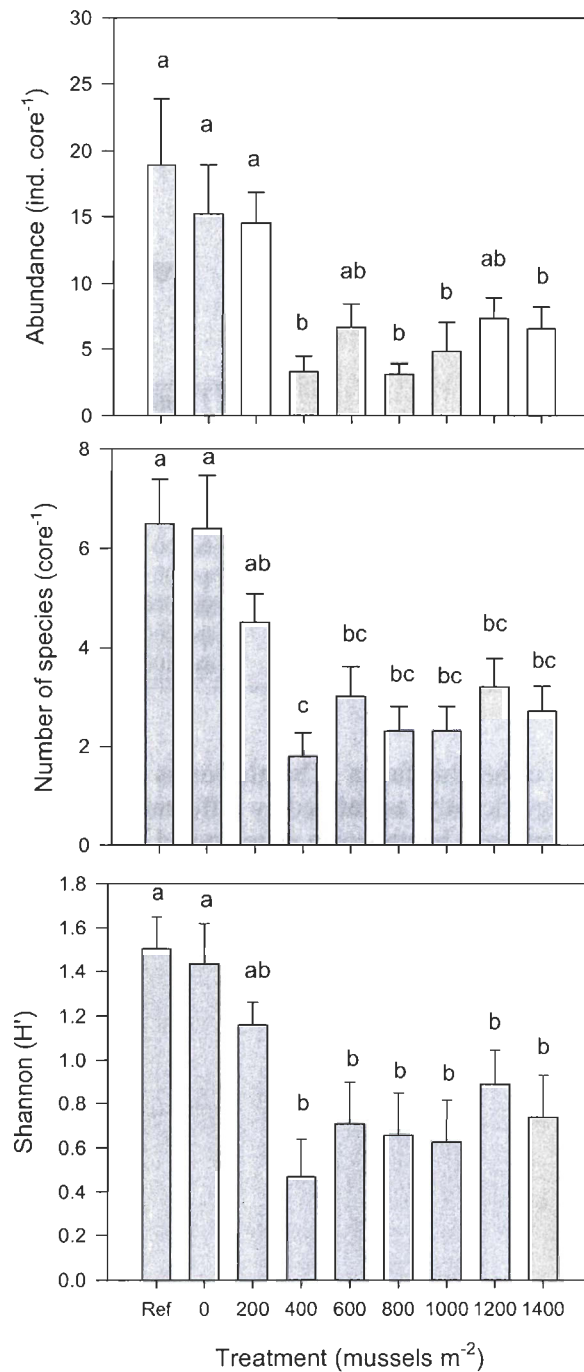


Figure 8: Mean abundance, species richness (number of species) and Shannon-Weiner diversity (\pm SE) of macrofauna from reference sites (Ref) and benthosms receiving biodeposition from 8 mussel densities (0 to 1400 mussels m⁻²). Different letters indicate significant differences between treatments based on *a posteriori* pair-wise tests.

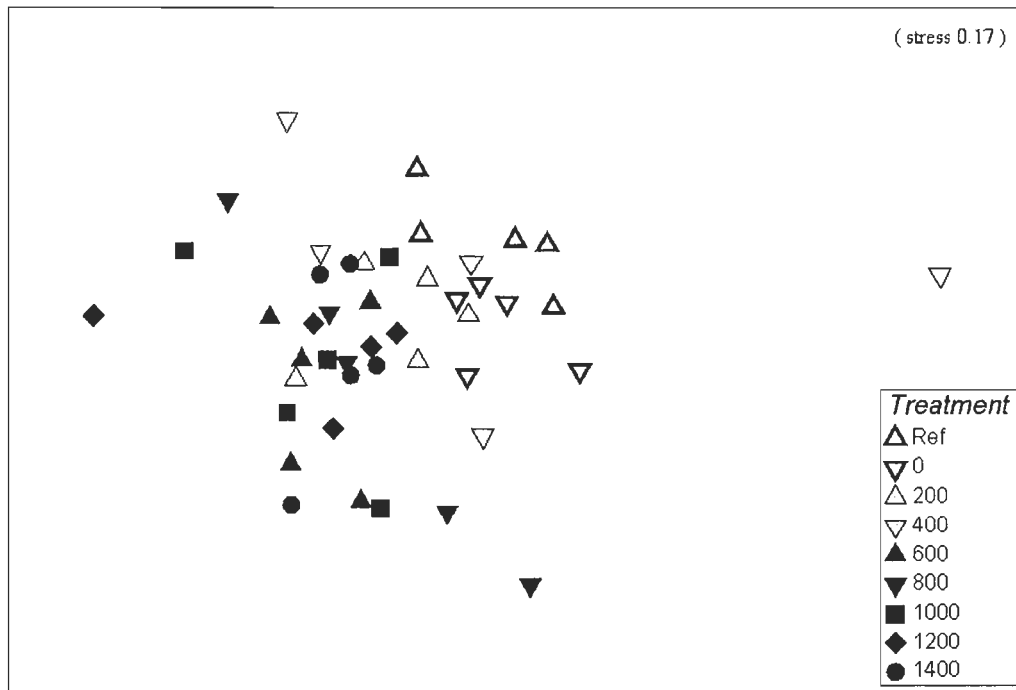


Figure 9: Multi-dimensional scaling of assemblages of benthic fauna in benthocosms ($n=5$). Pair-wise tests *a posteriori* defined 3 groups that differed significantly, as defined by different symbol fill types (empty, grey, and black). Data for the 2 cores from each benthocosm were pooled.

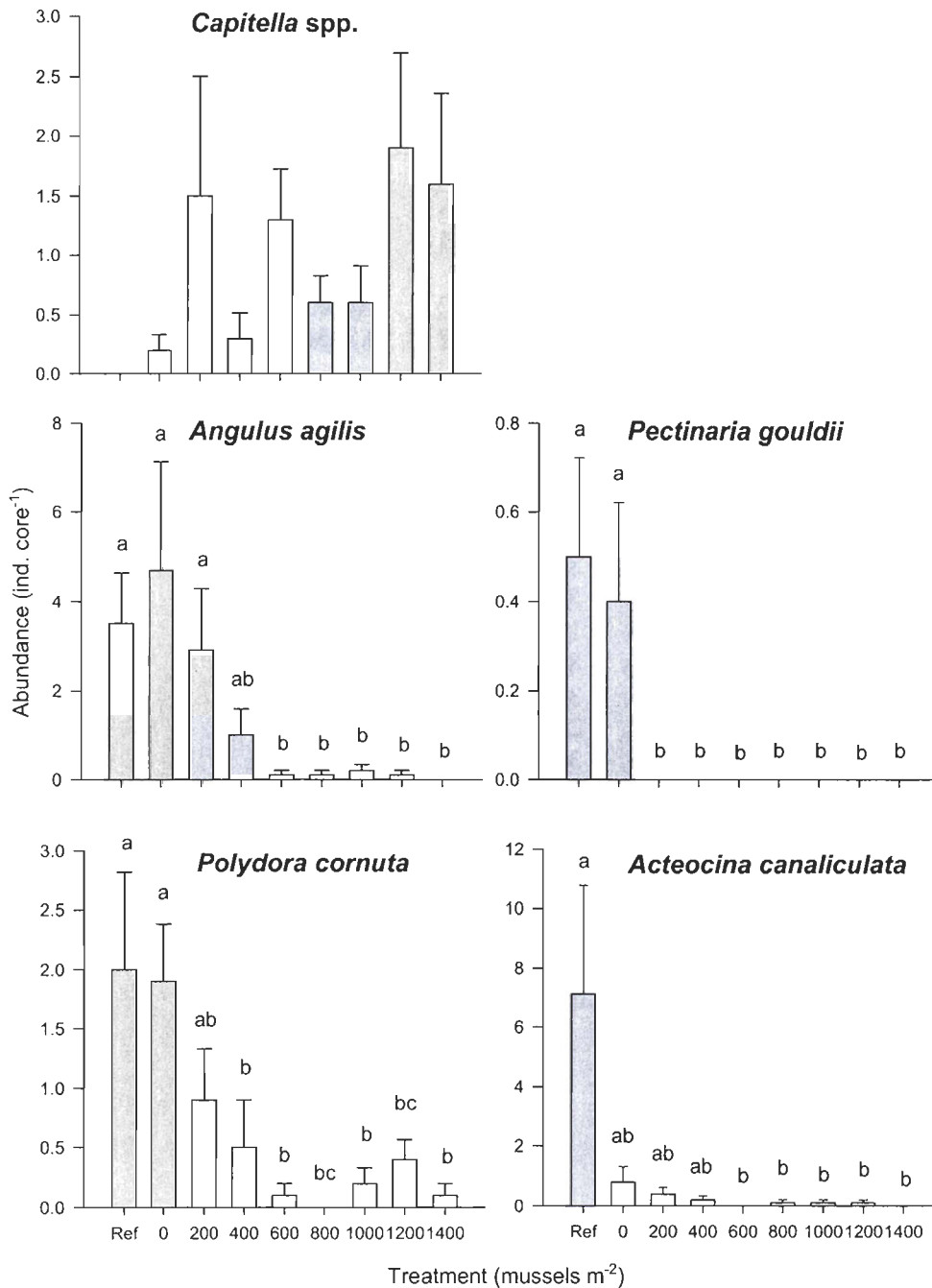


Figure 10: Mean abundance (\pm SE, $n = 10$) of selected species (as chosen *a priori* for their tolerance to organic loading and indicated a posteriori by SIMPER analysis as contributing greatly to differences among treatments) from reference sites (Ref) and from benthocosms receiving biodeposits from 8 mussel densities (0 to 1400 mussels m⁻²). Different letters indicate significant differences between treatments based on a *a posteriori* pair-wise tests.

Tableau 4: Results of the permutational ANOVAs (PERMANOVAs) testing the effect of Treatment (TR: Ref, 0, 200, 400, 600, 800, 1000, 1200, 1400), Benthocosm (BE), and their nested interaction on macrofaunal abundance (N), number of species (S), Shannon-Weiner diversity (H') and the abundance of different species. Significant effects ($p < 0.05$) are indicated in bold.

Variable	Source	df	MS	F	<i>p</i>
N	TR	8	326.74	4.25	0.0015
	BE(TR)	36	76.87	1.31	0.1808
	Error	45	58.63		
S	TR	8	29.65	5.92	<0.001
	BE(TR)	36	5.011	1.27	0.2254
	Error	45	3.956		
H'	TR	8	1.298	3.53	<0.01
	BE(TR)	36	0.3681	1.52	0.0864
	Error	45	0.2416		
Abundance					
<i>Angulus agilis</i>	TR	8	2985.9	3.62	0.0022
	BE(TR)	36	825.67	1.63	0.0216
	Error	45	507.42		
<i>Capitella</i> spp.	TR	8	1375.2	1.69	0.1055
	BE(TR)	36	815.65	2.22	<0.001
	Error	45	367.86		
<i>Polydora cornuta</i>	TR	8	2002.4	5.87	0.0001
	BE(TR)	36	340.96	0.75	0.7462
	Error	45	456.95		
<i>Pectinaria gouldii</i>	TR	8	334.68	3.67	<0.01
	BE(TR)	36	91.204	0.87	0.6709
	Error	45	104.94		
<i>Acteocina canaliculata</i>	TR	8	1367.7	2.53	0.0066
	BE(TR)	36	543.38	1.86	0.0047
	Error	45	291.88		

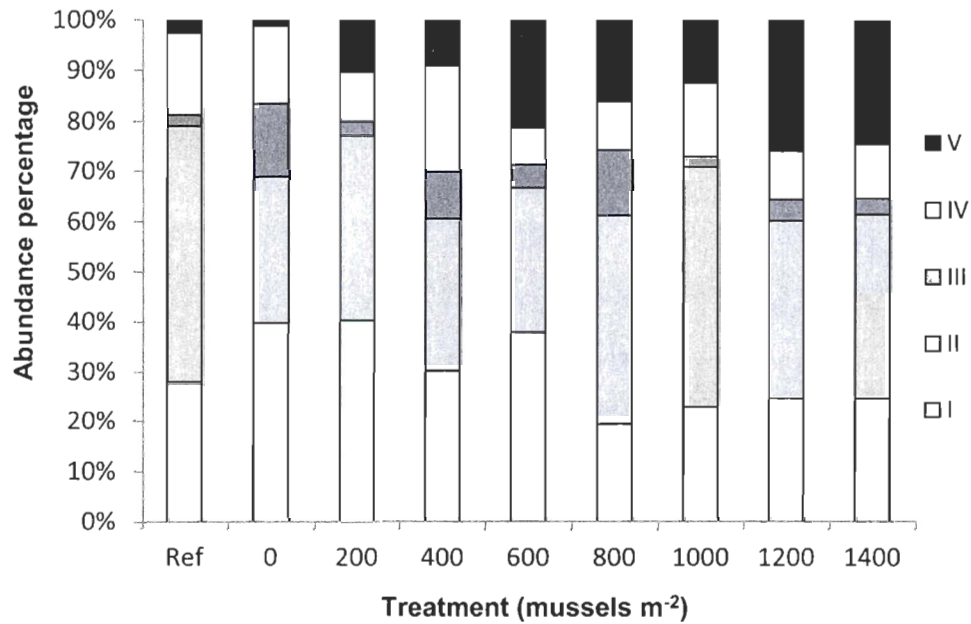


Figure 11: Proportion (%) of the abundance of macrofauna classified as belonging to different ecological groups as defined by Borja et al. (2000) in reference sites (Ref) and from benthocosms exposed to biodeposition from 8 different mussel densities (0 – 1400 mussels m⁻²). The ecological groups correspond to I, species very sensitive to organic enrichment; II, species indifferent to organic enrichment; III, species tolerant to organic enrichment; IV, second-order opportunistic species; V, first-order opportunistic species.

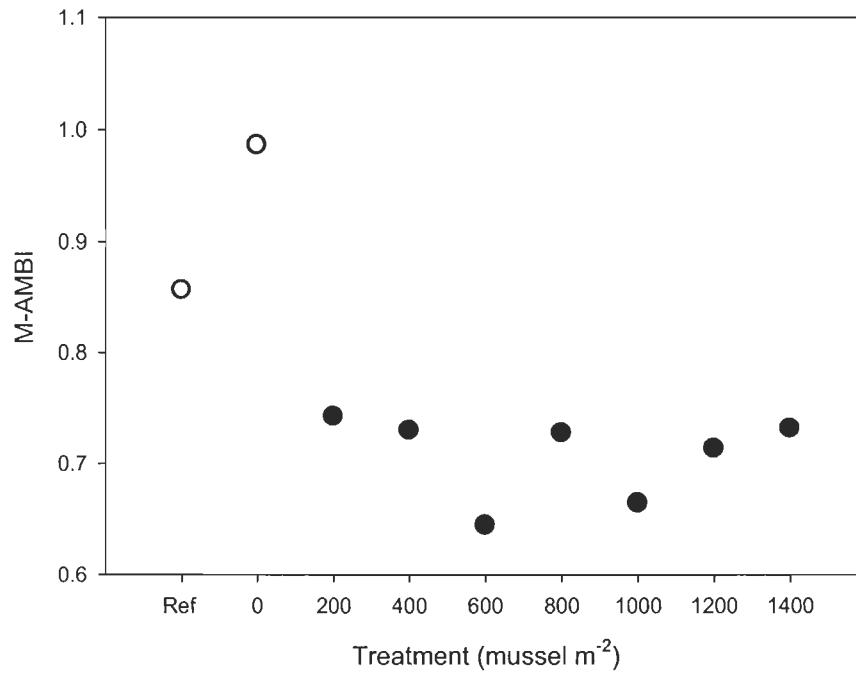


Figure 12: Multivariate biotic index (M-AMBI) calculated for each treatment level (0 – 1400 mussels m⁻²) and reference sites (Ref). The empty symbols correspond to High ecological status and filled symbols to Good ecological status.

Although Figure 11 shows a trend for an increasing proportion of opportunistic species and decreasing proportion of sensitive species from reference sites through the greatest density of mussels in benthocosms, only the proportion of communities belonging to group III, those defined as being tolerant to excess organic enrichment, differed significantly among treatments ($F = 2.987$, $p = 0.0113$). While AMBI showed no differences in community condition among treatment levels, variation in M-AMBI scores (Figure 12) indicated a shift between a *High* (reference sites and mussel density 0) to a *Good* (mussel density: 200-1400) ecological status with increasing biodeposition.

Biogeochemical fluxes

Fluxes of all nutrients evaluated showed a general increasing trend with increasing biodeposition although not all trends are statistically significant. The flux of Ammonium (NH_4) at the water-sediment interface differed significantly between mussel densities (Tableau 5) and ranged from a low of $53.69 \pm 40.02 \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$ at reference sites to a high of $619.38 \pm 48.98 \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$ in benthocosms with a mussel density of 1000 m^{-2} . Data for density 1200 are not shown because 4 out of 5 replicats were considered as outliers probably due to field contamination. Sediment oxygen (O_2) consumption ranged from 57.05 ± 8.12 (mussel density: 0) to 111.51 ± 12.98 (mussel density 1200) $\text{mg m}^{-2} \text{h}^{-1}$ but did not differ significantly among treatment levels. Fluxes of nitrogen oxides (NO_x) varied between -21.86 ± 28.85 (mussel density: 1200) to 22.61 ± 13.11 (mussel density: 400) $\mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$. Phosphate (PO_4) fluxes ranged from -37.02 ± 24.35 (mussel density: 0) to 52.64 ± 17.17 (mussel density: 1200) $\mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$ and silicate (Si(OH)_4) fluxes from -166.56 ± 134.96 (mussel density: 0) to 374.40 ± 210.43 (mussel density: 1200) $\mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$. Mussel density had no significant effect on these variables but trends show negative mean values at the reference sites and densities 0 and 200 (only for PO_4 and Si(OH)_4).

Tableau 5: Results of PERMANOVAs testing the effect of treatment levels (TR: Ref, 0, 200, 400, 600, 800, 1000, 1200, and 1400 mussels m⁻²) on biogeochemical fluxes (NH₄: ammonium; PO₄: phosphates; NO_x: nitrogen oxides; Si(OH)₄: silicates; O₂ consumption: oxygen consumption). Significant effects (p<0.05) are indicated in bold.

Variable	Source	df	MS	F	<i>p</i>
Fluxes					
NH ₄	TR	8	94524	3.0649	0.0142
	Error	36	30841		
PO ₄	TR	8	5238.1	1.4777	0.1918
	Error	36	3544.9		
NO _x	TR	8	4804	0.6432	0.8237
	Error	36	7468.9		
Si(OH) ₄	TR	8	1.4989E5	0.70274	0.6734
	Error	36	2.1329E5		
O ₂ consumption	TR	8	10.49.4	1.0331	0.423
	Error	36	1015.7		

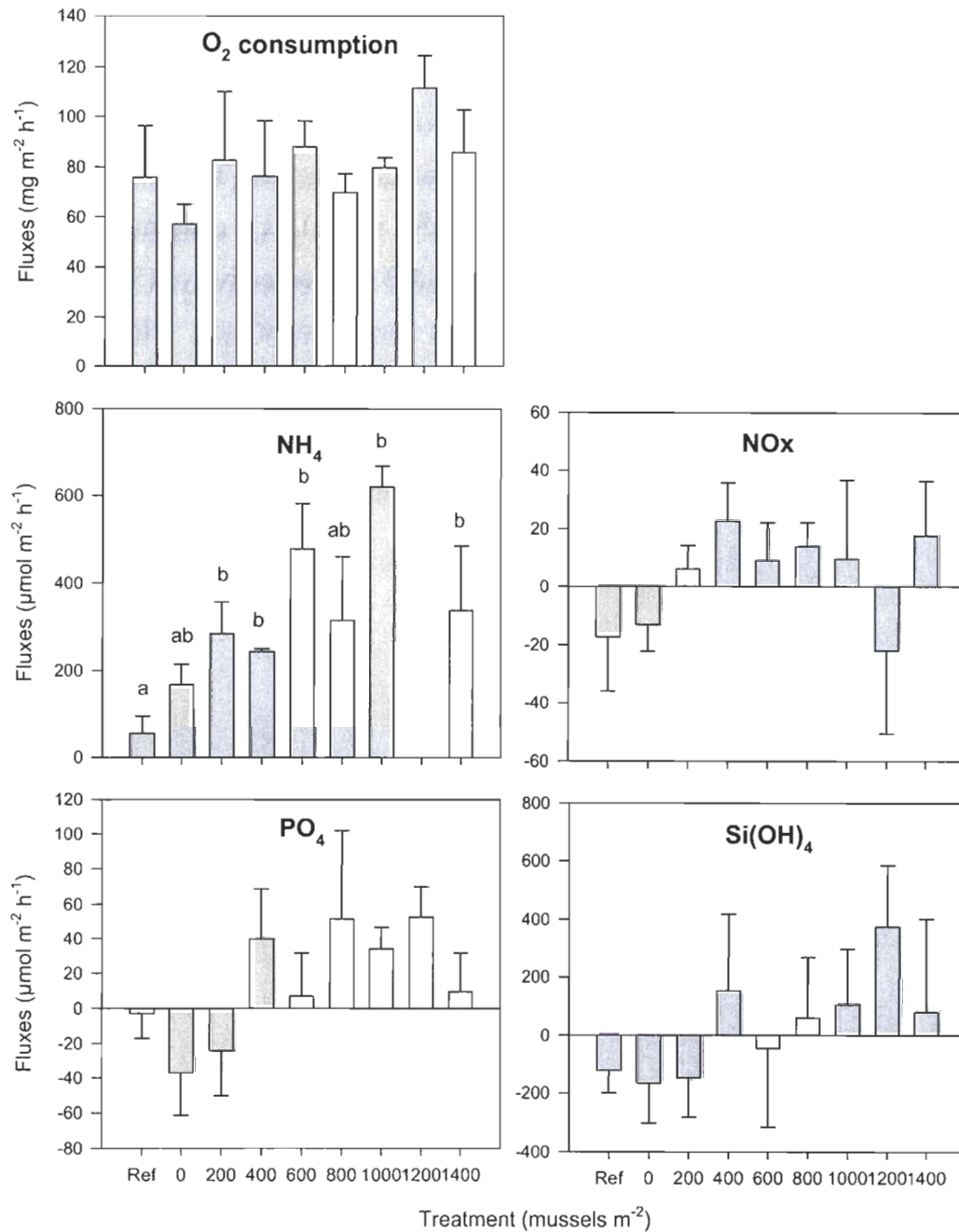


Figure 13: Mean oxygen consumption and nutrient fluxes (NH₄, ammonium; PO₄, phosphates; NO_x, nitrogen oxides; Si(OH)₄, silicates) (\pm SE, $n = 5$) measured at the water-sediment interface in reference sites (Ref) and benthocosms exposed to biodeposition from 8 mussel densities (0 to 1400 mussels m⁻²). Different letters indicate significant differences between treatments based on a *posteriori* pair-wise tests.

Relationship between community structure and environmental parameters

As log-%OM was highly correlated with %Water (Tableau 6), the latter was removed from the DISTLM analysis. Together, all measured environmental parameters accounted for only 19.3% of the total variation in macrofauna community structure (Tableau 7). Grain size accounted for 6.9% of the total variation while %N, Si(OH)₄, O₂ consumption and water temperature accounted for 3.7%, 3.8%, 2.6% and 2.3% respectively. Changes in benthic community structure between reference sites and benthocosms with mussel densities of 0 to 400 m⁻² were apparently driven mostly by changes in grain size whereas community structure from samples from benthocosms receiving bioposits from greater densities of mussels varied only slightly along this axis (Figure 14).

Tableau 6: Correlations between environmental variables measured during or immediately following incubations. Significant correlations ($p < 0.05$) are indicated in bold. An asterisk (*) indicates that an environmental variable has been removed for DISTLM analysis because of significant correlation with other variables.

	NH ⁴	PO ⁴	NOx	Si(OH) ₄	O ₂ consum.	Log (%OM)	%Water*	Temp.	Salinity	Grain size	%N	C/N
NH ⁴												
PO ⁴	0.188											
NOx	-0.045	-0.485										
Si(OH) ₄	0.342	0.434	-0.075									
O ₂ consum.	-0.251	-0.199	-0.059	-0.359								
Log (%OM)	0.547	0.126	0.010	-0.142	-0.186							
%Water	0.582	0.178	0.038	-0.005	-0.208	0.906						
Temp.	-0.086	-0.022	-0.050	-0.114	-0.079	-0.025	-0.080					
Salinity	0.129	-0.022	-0.083	0.177	0.208	0.152	0.200	0.234				
Grain size	-0.487	-0.339	0.061	-0.262	0.330	-0.408	-0.461	0.091	-0.017			
%N	0.335	0.206	-0.021	0.320	-0.125	0.206	0.207	-0.205	0.049	-0.185		
C/N	0.113	0.067	-0.135	0.057	0.001	0.135	0.075	-0.002	-0.140	-0.268	0.248	

Tableau 7: Relationship between multivariate macrofaunal community structure and environmental variables as evaluated with DISTLM.

Variable	Adj R ² (cumulative)	SS (Trace)	F	<i>p</i>
Grain size	0.0693	9636.3	3.201	<0.001
N (%)	0.106	5105.5	1.724	0.0657
Si(OH) ₄	0.144	5346.9	1.842	0.0409
O ₂ consumption	0.170	3613.6	1.253	0.2447
Temperature	0.193	3185.3	1.107	0.3408

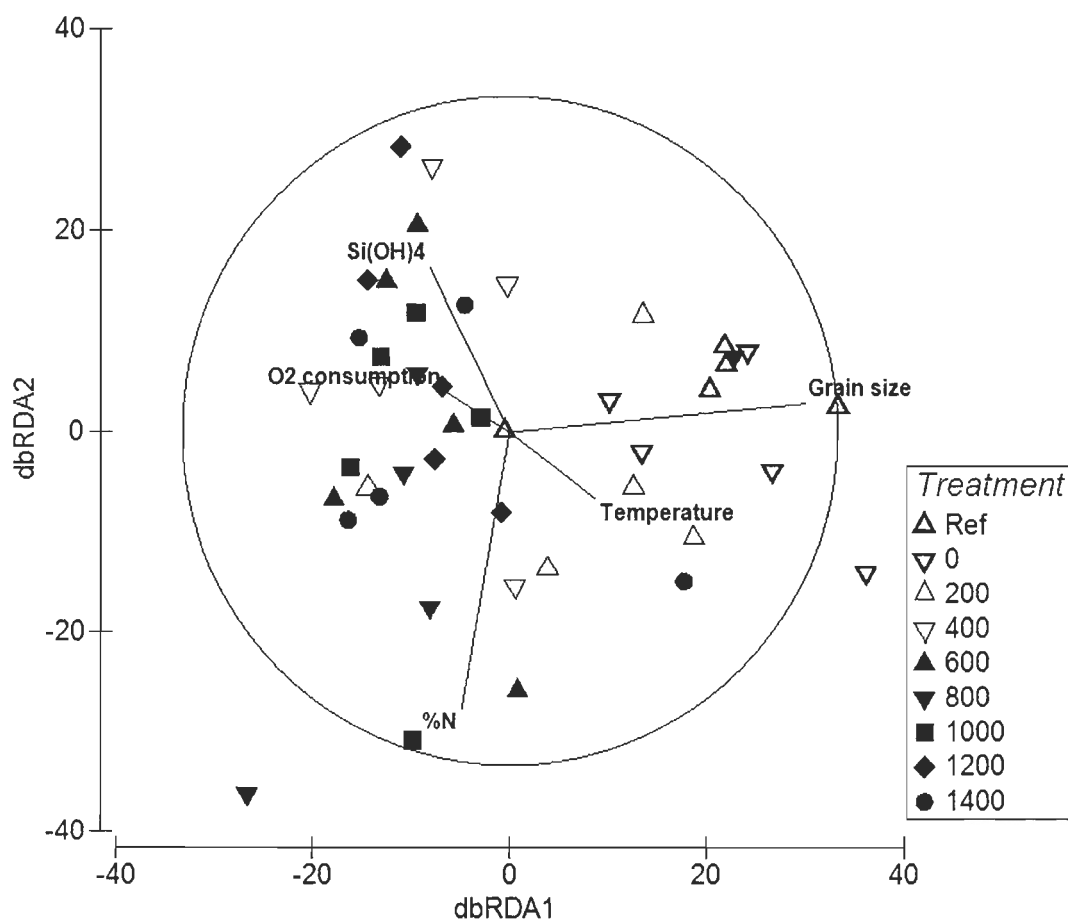


Figure 14: Relationships between measured environmental variables and variation in benthic communities. Plot represents results of a distance-based redundancy analysis (dbRDA) ordination of benthic community with environmental variables plotted as vectors. The X and Y axes account for 41.2% and 30% of the fitted variation, respectively.

2.2.4 DISCUSSION

This study clearly shows the dose-response relationship between biodeposition rates from the blue mussel (*Mytilus edulis*) and the benthic environment. The benthic response seems to follow a non-linear pattern for some sediment characteristics and macrofaunal parameters, as predicted, with a tipping point at a biodeposition rate between 200 and 400 mussels m^{-2} or 4.4 and 8.8 g of biodeposits $\text{day}^{-1} \text{m}^{-2}$. Multivariate analysis of community structure also showed a shift at the same level of biodeposition. Although consistent trends of biogeochemical fluxes were observed, these trends were not statistically significant and thus do not support the hypothesis of a tipping point for benthic response to mussel biodeposition for these metrics.

Sediment characteristics

There was a clear relationship between mussel density and sediment physical characteristics. Mussel aquaculture has often been suggested to enhance biodeposition and sedimentation rates to the bottom and lead to organic enrichment (e.g., Kaspar *et al.*, 1985; Stenton-Dozey *et al.*, 2001; Richard *et al.*, 2006). Biodeposits sink with a relatively high velocity (Callier *et al.*, 2006; Giles *et al.*, 2006; McKindsey *et al.*, 2009), suggesting that mineralisation of the OM is likely to be minor in the water column compared to that which occurs in the sediments (Giles and Pilditch, 2006; Carlsson *et al.*, 2010), although mineralization of biodeposits trapped within the mussel line matrix may be significant (Richard *et al.*, 2006; 2007). Organic matter can accumulate on the bottom at different rates, depending on local hydrodynamic conditions (Black, 2001). Miron *et al.* (2005) compared sediment characteristics underneath different density mussel lines and showed positive relationships among parameters within certain physical conditions. In the present study, currents were not measured but are known to be weak in the general area (mean and maximum current speeds of 3.7 and 8.9 cm sec^{-1} , Weise *et al.* 2009) and likely negligible given that biodeposits are expected to be retained within the benthocosms. That %OM increased with mussel densities suggests that the benthic system received a higher level of

biodeposition than the system could mineralize leading to an accumulation of organic matter. The greatest mean %OM observed was 5.26% (mussel density: 1200) and is similar to values observed under mussel lines in previous studies in the general area (Callier *et al.*, 2007; Richard *et al.*, 2007), showing that the experiment well represented local conditions. Sediment %Water may indicate sediment geochemical conditions as it tends to increase with increasing organic loading (Hargrave *et al.*, 2008) and was correlated with %OM, increasing significantly once a threshold between 200 and 400 mussels m^{-2} was passed.

Sediment grain size also varied with treatment levels with a clear threshold between 200 and 400 mussels m^{-2} . Callier *et al.* (2008) measured sediment grain size close to a mussel farm and in reference sites in the HAML and found that grain sizes were smaller under mussel lines. That grain size did not differ between reference sites and the control benthoscosms (density of 0 mussel m^{-2}) shows that the experimental structure had little influence on the physical characteristics of benthic sediments.

Increased C/N ratios in the first 2 cm of sediments was expected as the effect has often been observed in other studies (Dahlbäck and Gunnarsson, 1981; Christensen *et al.*, 2003; Giles *et al.*, 2006; Rullkötter, 2006). However, this study suggests that degradation of nitrogen in the sediment wasn't efficient enough to compensate for the great input of biodeposits as %N changed at the same rate as %C did. Several authors have shown that increased C/N ratios may be due to a more rapid degradation of nitrogen relative to carbon in biodeposits (Dahlbäck and Gunnarsson, 1981; Christensen *et al.*, 2003; Giles *et al.*, 2006). The C/N ratios observed in this study (means between 8.08 and 10.19) are typical of freshly deposited marine organic matter (Rullkötter, 2006).

Macrofaunal communities

As for sediment characteristics, univariate measures of macrofaunal community structure showed a clear threshold between 200 and 400 mussels m^{-2} . Macrofauna abundance, species richness, and Shannon-Weiner diversity were lower in benthoscosms receiving biodeposits from greater than 200 mussels m^{-2} .

Tableau 8 : Summary of organic matter content (%OM), organic carbon to nitrogen ratio (C:N), oxygen consumption (O₂ consum.), and fluxes of ammonium (NH₄ flux) and total nitrates (ΣNO₃ flux) in key studies related to shellfish farms (modified from Giles, pers. comm.).

Authors	Location	Season	Site	%OM	OC:N molar	O ₂ consum. (μmol m ⁻² h ⁻¹)	NH ₄ flux (μmol m ⁻² h ⁻¹)	ΣNO ₃ flux (μmol m ⁻² h ⁻¹)
This study	Canada ^{Me}	Summer	Farm	1.4-5.3	8.7-10.2	316.9-619.5	166.8-632.3	-21.9-22.6(NO _x)
			Reference	1.2	8.1	421.7	53.7	-17.3(NO _x)
Callier et al., 2009	Canada ^{Me}	Summer	Farm	3-5.5		738.9-1072.2*	230.1-608.9	-10.9-7.52
			Reference	3*				
Richard et al., 2007	Canada ^{Me}	Summer	Farm	20*		444.4-611.1*	500*	5
			Reference	8*		555.6*	200*	4
Giles et al., 2006	New Zealand ^{Pc}	Annual average or range	Farm	7-10	11.3	1676	210	15.0
			Reference	8-9	10.0	907-3083	80-320	6-22
Christensen et al., 2003	New Zealand ^{Pc}	Summer	Farm		16.9	1657	275*	-8*
			Reference		13.2	1039	20*	9*
Stenton-Dozey et al., 2001	South Africa ^{Mg}	Summer and winter	Farm		12-15	1100	690*	<5
			Reference		5-7	1500*	180*	<5
Kaspar et al., 1985	New Zealand ^{Pc}	Summer, autumn	Farm	8	6.2-7.2	404		
			Reference	7	7.9-10	252		

^{Me} *Mytilus edulis*

^{Mg} *Mytilus galloprovincialis*

^{Pc} *Perna canaliculus*

*estimated from a figure

Several other studies done on organic loading have also shown decreased macrofaunal abundance or biomass beyond a certain level of organic loading, as predicted by Pearson and Rosenberg (1978) (e.g. Christensen *et al.*, 2003; Richard *et al.*, 2007; Callier *et al.*, 2009). Previous studies on shellfish farms have suggested there is a threshold of ca. 15 g of biodeposits $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$ (Hargrave *et al.*, 2008; Weise *et al.*, 2009), corresponding to about 680 mussels m^{-2} , below which benthic macrofaunal communities are not significantly impacted.

Multivariate benthic community structure varied between treatment levels such that 3 community types were apparent, with a clear difference between the group formed by reference sites and control benthocosms with 0 mussels and benthocosms receiving biodeposits from 600 or more mussels m^{-2} and an overlap for communities in benthocosms subjected to an intermediate level of biodeposition. Changes in the macrofauna community structure were mainly driven by several key species that are either sensitive or tolerant to organic loading according to the Borja *et al.* (2000) classification. Although the abundance of the deposit feeding bivalve *Angulus agilis* was relatively low in this study compared to previous observations in HAML (Bourget and Messier, 1982; Callier *et al.*, 2008) and by Callier *et al.* (2009) in the adjacent lagoon, its abundance was clearly a function of treatment level and decreased significantly in benthocosms receiving biodeposits from between 200 and 400 mussels m^{-2} . Callier *et al.* (2009) observed a similar threshold such that the species' abundance decreased significantly in treatments receiving biodeposits from greater than 255 mussels m^{-2} . The gastropod *Acteocina canaliculata* is also classified as a very sensitive species by Borja *et al.* (2000) and it too displayed very low abundance in all benthocosms impacted by mussel biodeposition. The low abundance of *A. canaliculata* in control benthocosms ($n = 0$ mussels) relative to reference sites is likely due to the physical structure of the benthocosms that could have limited their recruitment.

In contrast to the patterns observed for sensitive species, some species may also be attracted by organic enrichment as it provides a food source and may enhance their abundance in enriched zones (Giles *et al.*, 2006). This was predicted for *Pectinaria gouldii*, *Polydora cornuta* (both second-order opportunistic species), and *Capitella* spp. (first-order

opportunistic species) (Borja *et al.*, 2000) but this effect was not observed in the present study. This may be due to the level of organic loading in the benthocosms being greater than that which these species can support. Another possibility is that the solid benthocosm walls may have restricted the recruitment of these species to the experimental units. Although the results were not statistically significant, *Capitella* spp. was not recorded in the reference sites and its abundance tended to increase with increasing biodeposition rates. Many authors have observed similar patterns (e.g. Tsutsumi, 1990; Christensen *et al.*, 2003). This deposit feeder is often found in high densities in disturbed environments and its presence typically indicates ecosystem disturbance (Grassle and Grassle, 1976). *Capitella* spp. is smaller than key bioturbating species and thus cannot compensate for the loss of species that are commonly responsible for reworking the sediments (Godbold and Solan, 2009). Other experiments that have modified organic loading, such as Callier *et al.* (2009), have also shown increasing abundance of *Capitella* spp. with increasing sediment organic content. This species, known for its resistance to hypoxia and high sulphur concentrations, may also have increased growth and fecundity in sediments with high organic content (Tsutsumi, 1990; Cohen and Pechenik, 1999).

The Marine Biotic Index (AMBI) and its multivariate form that incorporates richness and diversity, M-AMBI (Borja *et al.*, 2009a), are used world-wide to assess benthic environment quality (e.g. Muxika *et al.*, 2007; Callier *et al.*, 2009; Borja and Tunberg, 2011). In the present study, M-AMBI identified changes in ecological status of the benthic ecosystem in response to increasing of biodeposition rates (*High to Good*) whereas AMBI values did not vary between reference sites and treatment levels (*Slightly disturbed*). Thus, M-AMBI may be more suitable for assessing benthic condition responses to increasing biodeposition. The change in ecological status between benthocosms subjected to biodeposition by 0 and 200 mussels m⁻² indicated an effect of the presence of mussels at very low densities on benthic condition and is due to the increased proportion of first-order opportunistic species in benthocosms receiving greater amounts of biodeposits.

Biogeochemical fluxes

Although some studies have shown failed to detect significant variation in O₂ fluxes due to bivalve culture, O₂ can be a very useful tool to assess the biological status of the environment as it is consumed during the degradation of organic matter (Glud, 2008). Thus, even though O₂ consumption did not vary significantly among treatment levels in the present study, it also shows that sediments acted as a sink for oxygen. Many studies have shown that macrofauna can have a significant impact on O₂ consumption (Glud, 2008), but the low abundances of macrofauna observed in the present study indicate that the O₂ consumption values would mainly be due to microbial activity in response to biodeposition. Richard *et al.* (2007) observed the same range of O₂ consumption values in HAML under a mussel farm and at control sites, while Callier *et al.* (2009) found greater rates in their experiment (Tableau 8). The lack of significant effects on oxygen consumption may be due to procedural issues, including using a relatively short incubation time (40 minutes). This incubation time was determined based on trials done using sediments receiving biodeposits from 1400 mussels m⁻² to ensure that the trials ended with ≥ 80% O₂ remaining to avoid artefacts (Mazouni *et al.*, 1998) and was used for all treatment levels. This led to oxygen consumption in the majority of benthocosms being only ca. 5% which may have limited the ability of differentiating among treatment levels.

In shallow coastal waters, nutrient concentrations are largely a function of nutrient regeneration and fluxes from benthic sediments (Soetaert *et al.*, 2000). The present study showed that sediments acted as a source of nutrients from the bottom to the water column. Fluxes of ammonium (NH₄) increased significantly with increasing biodeposition and a similar trend for all other nutrients (NO_x, PO₄, Si(OH)₄) was observed. Increased fluxes may be due to both the increase of biological activity in response to increased biodeposition and to the accumulation and mineralisation of mussel biodeposits on the sediments. Biological activity (i.e., excretion by macrofauna) is known to be responsible for NH₄ and PO₄ fluxes whereas faeces and pseudofaeces would be a great source of N and P (Navarro and Thompson, 1997; Richard *et al.*, 2006). Many studies have shown increased NH₄ fluxes with increasing organic matter content (Aller and Yingst, 1980; Christensen *et al.*,

2003; Giles and Pilditch, 2006 Callier *et al.*, 2009; Guyondet *et al.*, 2010). Conversion of organic nitrogen (N) to NH_4 by microbial activity occurs during degradation of organic matter and depends, in part, on the amount of total organic N available (Pastor *et al.*, 1987). Nitrogen can be reduced or re-oxidized to NO_2^- and NO_3^- (here pooled as NO_x) according to the oxic layer depth in the sediment (Purvaja *et al.*, 2008). Efflux of NO_3 may be enhanced by macrofaunal bioturbation that stimulates oxygen diffusion in suboxic and anoxic sediment and enhancing nitrification (Pearson and Rosenberg, 1978; Jenkins and Kemp, 1984). Thus the low or even negative NO_x fluxes observed in some replicates in the present study may be due to low macrofaunal abundance and activity and thus stable sediment biogeochemical activity.

There was a strong trend between the presence of high densities of mussels and PO_4 fluxes, which were, on average, negative in reference sites and for benthocosms with densities of 0 to 200 mussels m^{-2} and became positive under higher mussel densities. Phosphate can be regenerated and fixed to iron ions in sediments, thereby reducing its release (Sundby *et al.*, 1992). This process seemed to be dominant in reference sites and benthocosms with 0 and 200 mussels m^{-2} in where influxes of PO_4 were measured. The efflux of PO_4 has been shown to be enhanced when sediments become anoxic (Krom and Berner, 1980; Sundby *et al.*, 1992). Graca *et al.* (2006) observed higher NH_4 and PO_4 concentrations in the pore water of zones affected by long-term anoxia. Anoxia and the presence of hydrogen sulphide can reduce the absorption capacity of sediments for phosphorus and result in the removal of PO_4 in bottom waters (Graca *et al.*, 2006). In the present study, black spots were visible on the sediment surface in benthocosms subjected to biodeposition by the highest mussel densities, indicating reduced sediments and the presence of sulphides, thus supporting the suggestion that reduced or anoxic sediments boosted PO_4 release.

Silicate fluxes were not significantly affected by mussel density, although there was a trend for increased efflux of $\text{Si}(\text{OH})_4$ with increasing mussel density, as was expected based on numerous studies done in mussel culture sites (see review in McKindsey *et al.*, 2011), and were lower than values found in previous studies done in the same lagoon (Richard *et*

al., 2007) and in the benthocosm study by Callier *et al.* (2009) in the adjacent lagoon. Thus, although Callier *et al.* (2009) suggested that silicate fluxes would be a useful indicator of the changes in biodeposition rates because they found significantly higher Si(OH)_4 fluxes in the benthocosms with the highest mussel density (764 mussels m^{-2}), the present study gives only weak support for this suggestion. The flux of Si(OH)_4 may be influenced by mussel feeding and biodeposition as siliceous diatom frustules may be present in faeces and pseudofaeces (Navarro and Thompson, 1997).

Relationship between community structure and environmental parameters

Sediment grain size was the best predictor of community structure of all physical variables measured. However, the majority of the total variation in community structure was not explained by the model as grain size explained only 6.9% of the total variation in community structure and only 19.3% of the variation in community structure was explained by all the variables considered. While this does not indicate that the model is useless, it does suggest that other parameters are likely important but were not measured or included in the model. Further, given that grain size is reduced in the presence of increasing biodeposition, this result indicates the important role of mussel biodeposits in driving the biological changes identified by the univariate and multivariate analysis.

1.2.5 CONCLUSION

Callier *et al.* (2009) discuss several issues with the experimental benthocosms used in that study and the present one tried to address some of these by extending the length of the experiment somewhat and increasing the size of the experimental benthocosms. In the present study, control benthocosms (0 mussel m^{-2}) did not differ substantially from reference sites, suggesting that the methods (benthocosms) created limited experimental artefacts. That being said, it also seemed apparent that the recruitment of some species may have been impacted by the presence of the experimental structures and the method may be improved upon by allowing macrofauna to migrate into and out of benthocosms. We

believe that this type of *in situ* experiment is an important tool to integrate experimentally manipulated treatments and the natural variability and conditions of a system to better understand dose-dependent processes. The large variability in the observed results is likely a reflection of this natural variability but clear trends are evident.

Many studies suggest that linear models are representative of the environmental carrying capacity for a benthic system subjected to biodeposition from bivalves (Kristensen, 1985; Cai and Sayles, 1996; Christensen *et al.*, 2000; Hargrave *et al.*, 2008). This study shows that the benthic environment responds to increased organic loading in the form of biodeposition from mussels in a non-linear manner. The physical sediment variables, %OM, %Water, and grain size changed when benthocosms were subject to biodeposition from between 200 and 400 mussels m^{-2} (roughly 4.4 to 8.8 g of biodeposits $\text{day}^{-1} \text{m}^{-2}$). Macrofaunal metrics (abundance, species richness, Shannon-Weiner diversity, multivariate community structure) responded with a similar pattern. Although O_2 consumption did not vary significantly among treatment levels, NH_4 increased with mussel density treatment levels and other biogeochemical fluxes showed the same trend, some shifting from influxes to effluxes at ca. 200 to 400 mussels m^{-2} . Of the variation in multivariate community structure explained by the various physical parameters measured, that in reference sites and benthocosms with 0 to 400 mussels m^{-2} was largely due to variation in sediment grain size but was more effected by other variables – mostly O_2 consumption and N and $\text{Si}(\text{OH})_4$ efflux – at greater mussel densities. This strengthens the notion that the benthic communities responded to biodeposition in a non-linear manner, with a break in the area of 200 to 400 mussels m^{-2} . This study shows the dose-response non-linear relationships for bivalve culture and benthos environment and helps identify a threshold. These results could be used in ecological carrying capacity definition and modelling and lead to improved bivalve culture sustainability.

CHAPITRE 3

CONCLUSION

Cette étude est un nouveau pas vers une meilleure compréhension de la capacité de support environnementale des sites occupés par la conchyliculture. L'expérimentation *in situ* menée en 2009, a permis de stimuler l'enrichissement organique de sédiments dans une lagune de l'est du Canada. Les benthocosmes installés dans les sédiments ont contenu 8 différentes densités de moules, de 0 à 1400 moules m⁻², ce qui a induit des changements dans l'environnement sédimentaire et les communautés benthiques. Les résultats ont démontré une variation de type non-linéaire, avec un seuil entre 200 et 400 moules m⁻² pour plusieurs paramètres.

Cette étude est une suite de l'étude de Callier *et al.* (2009) qui était la première expérience *in situ* à tester la relation dose-réponse dans un cas de culture de bivalves selon un gradient croissant du taux de biodéposition. Les problèmes rencontrés lors de l'expérience précédente ont été ajustés : le plan d'expérience a été changé pour ajouter des niveaux de biodéposition; les quantités de moules (utilisées comme proxy du taux de biodéposition) ont été changées afin de se rapprocher des densités rencontrées dans les cultures de l'est du Canada; les benthocosmes ont été agrandis afin de prendre en compte une plus grande surface de sédiment et d'éviter la déplétion rapide de l'oxygène dans l'eau du fond; et la période d'expérimentation a été allongée. L'étude présente a pris en compte autant les paramètres physiques du sédiment (taille des particules, porosité, proportion de matière organique, ratio C/N) que la communauté benthique (abondance, nombre d'espèces, Shannon-Weiner, AMBI, M-AMBI) et les flux biogéochimiques (consommation d'O₂ et production d'NH₄⁺, NO_x, PO₄³⁻ et Si(OH)₄).

Relation dose-réponse

Plusieurs études ont représenté la réponse d'un écosystème soumis à une augmentation de l'enrichissement organique d'origine aquacole selon un modèle linéaire (Kristensen, 1985; Cai and Sayles, 1996; Christensen *et al.*, 2000; Hargrave *et al.*, 2008).. La capacité de support écologique est alors évaluée de façon arbitraire comme un niveau *acceptable* de perturbation par rapport à des changements continus (McKindsey *et al.*, 2006). L'étude de Callier *et al.* (2009) a montré une relation dose-réponse, mais la variation non-linéaire n'avait pas pu être établie fermement. Cette étude a clairement démontré que la relation dose-réponse d'un système benthique variait de façon non-linéaire. Les résultats ont été observés sur plusieurs paramètres soumis aux 8 taux de biodéposition prévus par le plan d'expérience (0 à 1400 moules m⁻²). La plupart des paramètres ont montré un seuil de changement entre les densités 200 et 400 moules m⁻². Ce résultat confirme que la réponse d'un écosystème benthique serait non-linéaire et donc marquée par la présence d'un seuil de changement.

Réponse des paramètres physiques

Cette étude a montré une relation dose-réponse non-linéaire claire entre les taux de biodéposition et les caractéristiques physiques du sédiment (taille des particules, proportion d'eau, proportion de matière organique). Dans les zones peu profondes, comme le site expérimental utilisé dans le cadre de cette expérience, les biodépôts des bivalves en culture passent peu de temps dans la colonne d'eau et sont donc peu dégradés et chargés en nutriments lorsqu'ils arrivent au fond (Carlsson *et al.*, 2010). Callier *et al.* (2009) avaient mesurés des proportions d'environ 3% dans les sédiments de surface, alors que cette étude a mesurée moins de 2% dans les sites référence. Cependant, l'ajout de matière par les moules a mené, dans les 2 cas, à une augmentation de matière organique dans les sédiments, ce qui démontre l'efficacité de ce type d'expérimentation. Les résultats de cette étude suggèrent qu'une proportion de la matière organique dans les sédiments a été minéralisée dans les benthocosmes soumis à de faibles densités de moules (200 moules m⁻² et moins). Les plus grandes densités de moules ont entraîné une accumulation de matière

organique mesurable qui se rapprochait des valeurs retrouvées sous des cultures commerciales dans la même région. Le seuil d'accumulation de la matière organique entre 200 et 400 moules m⁻² pourrait être dû au dépassement de la capacité de support du sédiment pour la minéralisation de cette matière. La quantité d'eau (%) dans le sédiment a également montré une augmentation avec un seuil de changement entre 200 et 400 moules m⁻². La quantité d'eau dans les sédiments a déjà été utilisée par d'autres auteurs (Aller et Yingst, 1980 ; Aller *et al.*, 1983 ; Graca *et al.*, 2006 ; Hargrave *et al.*, 2008) pour caractériser les sédiments et combinée à d'autres paramètres pour définir des indices de qualité du milieu benthique.

La taille des particules sédimentaires a été utilisée dans cette étude pour caractériser le sédiment. Les échantillons contenaient encore la matière organique au moment des analyses afin de prendre en compte les particules fécales accumulées. Les résultats ont démontré des valeurs plus basses dans les benthocosmes contenant 400 moules m⁻² et plus, soit au même seuil que les autres paramètres de caractérisation du milieu. Le rapport carbone/azote (C/N) dans les sédiments a montré des résultats typiques d'une matière fraîche d'origine marine. Ce paramètre est généralement mesuré dans le but de caractériser la dégradation de la matière dans les sédiments. Lorsque l'azote est dégradé plus rapidement que le carbone le taux C/N a tendance à augmenter, ce qui était attendu dans l'étude présente (Dahlbäck and Gunnarsson, 1981; Christensen *et al.*, 2003; Giles *et al.*, 2006). Cependant, l'absence de résultats significatifs suggère soit que le carbone a été dégradé aussi rapidement que l'azote, soit que la matière n'était pas minéralisée en raison de la saturation du système. Les seuils observés pour plusieurs paramètres de caractérisation des sédiments montrent que le milieu physique a répondu à la biodéposition de façon non-linéaire plutôt que graduelle, comme il avait été mentionné dans les hypothèses de départ.

Réponse de la macrofaune

Des analyses univariées et multivariées ont permis de comprendre la réponse de la communauté macrobenthique à une augmentation du taux de biodéposition. Conformément

à l'hypothèse de départ, il a été démontré que la macrofaune réagissait de façon non linéaire à l'augmentation de ce type de perturbation. Les analyses univariées réalisées sur les indices écologiques ont toutes démontré une baisse marquée à partir de 200 moules m⁻². L'étude de Callier *et al.* (2009) avait également démontré une diminution avec l'augmentation du taux de biodéposition, mais sans seuil clair. Il est possible que la plus longue période de temps de 60 jours au lieu de 50 jours ait favorisé l'établissement des processus entre l'enrichissement organique et le benthos. Bien que la composition des communautés n'ait pas révélé un seuil, cette analyse a mis en évidence un état de transition clair aux densités 200 et 400 moules m⁻² qui présentaient des communautés semblables entre elles, mais différentes des autres densités. Ce résultat suggère un état de transition entre deux types de communautés (non perturbées et perturbées par de forts taux de biodéposition) probablement dû au niveau de perturbation.

Cet état de transition est aussi confirmé par le changement de statut environnemental établi par l'indice M-AMBI. Cet indice est dérivé de l'indice AMBI et a déjà été utilisé plusieurs fois dans la dernière décennie pour répondre à des questions d'échelle nationale et internationale (ex., Directive-cadre sur l'eau Européenne) (Directive, 2000 ; Muxika *et al.*, 2007, Borja *et al.*, 2009a; Borja *et al.*, 2011). Alors que l'indice AMBI n'a montré aucun changement dans l'état environnemental des communautés benthiques, la combinaison de celui-ci avec d'autres paramètres (abondance, richesse spécifique, diversité) pour former l'indice M-AMBI s'est avéré plus sensible. Ainsi, le statut environnemental du système en fonction des espèces présentes dans le sédiment est passé de *Élevé* à *Bon* pour tous les benthocosmes affectés par la présence de moules. Ce dernier outil a également été le plus sensible dans l'étude de Callier *et al.* (2009). Certaines espèces ont été définies comme représentatives de la communauté et peuvent être associées à des groupes écologiques selon leur sensibilité aux enrichissements organiques. Deux espèces clés, soit *Angulus agilis* (très sensible ; Borja *et al.*, 2000) et *Capitella* spp. (opportuniste de premier ordre ; Borja *et al.*, 2000) ont été dominantes en terme d'abondance à des niveaux de biodéposition différents, conformément à leur tolérance aux ajouts de matière organique. Cependant, les proportions des groupes écologiques ont démontré que les changements sont graduels avec

l'augmentation du taux de biodéposition. L'impact à l'échelle de la communauté semble tamponné par la présence d'espèces plus rares mais toute aussi importantes pour l'écosystème, alors qu'on observe un seuil à l'échelle de l'espèce.

Réponse des flux biogéochimiques

Cette étude a démontré que les flux de nutriments sont sensibles aux taux de biodéposition par des bivalves en culture. Bien que la consommation d'oxygène soit reconnue pour être un résultat direct de la dégradation de matière et qu'elle soit fréquemment utilisée comme indicateur des perturbations d'origine organique (Glud, 2008), aucune tendance n'a été notée quant à la réponse de ce paramètre. Ce résultat suggère soit qu'il n'y a pas eu de changements dans les conditions de dégradation de la matière organique, principale source de consommation d'oxygène, soit qu'il y a eu des problèmes de méthodologie puisque le temps d'incubation n'aurait pas été assez long pour que les changements puissent être détectés. Il a été déterminé que ce paramètre ne pouvait être utilisé dans cette étude comme indicateur de la réponse du système aux différents taux de biodéposition.

Les flux de nutriments mesurés à l'interface eau-sédiments répondent indirectement à l'augmentation du taux de biodéposition. Dans cette étude, les changements observés sont probablement dus plus aux changements physiques et à l'activité microbienne (non mesurée dans le cas présent) qu'à l'activité de la macrofaune. La macrofaune est reconnue pour avoir une forte influence sur les cycles des nutriments et de l'oxygène, mais les abondances retrouvées dans les benthocosmes étaient relativement faibles comparées à des études précédentes réalisées dans le même secteur (Callier *et al.*, 2008 ; 2009).

À l'échelle de l'écosystème

Cette étude a démontré que la plus grande variation dans la communauté benthique était significativement liée aux résultats observés pour la taille des sédiments. Considérant que les échantillons destinés à la mesure de la taille des sédiments comprenaient la matière organique, il apparaît que la communauté benthique est affectée par l'accumulation de

particules fécales. Les flux biogéochimiques, bien qu'ils aient été inclus dans l'analyse multivariée, n'apparaissent pas comme reliés aux changements dans la communauté benthique. Étant donné que les paramètres qui ressortent dans cette analyse ne représentent que 19,3% de la variation totale dans les communautés, il semblerait que d'autres variables qui n'ont pas été incluses dans le modèle ou pas mesurées lors de l'expérience pourraient expliquer une grande partie de la variation. Cependant, le modèle n'en est pas pour autant moins bon (Lear *et al.*, 2008) et il est important d'intégrer le plus de variables explicatives dans ce genre de modèle pour avoir une vision à l'échelle de l'écosystème.

Perspectives de recherche

Cette étude a permis de mieux comprendre des relations dose-réponse dans le cas d'une culture de bivalves en zone peu profonde. Les résultats ont clairement montré que le système pouvait accumuler une certaine dose de biodépôts jusqu'à un seuil de changement des conditions physiques et biogéochimiques, entraînant aussi des changements dans la structure des communautés macrobenthiques. L'étude des activités de bioturbation et de l'évolution du cycle de la matière organique en lien avec la communauté microbienne apparaissent comme les prochains sujets à approfondir dans le but de comprendre et modéliser les relations dose-réponse à l'échelle de l'écosystème entier. Les activités de bioturbation par la macrofaune benthique modifient les échanges à l'interface eau-sédiments ainsi que les voies de minéralisation de la matière organique (Aller et Aller, 1998). Dufour *et al.* (2005) ont démontré l'utilité de la scanographie (ou tomographie axiale) dans la visualisation et la quantification des structures biogéniques générées par la macrofaune endobenthique. Cette méthode a permis entre autre de démontrer que des tubes d'organismes comme ceux des polychètes de la famille des Maldanidae pouvaient avoir un impact sur les cycles biogéochimiques ainsi que sur les communautés microbiennes jusqu'à 15 cm de profondeur (Dufour *et al.*, 2008). Afin de raffiner notre compréhension des flux de matière et d'éléments biogéochimiques, il serait profitable d'identifier et de caractériser les communautés microbiennes. Ces dernières sont connues pour leur rôle important dans le cycle de la matière organique (Kujawinski, 2011). Il est possible que ce niveau du réseau

trophique permette de combler une partie de la variation inexpliquée par les analyses multivariées effectuées dans cette étude.

Une résolution temporelle plus longue pourrait être considérée dans les études ultérieures, afin d'établir fermement les processus de perturbation par une conchyliculture à long terme. Cranford *et al.* (2009) ont observé une différence dans les concentrations de sulfures (S) et d'oxygène dans les sédiments soumis à la biodéposition d'origine mytilicole entre 1997 et 2001. En 2001, les plus fortes concentrations de S et le développement de conditions anoxiques dans les sédiments de surfaces ont démontré un effet important de la variation temporelle. Une expérimentation comme celle présentée ici, menée à plus long terme, permettrait de mieux cerner les problématiques des fermes aquacoles qui s'installent généralement au même site pendant plusieurs dizaines d'années.

La présente étude a été réalisée sur des moules de taille commerciale seulement (classe d'âge 1+). Callier *et al.* (2006) ont démontré que des moules de classe d'âge 0+ produisent 32,4 mg poids sec j^{-1} ind.⁻¹ contrairement aux moules d'âge 1+ qui produisent 51,5 mg poids sec j^{-1} ind.⁻¹. Sachant que les quantités de biodépôts sont différentes pour les moules 0+ et 1+ (Richard *et al.*, 2006, 2007 ; Callier *et al.*, 2007), la classe d'âge des organismes utilisés lors d'expériences *in situ* devrait être ajoutée aux variables du plan expérimental.

Il est à noter qu'un projet a déjà permis d'améliorer certaines méthodes suite à cette étude dans le cadre du « Programme de recherche pour la réglementation de l'aquaculture » (Program for Aquaculture Regulatory Research ; PARR 2010/11) organisé par le Ministère des Pêches et Océans. Ce projet, dirigé par le Dr. McKindsey, a pour objectifs généraux d'obtenir de meilleures estimations de la production de biodépôts par les espèces de bivalves en culture ; d'étudier la réponse de la communauté benthique à une augmentation de l'enrichissement organique dû à la biodéposition des bivalves ; et de développer de meilleurs indices de la condition de la communauté benthique. Le projet PARR tend à combiner l'étude des réponses de l'écosystème par la modélisation et par des expériences *in situ* aux Îles de la Madeleine et à l'Île-du-Prince-Édouard. Une première partie du projet

PARR a été réalisée durant l'été 2010 afin d'améliorer les méthodes présentées dans cette étude, en plus d'ajouter des mesures comme l'estimation du potentiel rédox et les concentrations d'oxygène dans les sédiments.

Ce projet de maîtrise portait sur les impacts des taux de biodéposition comme représentation des différentes intensités de culture dans les fermes aquacoles. Cependant, la seule méthode prévue afin d'évaluer cette variable était d'utiliser les densités de moules comme proxy pour le taux de biodéposition. Les rassemblements de moules ont pu entraîner une certaine rétention des particules fécales entre les individus comme il a été observé dans les travaux de Richard (2006). La quantité de matière à atteindre les sédiments pourrait donc avoir été sous-estimée. Le développement d'une méthode de mesure des taux exacts de biodéposition sur le fond auraient permis d'estimer plus adéquatement le relation dose-réponse du système benthique. Le projet PARR a remédié à ce problème lors de l'expérimentation de 2010 en mesurant les biodépôts produits dans chaque benthocosme par des trappes à sédiments. Le projet PARR a également modifié les benthocosmes afin d'améliorer la circulation d'eau à l'interface eau-sédiments et diminuer les risques d'apparition des conditions d'hypoxie/anoxie.

Il est à noter que les résultats préliminaires observés dans le cadre du projet PARR confirment l'hypothèse selon laquelle l'écosystème benthique soumis à la biodéposition d'une culture de bivalves répond de façon non-linéaire (McKindsey, communication personnelle). Il serait pertinent d'intégrer les résultats obtenus par des études comme celle-ci et par le projet PARR dans le but de développer des modèles jumelant les flux biogéochimiques aux paramètres physiques et aux caractéristiques des communautés benthiques.

Le développement de méthodes de mesure de la capacité de support environnementale des cultures de bivalves est essentiel à une meilleure gestion des zones côtières. Des projets comme PARR et cette présente étude permettent d'avancer dans la compréhension des interactions cultures de bivalves-environnement selon une approche écosystémique. Ces résultats montrent également un nouveau point de vue sur les relations

dose-réponse entre les flux de matière et les systèmes benthiques de façon plus générale, comme il peut être observé dans de nombreuses régions côtières à travers le monde.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aller, R.C.; J.Y. Aller. 1998. « The effect of biogenic irrigation intensity and solute exchange on diagenetic reaction rates in marine sediments ». *Journal of Marine Research*. 56:905-936.
- Aller, R.C.; J.Y. Yingst. 1980. « Relationships between microbial distributions and the anaerobic decomposition of organic matter in surface sediments of Long Island Sound, USA ». *Marine Biology*. 56:29-42.
- Aller, R.C.; J.Y. Yingst ; W.J. Ullman. 1983. « Caprative biogeochemistry of water in intertidal *Oniphis* (polychaeta) and *Upogebia* (crustacean) burrows: temporal patterns and causes ». *Journal of Marine Research*. 41:571-604.
- Anderson, M.J. 2001. « A new method for non-parametric multivariate analysis of variance ». *Austral Ecology*. 26:32-45.
- Anderson, M.J.; R.N. Gorley; K.R. Clarke. 2008. « PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to software and Statistical Methods ». PRIMER-E: Plymouth. United Kingdom. 214 p.
- Black, K.D. 2001. « Environment Impacts of Aquaculture ». Sheffield Academic Press. Sheffield. 214 p.
- Blackburn, T.H. 1980. « Seasonal variations in the rate of organic-N mineralization in anoxic marine sediments ». Dans « Biogéochimie de la Matière Organique à l'Interface Eau-Sédiments Marin ». Édition du CNRS, Paris, p. 173-183.
- Borja, A.; J. Franco; V. Pérez. 2000. « A Marine Biotic Index to establish the ecological quality of soft-bottom benthos within European estuarine and coastal environments ». *Marine Pollution Bulletin*. 40:1100-1114.
- Borja, A.; I. Muxika; J.G. Rodriguez. 2009a. « Paradigmatic responses of marine benthic communities to different anthropogenic pressures, using M-AMBI, within the European Water Framework Directive ». *Marine Ecology*. 30:214-227.
- Borja, A.; J.G. Rodriguez; K. Black; A. Boday; C. Emblow; T.F. Fernandes; F. Forte; I. Karakassis; I. Muxika; T.D. Nickell; N. Papageorgiou; F. Pranovi; K. Sevastou;

- P. Tomassetti; D. Angel. 2009b. « Assessing the suitability of a range of benthic indices in the evaluation of environmental impact of fin and shellfish aquaculture located in sites across Europe ». *Aquaculture*. 293:231-240.
- Borja, A.; B.G. Tunberg. 2011. « Benthic health in stressed subtropical estuaries, eastern Florida, USA, using AMBI and M-AMBI ». *Ecological Indicators*. 11:295-303.
- Bourget, E.; D. Messier. 1982. « Macrobenthic density, biomass, and fauna of intertidal and subtidal sand in a Magdalen Islands lagoon, Gulf of St. Lawrence ». *Canadian Journal of Zoology*. 61:2509–2518.
- Brigolin, D.; A. Davydov; R. Pastres; I. Petrenko. 2008. « Optimization of shellfish production carrying capacity at a farm scale ». *Applied Mathematics and Computation*. 204:532–540.
- Brigolin, D.; R. Pastres; T.D. Nickell; C.J. Cromey; D.R. Aguilera; P. Regnier. 2009. «Modelling the impact of aquaculture on early diagenetic processes in sea loch sediments ». *Marine Ecology Progress Series*. 388:63-80.
- 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.
- Byron, C; D. Bengtson; B. Costa-Pierce; J. Calanni. 2011. « Integrating science into management: Ecological carrying capacity of bivalve shellfish aquaculture ». *Marine Policy*. 35:363–370.
- Callier, M.D.; A.M. Weise; C.W. McKindsey; G. Desrosiers. 2006. « Sedimentation rates in a suspended mussel farm (Great-Entry Lagoon, Canada): biodeposition production and dispersion ». *Marine Ecology Progress Series*. 322:129-141.
- Callier, M.D.; C.W. McKindsey; G.Desrosiers. 2007. « Multi-scale spatial variations in benthic sediment geochemistry and macrofaunal communities under a suspended mussel culture ». *Marine Ecology Progress Series*. 348:103-115.
- Callier. M.; C.W. McKindsey; G. Desrosiers. 2008. « Evaluation of indicators used to detect mussel farm influence on the benthos: two case studies in the Magdalen Islands, Eastern Canada ». *Aquaculture*. 278:77-88.
- Callier. M.; M. Richard; C.W. McKindsey; P. Archambault; G. Desrosiers. 2009. « Responses of benthic macrofauna and biogeochemical fluxes to various levels of mussel biodeposition: An *in situ* “benthocosm” experiment ». *Marine Pollution Bulletin*. 58:1544-1553.

- Cai, W.-J.; F.L. Sayles. 1996. « Oxygen penetration depths and fluxes in marine sediments ». *Marine Chemistry*. 52:123-131.
- Carlsson, M.S.; R.N. Glud; J.K. Petersen. 2010. « Degradation of mussel (*Mytilus edulis*) fecal pellets released from hanging long-lines upon sinking and after settling at the sediment ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 67:1376–1387.
- Chapelle, A.; A. Ménesguen; J.-M. Deslou-Paoli; P. Souchu; N. Mazouni; A. Vaquer; B. Millet. 2000. « Modelling nitrogen, primary production and oxygen in a Mediterranean lagoon. Impact of oyster farming and inputs from the watershed ». *Ecological Modelling*. 127:161-181.
- Christensen, B.; A. Vedel; E. Kristensen. 2000. « Carbon and nitrogen fluxes in sediment inhabited by suspension-feeding (*Nereis diversicolor*) and non-suspension-feeding (*N. virens*) polychaetes ». *Marine Ecology Progress Series*. 192:203-217.
- 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.
- Clarke, K.R.; R.M. Warwick. 1994. « Changes in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation ». Plymouth Marine Laboratory. Plymouth, United Kingdom. 141 p.
- Coasta-Pierce, B.A. 2002. « Ecological Aquaculture: The evolution of the blue revolution ». Blackwell Publishing. Oxford. England. 382 p.
- Cohen, R.A.; J.A. Pechenik. 1999. « Relationship between sediment organic content, metamorphosis, and postlarval performance in the deposit-feeding polychaete *Capitella* sp.I ». *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 240:1-18.
- Cranford, P.J.; B.T. Hargrave ; L.I. Doucette. 2009. « Benthic organic enrichment from suspended mussel (*Mytilus edulis*) culture in Prince Edward Island, Canada ». *Aquaculture*. 292:189-196.
- Cromey, C.J.; T.D. Nickell; K.D. Black. 2002 « DEPOMOD-modelling the deposition and the biological effects of waste solids from marine cage farms ». *Aquaculture*. 214:211–239.
- Dame, R.F. 1996. « Ecology of Marine Bivalves. An Ecosystem Approach ». CRC Press. Boca Raton. 254 p.

- Dahlbäck, B.; L.A.H. Gunnarsson. 1981. « Sedimentation and sulfate reduction under a mussel culture ». *Marine Biology*. 63:269-275.
- Directive - DIRECTIVE 2000/60/CE. 2000. Le Parlement Européen et Le Conseil de l'Union Européenne. 84 p.
- Downes, B.J. ; L.A. Barmuta ; P.G. Fairweather ; D.P. Faith ; M.J. Keough ; P.S. Lake ; B.D. Mapstone ; G.P. Quinn. 2002. « Monitoring Ecological Impacts Concepts and Practice in Flowing Waters ». Cambridge University Press. Cambridge. United Kingdom. 437 p.
- Dufour, S.C.; G. Desrosiers ; B. Long ; P. Lajeunesse ; M. Gagnoud ; J. Labrie ; P. Archambault; G. Stora. 2005. « A new method for three-dimensional visualization and quantification of biogenic structures in aquatic sediments using axial tomography ». *Limnology and Oceanography: Methods* 3. 372-380.
- Dufour, S.C.; C. White; G. Desrosiers; S.K. Juniper. 2008. « Structure and composition of the consolidated mud tube of *Maldane sarsi* (Polychaeta: Maldanidae) ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 78:360-368.
- FAO – Food and Agriculture Organization of the United Nations. 2010. « The State of the World Fisheries and Aquaculture 2010 ». Rome. 197 p. En ligne. < <http://www.fao.org/docrep/013/i1820e/i1820e00.htm> >.
- Fenchel, T.M.; B.B. Jorgensen. 1977. « Detritus food chains of aquatic ecosystems: The role of bacteria ». Dans: Alexander, M. (ed) « Advances in Microbial Ecology. 1 ». Plenum Press. New York. p. 1-58.
- Forrest, B.M.; N.B. Keeley; G.A. Hopkins; S.C. Webb; D.M. Clement. 2009. « Bivalve aquaculture in estuaries: Review and synthesis of oyster cultivation effects ». *Aquaculture*. 298:1-15.
- Froelich, P.N.; G.P. Klinkhammer; M.L. Bender; N.A. Luedtke; G.R. Heath; D. Cullen; P. Dauphin; D. Hammond; B. Hartman; V. Maynard. 1979. « Early oxidation of organic matter in pelagic sediments of the eastern equatorial Atlantic; suboxic diagenesis ». *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 43:1075-1090.
- Gibbs, M.T. 2007. « Sustainability performance indicators for suspended bivalve aquaculture activities ». *Ecological Indicators*. 7:97-107.
- Gibbs, M.T. 2009. « Implementation barriers to establishing a sustainable coastal aquaculture sector ». *Marine Policy*. 33:83-89.

- 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.
- Giles, H.; C.A. Pilditch. 2006. « Effects of mussel (*Perna canaliculus*) biodeposit decomposition on benthic respiration and nutrient fluxes ». *Marine Biology Research*. 150:261-271.
- Glud, R.N. 2008. « Oxygen dynamics of marine sediments ». *Marine Biology Research*. 4:243-289.
- Godbold, J.A.; M. Solan. 2009. « Relative importance of biodiversity and the abiotic environment in mediating an ecosystem process ». *Marine Ecology Progress Series*. 396:273-282.
- Graca, B.; Z. Witek; D. Burska; I. Bialkiwska; K. Lukauska-Matuszewka; J. Bolalek. 2006. « Pore water phosphate and ammonia below the permanent halocline in the south-eastern Baltic Sea and their benthic fluxes under anoxic conditions ». *Journal of Marine Systems*. 63:141-154.
- 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.
- Grassle, J.; J.F. Grassle. 1976. « Sibling species in the marine pollution indicator *Capitella* (polychaeta) ». *Science*. 192:567-569.
- Gray, J.S.; R. Shui-sun Wu; Y. Ying Or. 2002. « Effects of hypoxia and organic enrichment on the coastal marine environment ». *Marine Ecology Progress Series*. 238:249-279.
- Guyondet, T.; S. Roy; V.G. Koutitonsky; J. Grant; G. Tita. 2010. « Integrating multiple spatial scales in the carrying capacity assessment of a coastal ecosystem for bivalve aquaculture ». *Journal of Sea Research*. 64:341-359.
- Hargrave, B.T.; M. Holmer; C.P. Newcombe. 2008. « Towards a classification of organic enrichment in marine sediments based on biogeochemical indicators ». *Marine Pollution Bulletin*. 56:810-824.

- Hartstein, N.D.; A.A. Rowden. 2004. « Effects of biodeposits from mussel culture on macroinvertebrate assemblages at sites of different hydrodynamic regime ». *Marine Environmental Research*. 57:339–357.
- Holmes, R.M.; A. Aminot; R. Kerouel; 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.
- Inglis, G.J.; B.J. Hayden; A.H. Ross. 2000. « An overview of factors affecting the carrying capacity of coastal embayments for mussel culture ». Ministry for the Environment. National Institut of Water and Atmospheric Research Ltd. New-Zealand. 38p.
- Jenkins, M.C.; W.M. Kemp. 1984. « The coupling of nitrification and denitrification in two estuarine sediments ». *Limnology and Oceanography*. 29:609-619.
- Jiang, W.; M.T. Gibbs. 2005. « Predicting the carrying capacity of bivalve shellfish culture using a steady, linear food web model ». *Aquaculture*. 244:171-185.
- Kaspar, H.F.; P.A. Gillespie; I.C. Boyer; A.L. MacKenzie. 1985. « Effects of mussel aquaculture on the nitrogen cycle and benthic communities un Kenepuru Sound, Marlborough Sounds, New Zealand ». *Marine Biology*. 85:127-136.
- 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.
- Kristensen, E. 1985. « Oxygen and inorganic nitrogen exchange in *Nereis virens* (polychaete) bioturbated sediment-water system ». *Journal of Coastal Research*. 1:109-116.
- Krom, M.D.; R.A. Berner. 1980. « Adsorption of phosphate in anoxic marine sediments ». *Limnology and Oceanography*. 25:797-806.
- Kujawinski, E.D. 2009. « The impact of microbial metabolism on marine dissolved organic matter ». *Annual Review of Marine Science*. 3:567-599.
- Lawton, P.; K.L. Lavalli. 1995. « Postlarval, juvenile, adolescent, and adult ecology ». 47-88. Dans: Factor, J.R. (ed.) « Biology of the Lobster *Homarus americanus* ». Chapter 4. San Diego. California. Academic Press. 528 pp.

- Lear, A.; M.J. Anderson; J.P. Smith; K. Boxer; G.D. Lewis. 2008. « Spatial and temporal heterogeneity of the bacterial communities in stream epilithic biofilms ». *FEMS Microbiology Ecology*. 65:463-473.
- Magni, P.; D. Tagliapietra ; C. Lardicci ; L. Balthis ; A. Castelli ; S. Como ; G. Frangipane; G. Giordani ; J. Hyland ; F. Maltagliati ; G. Pessa ; A. Rismondo ; M. Tataranni ; P. Tomassetti ; P. Viaroli. 2009. «Animal-sediment relationships: Evaluating the ‘Pearson–Rosenberg paradigm’ in Mediterranean coastal lagoons ». *Marine Pollution Bulletin*. 58:478-486.
- 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 recherché de l’IMRS-Océanologie pour Pêches et Océans (FP707-8-5-5140). 312 p.
- 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*. 21:845-858.
- Mazouni, N. 2004. « Influence of suspended oyster cultures on nitrogen regeneration in a coastal lagoon (Thau Lagoon) ». *Marine Ecology Progress Series*. 276: 103–113.
- McArdle, B.H.; M.J. Anderson. 2001. « Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based redundancy analysis ». *Ecology*. 82:290-297.
- McCave, I.N. ; R.J. Bryant ; H.F. Cook ; C.A. Couchanowr. 1986. « Evaluation of a laser-diffraction-seize analyzer for use with natural sediments ». *Research Methods Papers*. 561-564.
- McKindsey, C.W.; H. Thetmeyer; T. Landry; W. Silvert. 2006. « Review of recent carrying capacity models for bivalve culture and recommendations for research and management ». *Aquaculture*. 261:451-462.
- McKindsey, C.W.; M. Lecuona; M. Huot; A.M. Weise. 2009. « Biodeposit production and benthic loading by farmed mussels and associated tunicate epifauna in Prince Edward Island ». *Aquaculture*. 295:44-51.
- McKindsey, C.W.; P. Archambault; M.D. Callier; F. Olivier. 2011. « Influence of suspended and off-bottom mussel culture on the sea bottom and benthic habitats: a review ». *Canadian Journal of Zoology*. 89:622-646.

- Michaud, E.; G. Desrosiers; F. Mermillod-Blondin; B. Sundby; G. Stora. 2006. « The functional group approach to bioturbation: II. The effects of the *Macoma balthica* community on fluxes of nutrients and dissolved organic carbon across the sediment–water interface ». *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 337 :178-198.
- Michaud, E.; R.C. Aller; G. Stora. 2010. « Sedimentary organic matter distributions, burrowing activity, and biogeochemical cycling: Natural patterns and experimental artifacts ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 90:21-34.
- Miron, G.; T. Landry ; P. Archambault ; B. Frenette. 2005. « Effects of mussel culture husbandry practices on various benthic characteristics ». *Aquaculture*. 250:138-154.
- Muxika, I.; A. Borja; J. Bald. 2007. « Using historical data, expert judgement and multivariate analysis in assessing reference conditions and benthic ecological status according to the European Water Framework Directive ». *Marine Pollution Bulletin*. 55:16-29.
- Murawski, S.A. 2007. « Ten myths concerning ecosystem approaches to marine resource management ». *Marine Policy*. 31:681-690.
- NRC - National Research Council. 2010. « Ecosystem Concepts for Sustainable Bivalve Mariculture ». Washington, D.C. *National Academies Press*. 190p.
- 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.
- Newfoundland Labrador Fisheries and Aquaculture. 2004. « Seafood Industry Year in Review 2010 ». Planning Services Division. 37. www.fishaq.gov.nl.ca
- Nobre, A.M. ; J.G. Ferreira ; J.P. Nunes ; X. Yan ; S. Bricker ; R. Corner ; S. Groom ; H. Gu ; A.J.S. Hawkins ; R. Hutson ; D. Lan ; J.D. Lencart e Silva ; P. Pascoe ; T. Telfer ; X. Zhang ; M. Zhu. 2010. « Assessment of coastal management options by means of multilayered ecosystem models ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 87:43–62

- Pastor, J.; M.A. Stillwell; D. Tilman. 1987. « Nitrogen mineralization and nitrification in four Minnesota old fields ». *Ecologia*. 71:481-485.
- Pearson, T.H.; R. Rosenberg. 1978. « Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment ». *Oceanography Marine Biology Annual Review*. 16: 229–311.
- Pillay, T.V.R. 1992 « Aquaculture and the Environment ». Fishing news books. Oxford. 189 p.
- Purvaja, R.; R. Ramesh; A.K. Ray; T. Rixen. 2008. « Nitrogen cycling: A review of processes, transformations and fluxes in coastal ecosystems ». *Current Science*. 94:1419-1438.
- Quinn, G.P.; M.J. Keough. 2002. « Experimental design and data analysis for biologists ». Cambridge University Press. Cambridge. United Kingdom. 537 p.
- 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; C.W. McKindsey; G. Desrosiers. 2007. « 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) ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 64:1491-1505.
- Rosenberg, R. 2001. « Marine benthic faunal successional stages and related sedimentary activity ». *Scientia Marina*. 65:107-119.
- Rullkötter, J. 2006. « Organic matter: The driving force for early diagenesis ». Dans: Shulz, H.D.; M. Zabel. (éd.) « Marine Geochemistry ». Springer, Germany, p. 125-168.
- Schulz, H.D. 2006. « Quantification of early diagenesis: dissolved constituents in pore water and signals in the solid phase ». Dans: Shulz, H.D.; M. Zabel. (eds.) « Marine Geochemistry ». Springer, Germany, p. 73-124.
- Soetaert, K.; J.J. Middelburg; P.M.J. Herman; K. Buis. 2000. « On the coupling between benthic and pelagic biogeochemical models ». *Earth-Science Review*. 51:173-201.

- 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.
- Statistiques Canada. 2005. « Le point sur l'aquaculture : Un profil de l'industrie au Canada ». *Regards sur l'industrie agro-alimentaire et la communauté agricole*. N° 21-004-XIF au catalogue. 6 p. En ligne. < www.statcan.gc.ca >.
- Statistiques Canada. 2010. « Statistiques d'aquaculture ». *Division de l'agriculture, section du bétail*. N° 23-222-X au catalogue. 40 p. En ligne. < www.statcan.gc.ca >.
- 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.
- Sunby, B.; C. Gobeil; N. Silverberg; A. Mucci. 1992. « The phosphorus cycle in coastal marine sediments ». *Limnology and Oceanography*. 37:1129-1145.
- Thouzeau, G.; J. Grall; J. Clavier; L. Chauvaud; F. Jean; A. Leynaert; S. Longphuir; E. Amice; D. Amouroux. 2007. « Spatial and temporal variability of benthic biogeochemical fluxes associated with macrophytic and macrofaunal distributions in the Thau lagoon (France) ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 72:432-446.
- Tréguer, P.; P. Le Corre. 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. Seigny; 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.
- Tsutsumi, H. 1990. « Population persistence of *Capitella* sp. (Polychaeta; Capitellidae) on a mud flat subject to environmental disturbance by organic enrichment ». *Marine Ecology Progress Series*. 63:147-156.
- UN – United Nations, Department of Economic and Social Affairs. 2011. « World Population Prospects: The 2010 Revision ». *United Nations Press Release*. 7 p. En ligne. < <http://esa.un.org/unpd/wpp/index.htm> >.

Weise, A.M.; C.J. Cromey; M.D. Callier; P. Archambault; J. Chamberlain, C.W. McKindsey. 2009. «Shellfish-DEPOMOD: Modelling the biodeposition from suspended shellfish aquaculture and assessing benthic effects». *Aquaculture*. 288:239-253.

WORMS – World Register of Marine Species. 2010. En ligne
< <http://www.marinespecies.org/> >

ANNEXES

Annexe 1 : Species-specific contribution to total dissimilarity (%) of benthic community among mussel densities (0, 200, 400, 600, 800, 1000, 1200, 1400) and reference sites (Ref.).

0	Average = 67.16% <i>A. canaliculata</i> 24.23 <i>Angulus agilis</i> 19.85 <i>B. reticulatum</i> 9.77			
200	Average = 75.25% <i>A. canaliculata</i> 20.84 <i>B. reticulatum</i> 16.62 <i>Angulus agilis</i> 13.50	Average = 67.93% <i>Angulus agilis</i> 21.08 <i>B. reticulatum</i> 19.38 <i>Astyris lunata</i> 13.39		
400	Average = 82.67% <i>A. canaliculata</i> 28.16 <i>Angulus agilis</i> 17.31 <i>Polydora cornuta</i> 9.98	Average = 79.03% <i>Angulus agilis</i> 26.67 <i>B. reticulatum</i> 15.87 <i>Polydora cornuta</i> 12.81	Average = 82.04% <i>B. reticulatum</i> 28.86 <i>Astyris lunata</i> 21.02 <i>Angulus agilis</i> 17.36	
600	Average = 90.65% <i>A. canaliculata</i> 23.28 <i>Angulus agilis</i> 12.84 <i>Astyris lunata</i> 10.16	Average = 85.96% <i>Angulus agilis</i> 21.17 <i>B. reticulatum</i> 15.41 <i>Polydora cornuta</i> 10.89	Average = 66.01% <i>B. reticulatum</i> 31.83 <i>Angulus agilis</i> 18.20 <i>Capitella</i> spp. 14.45	Average = 87.60% <i>Capitella</i> spp. 23.07 <i>Astyris lunata</i> 22.90 <i>B. reticulatum</i> 18.17
800	Average = 88.00% <i>A. canaliculata</i> 26.69 <i>Angulus agilis</i> 15.35 <i>Polydora cornuta</i> 10.01	Average = 84.11% <i>Angulus agilis</i> 24.76 <i>B. reticulatum</i> 14.92 <i>Polydora cornuta</i> 14.01	Average = 80.21% <i>B. reticulatum</i> 29.26 <i>Astyris lunata</i> 19.35 <i>Angulus agilis</i> 17.16	Average = 84.86% <i>B. reticulatum</i> 22.58 <i>Angulus agilis</i> 13.38 <i>Capitella</i> spp. 11.20
1000	Average = 87.48% <i>A. canaliculata</i> 25.17 <i>Angulus agilis</i> 14.14 <i>B. reticulatum</i> 13.23	Average = 84.28% <i>Angulus agilis</i> 23.02 <i>B. reticulatum</i> 19.20 <i>Polydora cornuta</i> 11.44	Average = 75.44% <i>B. reticulatum</i> 32.07 <i>Astyris lunata</i> 16.90 <i>Angulus agilis</i> 16.90	Average = 86.24% <i>B. reticulatum</i> 25.35 <i>Capitella</i> spp. 14.31 <i>Angulus agilis</i> 10.93
1200	Average = 84.41% <i>A. canaliculata</i> 23.62 <i>Angulus agilis</i> 13.54 <i>B. reticulatum</i> 10.21	Average = 79.08% <i>Angulus agilis</i> 22.12 <i>B. reticulatum</i> 14.21 <i>Capitella</i> spp. 10.38	Average = 69.55% <i>B. reticulatum</i> 25.91 <i>Angulus agilis</i> 16.61 <i>Capitella</i> spp. 16.60	Average = 84.94% <i>B. reticulatum</i> 21.41 <i>Capitella</i> spp. 19.34 <i>Astyris lunata</i> 9.17
1400	Average = 83.72% <i>A. canaliculata</i> 24.83 <i>Angulus agilis</i> 13.76 <i>Capitella</i> spp. 8.98	Average = 79.01% <i>Angulus agilis</i> 22.47 <i>B. reticulatum</i> 12.60 <i>Polydora cornuta</i> 11.39	Average = 64.62% <i>B. reticulatum</i> 27.34 <i>Angulus agilis</i> 18.40 <i>Capitella</i> spp. 15.37	Average = 80.55% <i>B. reticulatum</i> 23.09 <i>Capitella</i> spp. 19.25 <i>Astyris lunata</i> 15.55
	Ref.	0	200	400

Annexe 1 (suite): Species-specific contribution to total dissimilarity (%) of benthic community among mussel densities (0, 200, 400, 600, 800, 1000, 1200, 1400) and reference sites (Ref.).

800	Average = 76.94%							
	<i>Astyris lunata</i>	25.26						
	<i>B. reticulatum</i>	21.79						
	<i>Capitella</i> spp.	21.25						
1000	Average = 70.15%		Average = 78.00%					
	<i>B. reticulatum</i>	26.88	<i>B. reticulatum</i>	28.51				
	<i>Astyris lunata</i>	23.43	<i>Capitella</i> spp.	13.55				
	<i>Capitella</i> spp.	17.15	<i>Astyris lunata</i>	11.09				
1200	Average = 71.43%		Average = 77.86%		Average = 74.05%			
	<i>B. reticulatum</i>	24.10	<i>B. reticulatum</i>	23.74	<i>B. reticulatum</i>	29.23		
	<i>Capitella</i> spp.	20.36	<i>Capitella</i> spp.	20.12	<i>Capitella</i> spp.	19.43		
	<i>Astyris lunata</i>	18.28	<i>Astyris lunata</i>	9.95	<i>Astyris lunata</i>	8.83		
1400	Average = 66.30%		Average = 72.62%		Average = 73.87%		Average = 67.56%	
	<i>B. reticulatum</i>	28.87	<i>B. reticulatum</i>	25.34	<i>B. reticulatum</i>	33.82	<i>B. reticulatum</i>	23.40
	<i>Astyris lunata</i>	20.51	<i>Capitella</i> spp.	20.80	<i>Capitella</i> spp.	18.15	<i>Capitella</i> spp.	22.84
	<i>Capitella</i> spp.	18.70	<i>Astyris lunata</i>	15.76	<i>Astyris lunata</i>	11.51	<i>Astyris lunata</i>	10.44
	600		800		1000		1200	

Annexe 2 : Taxons identifiés lors de l'expérience menée dans la lagune de Hâvre aux Maisons, Îles de la Madeleine, Québec, en 2009 et leur abondance totale. Tous les taxons ont été validés par le *World Register of Marine Species*, WoRMS.

Phylum	Classe	Ordre	Famille	Genre	Espèces	Taxon	Abondance totale		
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Polynoidae	<i>Harmothoe</i>	<i>imbricata</i>	<i>H. imbricata</i>	2		
			Hesionidae	<i>Microphthalmus</i>	<i>aberrans</i>	<i>M. aberrans</i>	4		
				sp.		<i>Microphthalmus sp.</i>	6		
			Nephtyidae	<i>Nephtys</i>	<i>caeca</i>	<i>N. caeca</i>	9		
			Nereididae	<i>Hediste</i>	<i>virens</i>	<i>H. virens</i>	25		
			Pholoides	<i>Pholoe</i>	<i>minuta</i>	<i>P. minuta</i>	1		
			Spionida	Phyllodocidae	<i>Phyllodoce</i>	<i>mucosa</i>	<i>P. (Anaitides) mucosa</i>	1	
				Spionidae	<i>Polydora</i>	<i>cornuta</i>	<i>P. cornuta</i>	61	
					<i>Spio</i>	<i>filicornis</i>	<i>S. filicornis</i>	1	
						<i>goniocephala</i>	<i>S. goniocephala</i>	2	
					sp.		<i>Spio sp.</i>	1	
				Eunicida	Dorvilleidae	<i>Schistomeringos</i>	<i>caeca</i>	<i>S. caeca</i>	15
				Terebellida	Ampharetidae	<i>Ampharete</i>	<i>finmarchica</i>	<i>A. finmarchica</i>	2
			Pectinariidae		<i>Pectinaria</i>	<i>gouldii</i>	<i>P. gouldii</i>	9	
						<i>granulata</i>	<i>P. granulata</i>	1	
					<i>Pherusa</i>	<i>plumosa</i>	<i>P. plumosa</i>	2	
		Cirratulidae	<i>Tharyx</i>		sp.	<i>Tharyx sp.</i>	9		
		Paraonidae	<i>Aricidea</i>		<i>jeffreysii</i>	<i>A. jeffreysii</i>	6		
		Capitellidae	<i>Capitella</i>		spp.	<i>Capitella spp.</i>	80		
			<i>Heteromastus</i>	<i>filiformis</i>	<i>H. filiformis</i>	12			
			<i>Leitoscoloplos</i>	<i>fragilis</i>	<i>L. fragilis</i>	6			
Orbiniidae									
Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Ampithoidae	<i>Ampithoe</i>	<i>longimana</i>	<i>A. longimana</i>	1		
			Corophiidae	<i>Corophium</i>	sp.	<i>Corophium sp.</i>	1		
			Decapoda	Crangonidae	<i>Crangon</i>	<i>septemspinosa</i>	<i>C. septemspinosa</i>	4	
		Cumacea	Diastylidae	<i>Diastylis</i>	<i>sculpta</i>	<i>D. sculpta</i>	2		
		Isopoda	Idoteidae	<i>Idotea</i>	<i>balthica</i>	<i>I. balthica</i>	5		
		Maxillopoda	Harpacticoida				<i>Harpacticoida</i>	2	

Annexe 2 (suite): Taxons identifiés lors de l'expérience menée dans la lagune de Hâvre aux Maisons, Îles de la Madeleine, Québec, en 2009 et leur abondance totale. Tous les taxons ont été validés par le *World Register of Marine Species*, WoRMS.

Phylum	Classe	Ordre	Famille	Genre	Espèces	Taxon	Abondance totale
Mollusca	Bivalvia	Euheterodonta incertae sedis	Pharidae	<i>Ensis</i>	<i>directus</i>	<i>E. directus</i>	5
			Myidae	<i>Mya</i>	<i>arenaria</i>	<i>M. arenaria</i>	3
			Macluridae	<i>Spisula</i>	sp.	<i>Spisula sp.</i>	11
			Tellinidae	<i>Angulus</i>	<i>agilis</i>	<i>A. agilis</i>	126
	Gastropoda	Mytiloidea	Mytilidae	<i>Musculus</i>	sp.	<i>Musculus sp.</i>	2
				<i>Astyris</i>	<i>lunata</i>	<i>A. lunata</i>	84
		Hypsogastropoda	Columbellidae	<i>Nassarius</i>	<i>trivittatus</i>	<i>I. trivittatus</i>	188
				<i>Littorinimorpha</i>	Rissoidae	<i>Onoba</i>	<i>aculeus</i>
		Cephalaspidea	Cylichnidae	<i>Acteocina</i>	<i>canaliculata</i>	<i>A. canaliculata</i>	88
Némertes						<i>Nemertea</i>	2
Nématodes						<i>Nematoda</i>	11
Oligochètes						<i>Oligochaeta</i>	5

