



Université du Québec
à Rimouski

Étude bioénergétique comparative de bivalves d'élevage et sauvages dans la baie de Malpèque, à l'Île-du-Prince-Edouard

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en océanographie

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

PAR

VALENTIN MONTAGNAC

Avril 2019

Composition du jury :

Céline Audet, présidente du jury, UQAR-ISMER

**Luc Comeau, directeur de recherche, MPO Région du Golfe et professeur associé à
l'UQAR-ISMER**

Réjean Tremblay, codirecteur de recherche, UQAR-ISMER

Thomas Guyondet, codirecteur de recherche, MPO Région du Golfe

Rémi Sonier, examinateur externe, MPO Région du Golfe

Dépôt initial le 1 mars 2019

Dépôt final le 26 avril 2019

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier mes directeurs de maîtrise Réjean Tremblay, Luc Comeau et Thomas Guyondet. Merci de m'avoir donné l'opportunité de réaliser un projet de recherche. Merci pour votre supervision et vos conseils. Merci au personnel du MPO Région du Golf et de l'Île-du-Prince-Edouard à leur aide pour les échantillonnages. Merci à Nathalie Gauthier et Nathalie Morin de leur aide pour ces longues heures passées à la station aquicole. Merci aux étudiants du laboratoire pour votre soutien et vos conseils. Merci à Jean-Bruno Nadalini pour ses conseils et savoir où est Réjean ! Je tiens également à remercier tout le personnel de l'ISMER pour l'attention qu'ils nous portent.

Merci à tous les étudiants de l'ISMER pour votre soutien et votre aide, mais surtout de votre compagnie qui fût d'un grand réconfort et extrêmement plaisante pendant toute cette période. Merci à mes amis ! Merci à Maude !

Ce travail s'inclut dans le projet PRRA-2010-G-06 dirigé par le Ministère Pêches et Océans Canada.

RÉSUMÉ

La culture de bivalves au Canada a augmenté de 25% entre 2000 et 2016. La moule bleue *Mytilus edulis* représente 97% de la production et l'Île-du-Prince-Édouard (IPE) réalise environ 80% de cette production. La majorité des sites d'élevage de l'IPE, qui sont principalement des baies et des estuaires, ont atteint ou presque leur capacité sur le plan de l'espace physique exploitable. La baie de Malpèque est une zone ciblée pour y augmenter la mytiliculture afin de répondre à la demande du marché. Un projet du Ministère Pêches et Océans Canada vise à créer un modèle numérique pour déterminer la disponibilité des ressources alimentaires en fonction de l'abondance des populations de bivalves afin d'évaluer la capacité de support des zones conchylicoles. Cette modélisation prendra en compte les différentes espèces de bivalves élevées dans la baie, *Mytilus edulis* et *Crassostrea virginica* ainsi que les espèces sauvages, *Mytilus edulis*, *Crassostrea virginica*, *Mya arenaria* et *Mercenaria mercenaria*. La présente étude comparera les différences physiologiques de ces 6 groupes de bivalves. Trois paramètres physiologiques ont été mesurés soit le taux de filtration, la consommation d'oxygène et l'assimilation afin de déterminer le budget énergétique appelé potentiel de croissance. Ces mesures ont été effectuées sur des individus de 18 à 83 mm dans des chambres métaboliques à 20 et 8°C, soient les températures moyennes de l'eau à l'été et à l'automne. Nos résultats démontrent que *M. edulis* est le bivalve le mieux adapté à ces variations de température en maintenant des taux physiologiques élevés aux deux températures. Pour *C. virginica* et *M. arenaria*, nous observons des taux physiologiques élevés en condition estivale, mais une baisse importante à 8°C. Pour *M. mercenaria* les mesures physiologiques étaient faibles aux deux températures mesurées reflétant un potentiel de croissance constamment faible. Ces résultats qualifient la capacité physiologique adaptative de chaque espèce et pourquoi certaines espèces comme *C. virginica* et *M. mercenaria* sont à leur limite de distribution nordique. Finalement, nous observons peu de différences entre les bivalves d'origines d'élevage ou sauvage. Ces résultats sont discutés dans le contexte d'une estimation l'impact de chaque groupe de bivalves sur le milieu et particulièrement sur la disponibilité des aliments.

Mots clés : bivalves, écophysiologie, capacité de support, baie de Malpèque.

ABSTRACT

Bivalve culture in Canada increased by 25% from 2000 to 2016. The blue mussel *Mytilus edulis* represents 97% of the production and Prince Edward Island (PEI) is the main production site with 80% of the mussel production. In PEI, mussels are cultivated in bays and estuaries and there is limited space for further aquaculture expansion. Malpeque Bay, which currently has a moratorium on the leasing of new aquaculture sites, is nonetheless a targeted area for the development of mussel culture in a context of increasing market demand. For these reasons there is merit in developing a numerical model determining the abundance of bivalve populations in relation to their food availability in order to assess the carrying capacity of shellfish growing areas. This modelling will take into account the different bivalve species present in the bay, as the cultivated *Mytilus edulis* and *Crassostrea virginica* and the wild species, *Mytilus edulis*, *Crassostrea virginica*, *Mya arenaria* and *Mercenaria mercenaria*. As a first step toward the modelling goal, this study will compare the physiological differences of the 6 bivalve groups. We measured three physiological parameters: clearance rate, oxygen consumption and assimilation to determine the energy budget or scope for growth. These measurements were carried out on individuals from 18 to 83 mm contained in metabolic chambers at 20 and 8°C, the average water temperature in summer and autumn. Our results show that *M. edulis* is best adapted to these temperature variations as it maintains high physiological levels at both temperatures. For *C. virginica* and *M. arenaria*, we observed high physiological rates under summer conditions, followed by a significant decrease at 8°C. For *M. mercenaria* rates were low at both temperatures indicating a persistently low growth potential. These results demonstrate the adaptive physiological capacity of each species and provide insight into the underlying reasons some species such as *C. virginica* and *M. mercenaria* are at their northern distribution limit in the Gulf of St. Lawrence. Finally, we observe few differences between cultivated and wild bivalves. These results are discussed within the context of estimating the impact of each bivalve group on the environment and particularly on food availability.

Keywords: bivalves, ecophysiology, carrying capacity, Malpeque Bay

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	vii
RÉSUMÉ.....	ix
ABSTRACT.....	xi
TABLE DES MATIÈRES.....	xiii
LISTE DES TABLEAUX.....	xv
LISTE DES FIGURES.....	xvii
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
L’AQUACULTURE AU CANADA.....	1
LA MYTILICULTURE.....	3
CAS D’ETUDE : L’ÎLE-DU-PRINCE-ÉDOUARD.....	5
L’IMPACT DE L’ALIMENTATION DES BIVALVES.....	7
VERS UNE NOUVELLE LEGISLATION.....	8
ESTIMATION DE LA CROISSANCE.....	10
OBJECTIFS ET HYPOTHESES.....	12
CHAPITRE 1 ÉTUDE BIOÉNERGÉTIQUES COMPARATIVES DE BIVALVES D’ÉLEVAGES ET SAUVAGES DANS LA BAIE DE MALPÈQUE, ÎLE-DU- PRINCE-EDOUARD.....	15
1.1. RESUME EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE.....	15
1.2. PHYSIOLOGICAL DIFFERENCES BETWEEN WILD AND CULTURED BIVALVES IN PRINCE EDWARD ISLAND, CANADA.....	18
1.3. INTRODUCTION.....	18
1.4. MATERIAL AND METHODS.....	20
1.4.1. Bivalves sampling and maintenance.....	20
1.4.2. Standardized clearance rate.....	22
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	37

AMELIORATION DU PROTOCOLE EXPERIMENTAL.....	38
PERSPECTIVES.....	38
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	41

LISTE DES TABLEAUX

Table 1 : Two-way Anova testing the potential shell length difference between each bivalve group and season.....	27
Table 2 : Allometric exponents used to standardize physiological measures for each species. $P_s = (M_s / M_e)^b * P_e$	27

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Les différents types d'aquaculture (Source : Canada 2014)	1
Figure 2 : Production de l'aquaculture de mollusques au Canada de 2006 à 2016 (Source : modifié de Statistique Canada 2015)	2
Figure 3 : Aquaculture dans l'Est canadien (Source : GIS. n.d.).....	3
Figure 4 : Élevage de moule sur filière (Source : Bompais 1991).....	5
Figure 5 : Principaux sites d'élevage de l'IPE (Source : modifié de Comeau et al. 2008)	6
Figure 6 : Sites d'élevage actuels et potentiels dans la baie de Malpeque	6
Figure 7 : Estimation de l'abondance des bivalves présents dans la baie de Malpeque (Sources : communication personnelle, Thomas Guyondet, MPO).	
Figure 8 : Allocation énergétique d'une moule (Source : Hawkins et al. 1985)	11
Figure 9 : A) Prince Edward Island and location of Malpeque Bay. B) Sampling of cultivated oysters <i>Crassostrea virginica</i> at site 1 (N46.61131 W63.87932), cultivated mussels <i>Mytilus edulis</i> at site 2 (N46.31232 W63.45451), quahogs <i>Mercenaria mercenaria</i> and softshell clams <i>Mya arenaria</i> at site 3 (N46.44303 W63.71028), wild mussels <i>M. edulis</i> at site 4 (N46.47392 W63.94366), and wild oysters <i>C. virginica</i> at site 5 (N46.47901 W63.95007).....	21
Figure 10 : Mollusc fishing locations in the Malpeque Bay area, based on interviews conducted with local fishermen in 1996 and 1997 (Source: DFO unpublished data. The Southern Gulf of St. Lawrence Coastal Fishery Resources Mapping Project).....	22
Figure 11 : Physiological measures of different bivalves groups. Clearance rates between A) summer and B) autumn, oxygen consumption levels in C) summer and D) autumn and assimilation rates according to E) summer and F) autumn. Mean \pm standard error (SE) and n between 7 and 20 per group	30
Figure 12 : Scope For Growth (SFG) between A) summer and B) autumn for each bivalves group. Mean \pm standard error (SE) and n between 6 and 19 per group	30

INTRODUCTION GÉNÉRALE

L'AQUACULTURE AU CANADA

L'aquaculture fournit plus de la moitié des produits aquatiques dans le monde et représente 17% des apports en protéines animales à la population mondiale (FAO 2014). Au Canada cette industrie rapporte plus de 1 milliard de dollars (Statistique Canada 2015). Les espèces élevées dépendent des conditions environnementales (température, salinité, type de substrat) des sites d'élevage et les techniques de culture utilisées se sont développées spécifiquement pour chacune d'elles (bassin artificiel, milieu naturel, cage, filière, etc.) (Figure 1).

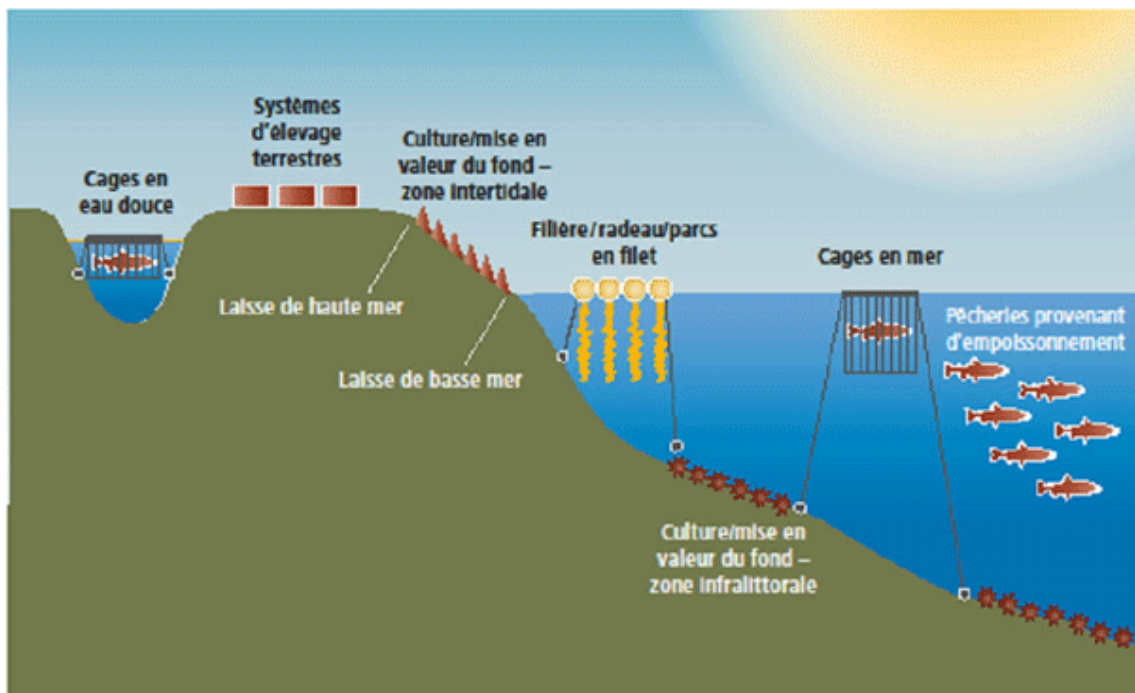


Figure 1 : Les différents types d'aquaculture (Source : Canada 2014)

Le secteur est dominé par la production de poissons avec 160 054 tonnes en 2016, essentiellement du saumon élevé en Colombie-Britannique et au Nouveau-Brunswick. La production de mollusques est moins importante avec 40 511 tonnes réalisées majoritairement à l'Île-du-Prince-Édouard, Terre-Neuve et au Nouveau-Brunswick (Statistique Canada 2015).

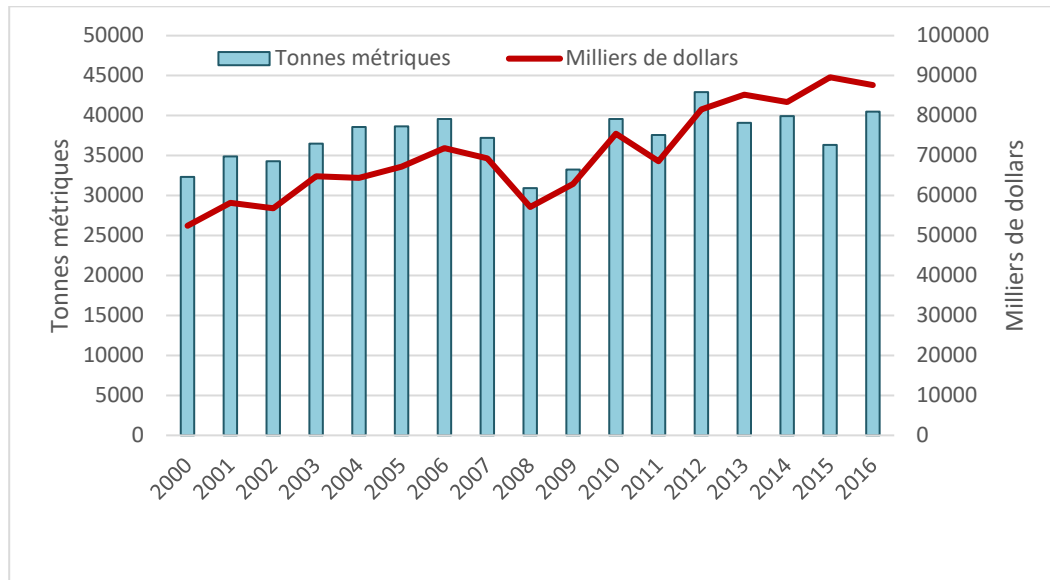


Figure 2 : Production de l'aquaculture de mollusques au Canada de 2006 à 2016 (Source : modifiée de Statistique Canada 2015; Statistique Canada 2016)

Entre 2000 et 2016, la quantité de mollusques élevés a augmenté de 25% (Figure 2; Statistiques Canada 2015). Les principales espèces cultivées sont des bivalves, soient les huîtres (*Crassostrea gigas* dans l'Ouest et *Crassostrea virginica* dans l'Est), les moules (*Mytilus edulis* et *M. trossulus* côte Est et Ouest, *M. galloprovincialis* uniquement en Colombie-Britannique), plusieurs espèces de palourdes (*Mercenaria mercenaria*, *Venerupis philippinarum*, *Mya arenaria*, *Panopea generosa*, *Protothaca staminea*, *Nuttallia obscurata*) et plusieurs espèces de pétoncles (*Placopecten magellanicus*, *Argopecten irradians*, et *Pecten yessoensis*), dont l'hybride *Patinopecten caurinus x yessoensis*.

LA MYTILICULTURE

Au Canada, la côte Est produit 74% des bivalves, dont 97% de la production de moule bleue (*M. edulis*) (Statistique Canada 2015). L'aquaculture des bivalves, communément appelée conchyliculture, est un pôle important de l'aquaculture canadienne (Figure 3).

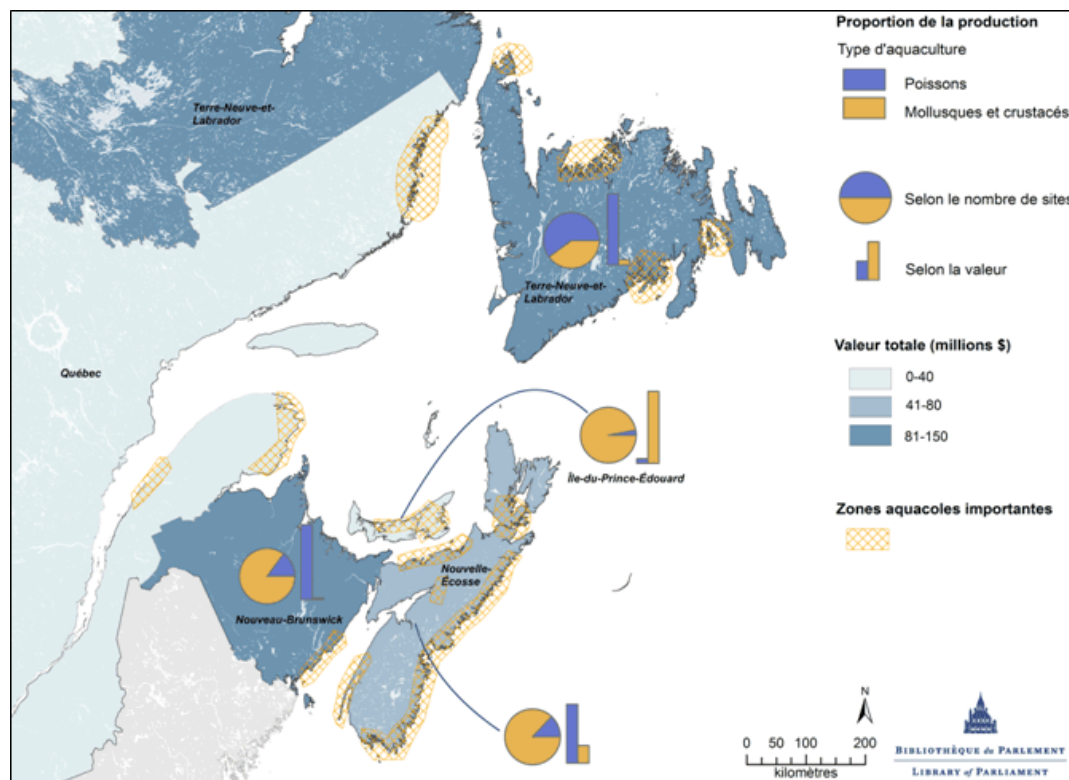


Figure 3 : Aquaculture dans l'Est canadien (Source : GIS. n.d.)

En tonnage, la moule bleue est le mollusque le plus produit et la seconde espèce la plus élevée au Canada. La mytiliculture a débuté dans les années 1970 dans l'Est canadien (Mallet et Myrand 1995). La première technique utilisée fut l'élevage sur radeaux, une technique inspirée des élevages en Espagne, mais les dommages causés par la présence du couvert de glace hivernal et le travail difficile qu'elle représentait n'a pas permis le développement économique du secteur. C'est la culture du pétoncle au Japon qui inspirera la technique d'élevage sur filière testé à Terre-Neuve et appliqué à l'ensemble du Canada. Cette technique

toujours utilisée, ne nécessitant pas d'installations coûteuses, permet une croissance plus importante. Les filières sont des cordes en polypropylène de 12 à 18 mm de diamètre et de 100 à 200 m de long pour un boudinage dit traditionnel (Figure 4) (Seguin-Heine et al. 2014; Tamigneaux et Leblanc 2007). Ces filières sont maintenues en surface par des flotteurs et fixées aux extrémités par des corps-morts (Figure 4). Dans certaines zones (par exemple l'Île-du-Prince-Édouard, IPE) les filières sont sous la surface à 1 m de profondeur pour éviter d'être endommagées par la couverture de glace durant l'hiver. De plus, en faisant toucher les boudins sur le fond les mytiliculteurs permettent aux crabes de monter sur ceux-ci et de les nettoyer en mangeant les épibiontes. Le recrutement du naissain naturel de moule se fait de mai à septembre, des cordes de collectes, appelées collecteurs sont suspendues sous les filières avec un intervalle de 30 à 50 cm. Lorsque le naissain de moules atteint une longueur de coquille de 15 à 22 mm, les collecteurs sont retirés et le naissain est placé dans des gaines de polyéthylène de 1.8 m suspendu sous la filière. Selon les sites, les moules atteindront une taille commerciale (longueur de coquille > 55 mm) à l'automne de leur deuxième année (à environ 18 mois en boudins), bien que la plupart auront une taille exploitable au printemps ou à l'été suivant (approximativement 24 mois en boudins; Comeau et al. 2017; Mallet et Myrand 1995). La densité des élevages de moules est généralement comprise entre 1.10 et 2.07 kg par m² de zone d'élevage, mais d'après Comeau et al. (2008) seulement 58% de la superficie est utilisée, la densité réelle serait de 0.64 à 1.2 kg par m² de concession.

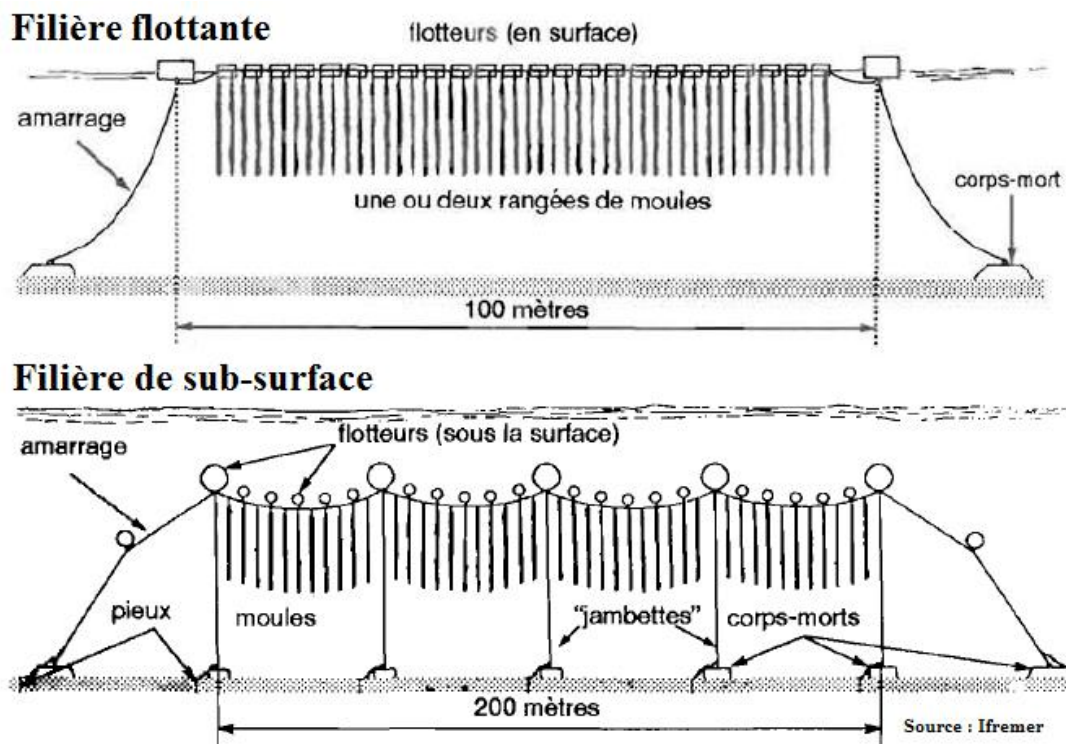


Figure 4 : Élevage de moule sur filière (Source : Bompais 1991)

CAS D'ETUDE : L'ÎLE-DU-PRINCE-ÉDOUARD

L'IPE est la plus importante province productrice de moules et a produit 19 732 t de moules en 2016 soit 80% de la production nationale (Statistique Canada 2015). Les sites d'élevage se retrouvent dans les baies et les estuaires (Comeau et al. 2008; Cranford et al. 2008; Grant et al. 2007; Guyondet et al. 2015b; Figure 5). En 1999 un moratoire fut adopté pour limiter la superficie allouée à cette activité à l'IPE, mais au vu de la croissance du marché une dérogation a été demandée en 2007 pour revoir cette limitation à la hausse (Filgueira et al. 2014). Il a été identifié que la baie de Malpèque à l'IPE était un plan d'eau propice à l'intensification de la mytiliculture avec seulement 7% de la superficie utilisée à des fins aquacoles. Le plan de développement proposé projette d'augmenter la production de

moules en concédant 590 ha supplémentaires au 796 ha déjà exploités, afin d'accroître la superficie de la conchyliculture à 10% de la baie (Figure 6).

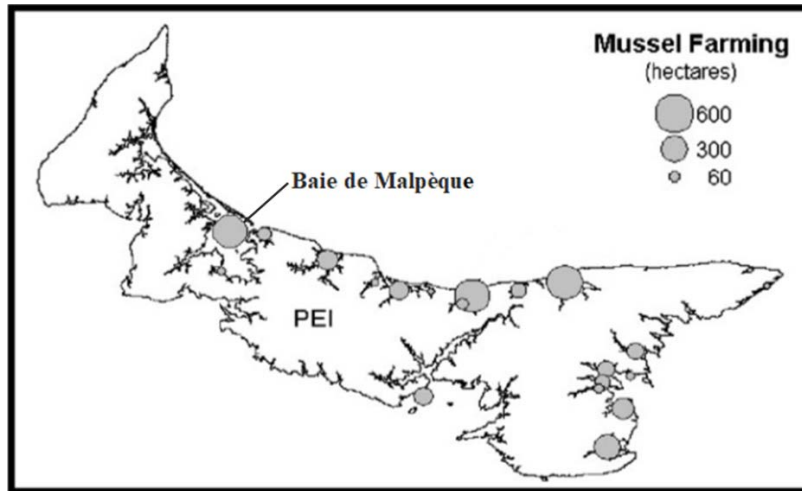


Figure 5 : Principaux sites d'élevage de l'IPE (Source : modifié de Comeau et al. 2008)

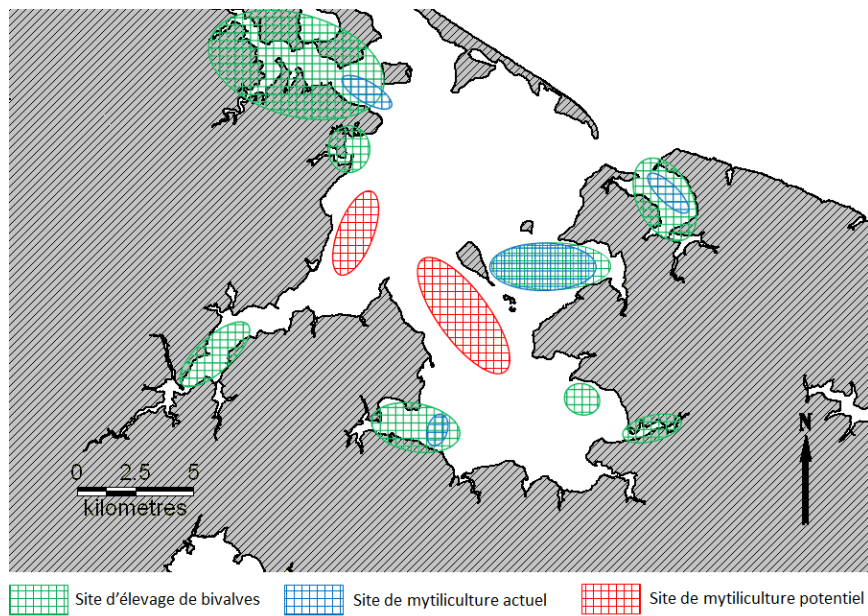


Figure 6 : Sites d'élevage actuels et potentiels dans la baie de Malpèque

L'IMPACT DE L'ALIMENTATION DES BIVALVES

Avant d'augmenter la mytiliculture dans la baie de Malpèque, il faut s'assurer de la disponibilité naturelle des ressources alimentaires. La capacité de filtration des moules est très importante, et son influence sur l'environnement l'est tout autant (Callier et al. 2009; Filgueira et al. 2015a; 2015c). Les moules filtrent les particules en suspension dans la colonne d'eau et une population dense peut diminuer la quantité à un rythme plus rapide que le taux de renouvellement de la colonne d'eau lié à la production primaire (Guyondet et al. 2015a). Ainsi, la compétition intraspécifique pour la nourriture en suspension peut avoir un impact négatif sur la croissance des bivalves, plus particulièrement à l'intérieur des fermes conchylicoles où les densités sont élevées (Grant 1996). Plusieurs autres bivalves filtreurs, tels que la mye commune (*Mya arenaria*) ou l'huître américaine (*Crassostrea virginica*) peuvent aussi réduire l'abondance phytoplanctonique, particulièrement lorsqu'élèves en forte densité (Guyondet et al. 2013; Smaal et al. 2013). Selon l'intensité de la conchyliculture, le taux d'appauvrissement de la colonne d'eau en phytoplancton peut être de négligeable à proche de 80% (Cranford et al. 2014; Duarte et al. 2008; Petersen et al. 2008). Le terme de « déplétion » peut être utilisé dans la littérature pour évoquer ce manque de particules alimentaires disponibles dans la colonne d'eau pour supporter les besoins nutritionnels des organismes filtreurs. Ce phénomène n'est pas toujours induit par la culture de bivalves et peut également se produire à l'état naturel lorsque les densités de filtreurs sont très importantes (Dame et al. 1991; Dolmer 2000; Frechette et Bourget 1985). La filtration peut aussi modifier la structure des communautés phytoplanctoniques. Par exemple dans un système où la lumière est limitée, la filtration peut diminuer la turbidité de l'eau et améliorer le développement de certaines espèces planctoniques (Cranford 2019; Prins et al. 1995). L'alimentation des bivalves peut également doubler la production primaire en modifiant la communauté phytoplanctonique par préférence alimentaire et en modifiant les flux des sels nutritifs (Doering et al. 1989; Doering et Oviatt 1986). Comme chaque espèce de bivalves a une efficacité de rétention variable selon la taille des particules, elles peuvent donc modifier différemment les patrons de taille de particules planctoniques des bassins conchylicoles

(Sonier et al. 2016; Strohmeier et al. 2015; 2007). Les effets de ce processus sur le fonctionnement des écosystèmes côtiers sont encore très peu documentés. Les bivalves ont plusieurs mécanismes physiologiques adaptés à la filtration et à l'ingestion des particules. Deux grands groupes les distinguent : 1) les espèces utilisant des muqueuses (filet ou ficelle), normalement externes ou internes à la cavité du manteau, 2) celles utilisant des structures ciliées (proboscices, cténidies) afin de capturer, transporter et finalement faire une sélection des particules à ingérer (Ward et Shumway 2004). La rétention de particules par les bivalves augmente normalement avec la taille de la nourriture et l'efficacité de celle-ci dépend de la structure des cténidies variables d'une espèce à l'autre (Riisgård 1988).

VERS UNE NOUVELLE LEGISLATION

Le Ministère Pêches et Océans (MPO) a lancé en 2008 un programme d'aquaculture durable. Le PRRA (Programme de Recherche sur la Réglementation de l'Aquaculture) est un des volets de ce vaste programme et a pour objectif de comprendre les interactions environnementales et biologiques de l'aquaculture. Le projet PRRA-2010-G-06 dirigé par Thomas Guyondet, visait à créer un modèle numérique afin de déterminer la densité maximale de population de bivalves élevés selon la disponibilité alimentaire, l'intérêt étant d'évaluer la capacité de charge des zones conchylicoles. Ce modèle numérique de capacité de support d'abord créé pour la région de Saint Peters Bay (Guyondet et al. 2015b) a été amélioré et adapté à la baie de Malpègue pour valider son application. Selon ce modèle, l'effet d'accroître la biomasse mytilicole jusqu'à couvrir 10% de la baie, affecterait suffisamment les concentrations de phytoplancton pour diminuer la croissance des moules de $8\% \pm 2\%$ (Filgueira et al. 2015b, c). Toutefois ce modèle intégrant les interactions entre l'activité aquacole, la physiologie du bivalve et les conditions environnementales (Filgueira et al., 2011; Filgueira et al. 2015b) ne tiens pas compte des populations sauvages de bivalves. Pourtant ces individus consomment les mêmes particules alimentaires que les bivalves

d'élevage et leurs densités peuvent être plus importantes que celles des populations d'élevages (Comeau 2013).

De plus, la croissance plus rapide en élevage par le maintien des moules en suspension dans la colonne d'eau (Mallet et Carver 1991) pourrait modifier les relations allométriques avec les paramètres physiologiques. Chez la plupart des animaux, la taille influence directement toutes les composantes du métabolisme énergétique aérobie et une augmentation de la masse entraîne généralement une diminution des taux physiologiques liés au métabolisme énergétique (Peters 1983). Ainsi, il est possible que les moules sauvages aient des capacités physiologiques différentes des moules d'élevage ce qui nécessiterait de modifier les paramètres des modèles de capacité de support. La moule bleue *M. edulis* n'est pas le seul bivalve présent dans la baie (Figure 7). On retrouve également l'huître américaine *C. virginica* en tant qu'espèce élevée et sauvage. Certaines autres espèces sauvages sont également présentes, dont la mye commune (*M. arenaria*) et la palourde américaine (*Mercenaria mercenaria*).

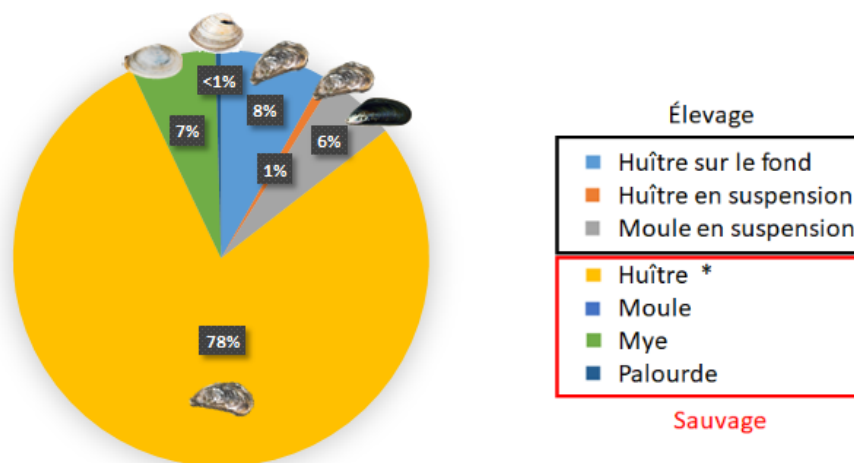


Figure 7 : Estimation de l'abondance des bivalves présents dans la baie de Malpeque (Sources : communication personnelle, Thomas Guyondet, MPO).

*Note : avec une densité d'huître sauvage de 538 ind/m², cette valeur correspond à une forte abondance très localisée. Cette valeur a été étendue à la totalité de l'aire de distribution des huîtres sauvages, car il n'existe pas de données précises sur l'abondance des bivalves dans la baie. Une forte surestimation de l'abondance d'huîtres sauvages est à considérer.

Les moules ont des optimums de filtration différents des huitres (Pernet et al. 2007) et plusieurs études précisent qu'il n'y a pas de facteur allométrique commun pour mesurer les taux physiologiques chez les bivalves (Bayne et Newell 1983; MacDonald et al. 2006; Riisgård 1998; Vladimirova et al. 2003). Ainsi, afin d'estimer l'importance de chaque espèce sur un modèle de capacité de support, la détermination des relations allométriques pour chacune de celles-ci ainsi que le comparatif entre individus sauvage et d'élevage sont donc essentiels. Ces données permettraient une estimation plus fiable des taux de filtration des bivalves et de leur impact sur l'environnement.

ESTIMATION DE LA CROISSANCE

Les bivalves sont fortement étudiés, car ils représentent une valeur économique importante en aquaculture et qu'ils sont considérés comme des espèces ingénieurs par leurs rôles sur l'environnement, la création de structure tridimensionnelle, la création d'habitats et par la filtration de l'eau (Officer et al. 1982). Les prédictions de la croissance sont devenues un besoin pour favoriser le développement économique de la conchyliculture (Filgueira et al. 2011). La croissance est mesurée avec l'évolution de la taille de la coquille et la masse de la chair. Elle représente la réponse physiologique et biochimique de l'individu aux conditions environnementales (Riisgård et Randlov 1981). La croissance dépend de l'équilibre entre l'énergie gagnée et celle perdue par les activités métaboliques. L'allocation de l'énergie chez un bivalve est distribuée différemment selon les fonctions. Par exemple d'après Hawkins et al. (1985) pour une moule nourrie à 7.3% de sa masse, l'énergie est distribuée de cette façon : 51% au métabolisme de base, 3% à la pompe ciliaire, 17% à la digestion et l'absorption et 29% à la croissance (coquille et tissus). L'anabolisme (l'ensemble des réactions de synthèse) représente 58% et le catabolisme (l'ensemble des réactions de dégradation) 42% du métabolisme total (Figure 8). En plus d'être lié à la nourriture disponible, le taux de croissance est influencé également par les conditions environnementales comme la salinité (Almada-Villela 1984), la température (Almada-Villela et al. 1982; Seed 1976) les

composants physiques (en exemple, les vagues), la qualité de la nourriture (si il a beaucoup de matière inorganique en suspension, l'effort mis sur le tri des particules est plus important) etc.

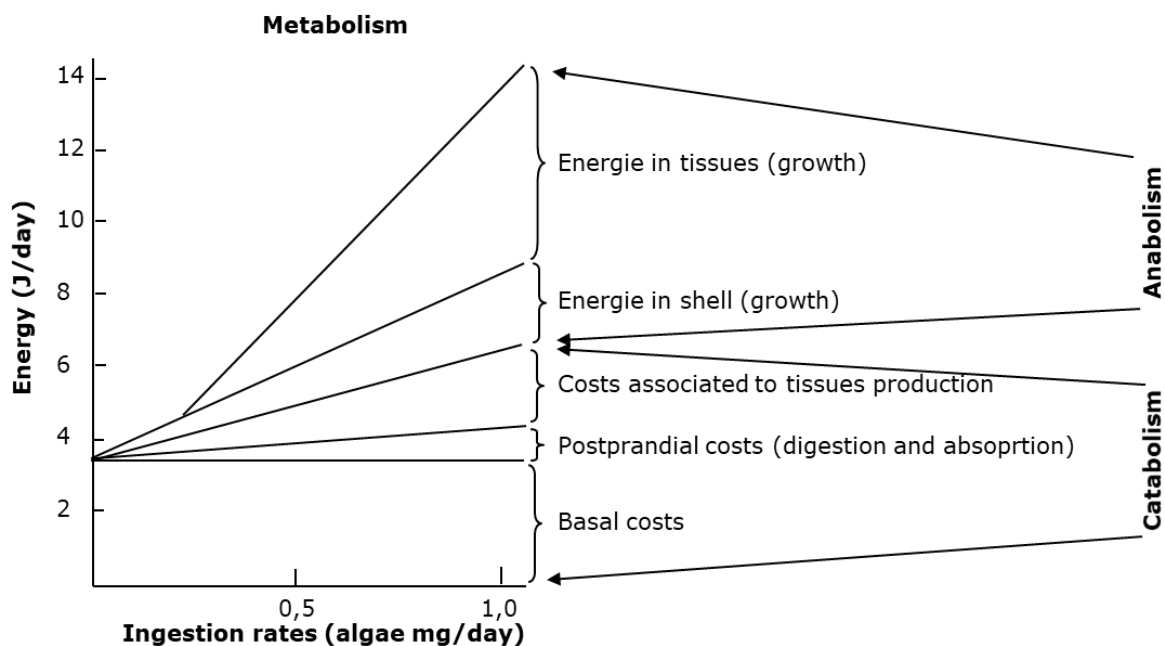


Figure 8 : Allocation énergétique d'une moule (Source : Hawkins et al. 1985)

Une des méthodes les plus utilisées pour estimer la croissance des bivalves est le potentiel de croissance (ou Scope For Growth, SFG; Winberg 1960). Le SFG tel que décrit dans Filgueira et al. (2011) est basé sur la mesure de l'équilibre énergétique d'un organisme de masse "standard" (soit 1 g), en appliquant des courbes allométriques pour extrapoler les mesures à d'autres tailles d'animaux. L'équilibre énergétique est la différence entre l'énergie apportée par l'alimentation et l'énergie perdue dans la respiration et l'excrétion. Si cet équilibre est positif, l'organisme a de l'énergie disponible pour la croissance et la reproduction ce qui se traduit par une augmentation de la masse des tissus. En revanche, un résultat négatif entraînera une diminution de masse résultant de l'utilisation des réserves.

Pour valider les prédictions du SFG, les résultats (taux de filtration, respiration, croissance) sont comparés avec des observations en milieu naturel et avec le modèle de budget

énergétique dynamique (Dynamic Energy Budget, DEB), qui est le modèle de croissance utilisé pour la baie de Malpègue dans Filgueira et al. (2015b ; 2015c). Ce modèle peut être comparé au SFG (Filgueira et al. 2011). Dans Filgueira et al. (2011) les prédictions de modèle SFG et de DEB ne sont statiquement pas différentes et devraient pouvoir représenter les conditions réelles. Le modèle de DEB utilisé par Filgueira et al. (2015b ; 2015c) est actuellement le plus abouti pour estimer la capacité de support ou de charge de la baie de Malpègue. Les résultats obtenus dans le cadre de ce projet de maîtrise permettront d'obtenir les données physiologiques de base afin de raffiner ce modèle et obtenir des valeurs plus réalistes offrant une capacité de gestion du développement conchylicole la plus juste possible.

OBJECTIFS ET HYPOTHESES

Le projet global de Pêches et Océans Canada dirigé par Comeau et Guyondet vise donc à mieux définir le modèle de capacité de support de la baie de Malpègue, en intégrant les biomasses et la structure des populations sauvages des différentes espèces de bivalves, ainsi que les taux physiologiques basés sur des relations allométriques réelles des différentes mesures physiologiques influençant leur capacité d'alimentation.

Ainsi, ce projet de maîtrise a pour but d'établir les relations allométriques des paramètres bioénergétiques des différentes espèces de bivalves sauvages et d'élevage de la baie de Malpègue en fonction des saisons. Nous testerons l'hypothèse générale selon laquelle l'espèce, le mode de vie des bivalves (sauvage ou en élevage en suspension) et les saisons modulant principalement la température et le développement gamétique influencent les relations allométriques des différentes composantes physiologiques (filtration, assimilation, métabolisme standard et/ou maximal) et des indicateurs de performance (potentiel de croissance et capacité aérobie). Plus spécifiquement nous vérifierons si la croissance plus rapide des espèces en élevage accroît la relation allométrique permettant aux bivalves de masse similaire d'avoir une capacité physiologique accrue. Nous pourrions également

identifier si les espèces utilisées en conchyliculture ont un impact plus important sur la ressource trophique que les espèces non cultivées. Si ces hypothèses s'avèrent justes, les résultats seront utilisés par l'équipe du Dr Guyondet (MPO, Région du Golfe) et combinés aux valeurs de biomasse et de structure de population des espèces sauvages afin d'établir l'impact de chaque groupe de bivalves sur la capacité de support de la baie.

CHAPITRE 1
ÉTUDE BIOÉNERGÉTIQUES COMPARATIVE DE BIVALVES
D'ÉLEVAGES ET SAUVAGES DANS LA BAIE DE MALPEQUE, ÎLE-DU-
PRINCE-ÉDOUARD

1.1. RESUME EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE

Au Canada la culture de bivalves a augmenté de 25% entre 2000 et 2016 et la côte Est réalise 74% de la production de moule bleue *Mytilus edulis*. C'est en tonnage le premier mollusque élevé et l'Île-du-Prince-Édouard (IPE) réalise environ 80% de cette production. Dans cette région, la majorité des sites d'élevages ont atteint ou presque leur capacité de support et un moratoire limite la superficie allouée à l'aquaculture. Mais au vu de la demande croissante du marché, une dérogation a été demandée en 2007 pour revoir cette limitation à la hausse. La baie de Malpèque a été identifiée comme une zone propice à l'intensification de la mytiliculture, car l'aquaculture occupe seulement 7% de sa superficie. Le plan de développement concéderait 590 ha en plus des 796 ha déjà existants, afin d'accroître la superficie de la conchyliculture à 10%. La capacité de filtration des bivalves peut influencer l'environnement en réduisant et en modifiant la communauté phytoplanctonique. Ainsi la compétition intra et interspécifique entre les bivalves d'élevages, *M. edulis*, et *Crassostrea virginica*, et sauvages, *M. edulis*, *C. virginica*, *Mya arenaria* et *Mercenaria mercenaria*, pour la nourriture en suspension peut avoir un impact négatif sur leur croissance. Le projet PRRA-2010-G-06 dirigé par le Ministère Pêches et Océans Canada vise à déterminer l'abondance des populations de bivalves en lien avec la disponibilité de leur ressource alimentaire dans le but de mesurer la capacité de support des sites conchylicoles. Dans cette étude nous avons

mesuré le taux de filtration, la consommation d'oxygène et l'assimilation de la nourriture afin de déterminer le budget énergétique de ces 6 groupes de bivalves. Nous avons testé 226 individus de 18 à 83 mm dans des chambres métaboliques, à 20 et 8°C qui sont les températures moyennes de l'eau de mer en été et en automne. D'après nos résultats, *M. edulis* est l'espèce la plus adaptée aux variations de température en maintenant des taux physiologiques élevés. Pour *C. virginica* et *M. arenaria* les mesures physiologiques sont élevées à 20°C, mais faibles à 8°C. Pour *M. mercenaria* les taux physiologiques sont faibles aux deux températures, ce qui signifie un faible potentiel de croissance. Nos résultats permettent d'observer les capacités physiologiques adaptatives de ces bivalves et démontrent pourquoi certaines espèces comme *C. virginica* et *M. mercenaria* ont atteint leur limite de distribution nordique. Nous observons peu de différence entre les bivalves d'élevages et sauvages. Les résultats sont discutés dans un contexte d'estimation de l'impact de chaque groupe de bivalve sur leur environnement et particulièrement sur la disponibilité de la nourriture.

L'article intitulé « *Physiological differences between wild and cultured bivalves in Prince Edward Island, Canada* » sera prochainement soumis au journal *Aquaculture*. Je suis le premier auteur de cet article et mes directeurs Réjean Tremblay (Pr.), Luc Comeau (Ph.D.) et Thomas Guyondet (Ph.D.) seront coauteurs.

En tant que premier auteur, ma contribution à ce travail fut la préparation du matériel, la participation à la deuxième période d'échantillonnage, au maintien en vie des bivalves, la réalisation des expériences, le traitement des résultats et la rédaction de l'article. Réjean Tremblay et Luc Comeau ont contribué à la réalisation du protocole expérimental et à la structuration du projet avec Thomas Guyondet. Le calcul des paramètres physiologiques a été réalisé à partir de la matrice Excel de Réjean Tremblay. Ce travail s'intègre dans un projet plus vaste dirigé par Thomas Guyondet (PRRA-2010-G-06), qui a supervisé les échantillonnages et produit la Figure 10 de l'article. Les trois coauteurs ont participé aux corrections de ce travail.

Durant ma maîtrise j'ai eu l'opportunité de participer à plusieurs congrès scientifiques pour y présenter mon projet.

Présentations orales :

Valentin Montagnac, Réjean Tremblay, Luc Comeau, Thomas Guyondet, *Différences physiologiques entre des bivalves sauvages et d'élevages dans la baie de Malpeque, à l'Île-du-Prince-Edouard (Canada)*, Ressources Aquatiques Québec, 27-28 Novembre 2017, Québec (Canada)

Valentin Montagnac, Réjean Tremblay, Luc Comeau, Thomas Guyondet, *Bioenergetics study of farmed and wild bivalves in context of aquaculture management, Prince Edward Island (Canada)*, Physiomar-17, 18-21 September 2017, Cambridge (United Kingdom)

Présentations sous forme d'affiche :

Valentin Montagnac, Réjean Tremblay, Luc Comeau, Thomas Guyondet, *Bioenergetics study of cultivated and wild bivalves in context of aquaculture management (Prince Edward Island, Canada)*, Aquaculture Association of Canada, 27-30 Mai 2018, Québec (Canada)

1.2. PHYSIOLOGICAL DIFFERENCES BETWEEN WILD AND CULTURED BIVALVES IN PRINCE EDWARD ISLAND, CANADA

Valentin Montagnac^a, Thomas Guyondet^b, Luc Comeau^b, Réjean Tremblay^a

^a Institut des Sciences de la Mer, Université du Québec à Rimouski, 310 allée des Ursulines, C.P. 3300, Rimouski, QC, G5M 1L7, Canada

^b Fisheries and Oceans Canada, Gulf Fisheries Centre, Science Branch, P.O. Box 5030, Moncton, NB, E1C 9B6, Canada

1.3. INTRODUCTION

The development of bivalve culture has been principally established in protected near-shore areas such as bays and estuaries (Perez Camacho et al. 1991; Drapeau et al. 2006; Myrand et al. 2009). The production capacity of a cultured area is dependent upon several abiotic and biotic factors and particularly the renewal rate of food particles (Cranford et al. 2003). The ability of bivalves to clear large volumes of water of organic particles may lead to an overall reduction in food availability in bays used for intensive aquaculture (Guyondet et al. 2015a). Thus, the determination of the grazing biomass is important in bivalve aquaculture, and more recent management practices have implemented numerical models to estimate the carrying capacity of cultivated areas (Filgueira et al. 2015a; 2015b). Carrying capacity modelling is one of the most useful concepts to assess the development of shellfish culture and has been the subject of several investigations. Since the precursor work of Incze et al. (1981), several aspects have been integrated in carrying capacity models, such as considerations for physical aspects (hydrodynamics), species (physiology), husbandry practices (biomass), the environment and economic issues (Byron and Costa-Pierce 2013; Filgueira et al. 2015a; Gibbs 2007; Guyondet et al. 2015b; 2015a; 2010; McKindsey 2013; McKindsey et al. 2006).

Along the northwestern Atlantic coastline, mussel aquaculture production is largely concentrated in Prince Edward Island (PEI), where some of the most important cultivated sites are near the productive carrying capacity (Comeau et al. 2008; Cranford et al. 2008; Grant et al. 2007; Guyondet et al. 2015a). The province of PEI produces approximately 80% of the blue mussels in Canada (Canada 2015). A moratorium adopted in 1999 limits the development of new aquaculture activity in PEI. However, Malpeque Bay is presently a targeted area for increasing mussel farming coverage to meet the current market demands. Malpeque Bay is a large (19,640 ha) and shallow embayment open to the Gulf of St. Lawrence through multiple connections and composed of several basins with a river system discharging into different points (Fig. 9; DFO 2015). A carrying capacity model has been developed (Filgueira et al. 2015b) to validate a potential expansion scenario where 590 ha of mussel farming area would be added to the system. The model, which was based upon the best scientific assessments available at the time, predicted a decrease of 8.0% and 17.7% in mussel growth rate and chlorophyll-*a* levels, respectively. However, the sensitivity tests identified key processes that warrant further attention, such as the role of wild bivalves. Integrating these grazers into the model may substantially improve the predictive accuracy and strengthen the advice to stakeholders.

In Malpeque Bay, there are several native species of bivalves with different lifestyles. Some are burrowing species (soft-shell clams *Mya arenaria* and quahogs *Mercenaria mercenaria*) while others are non-burrowing (blue mussels *Mytilus edulis* and American oysters *Crassostrea virginica*). Their contribution to carrying capacity estimates for aquaculture is unknown. The main cultivated species, mussels and oysters, are mainly maintained in suspension in the water column. For *C. virginica* a recent study in PEI using stable isotopes and fatty acid biomarkers to identify trophic sources of oysters diets indicated that pelagic phytoplankton represented the main food source of both suspended (cultivated) and bottom (wild) stocks (Sonier et al. 2018). Surprisingly, bottom oysters did not show significant preference for detrital or bacterial organic matter. However, Comeau (2013) reported that gill area per unit of dry tissue is lower for suspended cultured oysters, suggesting differences in clearance rate allometry between wild and cultivated oysters. In this study, we expand the

comparison between suspended and wild oysters and mussels by assessing several physiological parameters under summer and autumnal thermal conditions, and also by including other bivalve species present in Malpeque Bay. Our end objective was to measure bivalve category energetic budget and the potential contribution of each bivalve category on the food resources.

1.4. MATERIAL AND METHODS

1.4.1. Bivalves sampling and maintenance

The study included four wild species naturally-inhabiting the seabed of Malpeque Bay: the Eastern oyster *Crassostrea virginica*, blue mussel *Mytilus edulis*, quahog *Mercenaria mercenaria* and softshell clam *Mya arenaria*. In addition, mussels and oysters from suspended culture farms were also sampled, thereby increasing to 6 the number of experimental bivalve categories. All bivalves were collected in Malpeque Bay on May 23, 2016 and August 8, 2016 when sea water temperatures were 11 and 21°C, respectively (Figure 9). Wild individuals were randomly collected within healthy populations (Figure 10). Cultivated individuals were sampled from several oyster culture cages and mussel polyethylene sleeves. About 100 individuals of variable sizes from each group were collected and transported on ice according to DFO regulations (transfer permit Q1&T16-05) to the UQAR-ISMER wet laboratory in Pointe-au-Père, Qc, Canada. Bivalves were all maintained in 12 thermo-regulated aquariums of 30 L each. Each aquarium had its own biofiltration process, aeration, and temperature control unit (6-Pack Arctic model, Aquabiotech, Coaticook, Qc, Canada). Temperature was monitored continuously and each group was maintained in 2 replicate aquariums. Endobenthic species were placed individually in buried halfway half in 250 ml filtered and autoclaved sand. The water temperature in each aquarium was gradually adjusted (1°C d^{-1}) (Widdows 1985) in order to reach the desired experimental temperature, respectively 20°C for the first summer experiment and 8°C for the second

autumn experiment. These temperatures represent sea water conditions observed in bays from this area in these seasons (Waite et al. 2005). Bivalves were fed twice per day with a mixed suspension of live microalgae *Tisochrysis lutea* (CCMP 1324), *Chaetoceros neogracilis* (CCMP 1317), *Pavlova lutheri* (CCMP 459) and *Nannochloropsis oculata* (CCMP 525) at a rate of 60 000 cells ind⁻¹ d⁻¹. Microalgae strains were obtained from the Center for Culture of Marine Phytoplankton (CCMP) Bigelow Laboratory for Ocean Sciences (West Boothbay Harbor, ME, USA). The salinity was maintained at 27 ± 2, the value observed during each field sampling. Following the temperature adjustment of the aquariums, a four-week laboratory acclimation period was applied prior to physiological measurements.

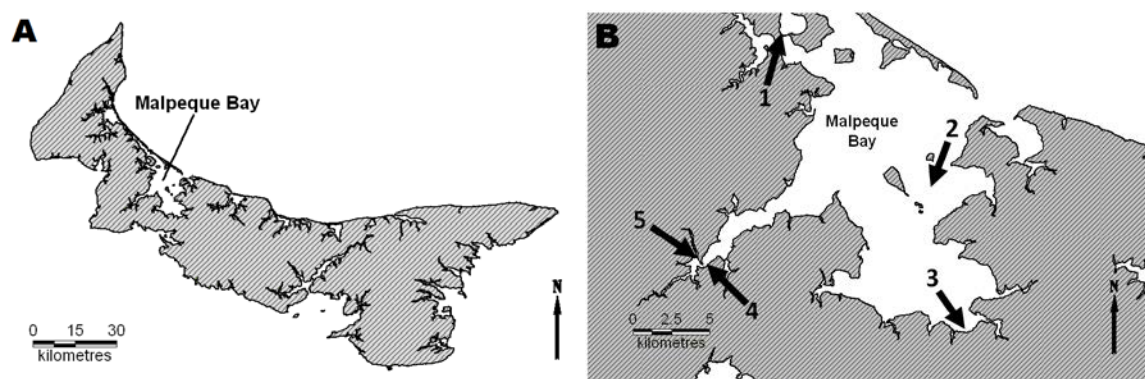


Figure 9 : A) Prince Edward Island and location of Malpeque Bay. B) Sampling of cultivated oysters *Crassostrea virginica* at site 1 (N46.61131 W63.87932), cultivated mussels *Mytilus edulis* at site 2 (N46.31232 W63.45451), quahogs *Mercenaria mercenaria* and softshell clams *Mya arenaria* at site 3 (N46.44303 W63.71028), wild mussels *M. edulis* at site 4 (N46.47392 W63.94366), and wild oysters *C. virginica* at site 5 (N46.47901 W63.95007)

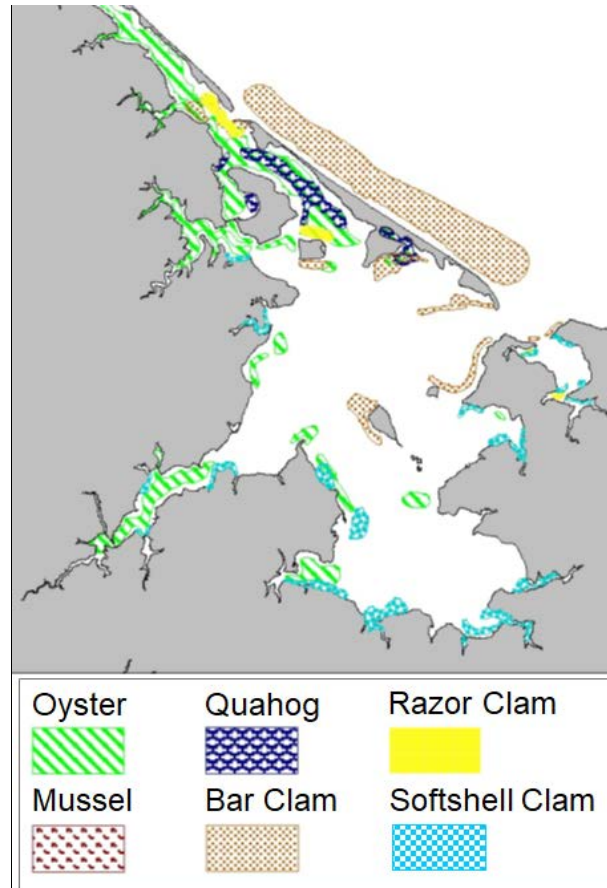


Figure 10 : Mollusc fishing locations in the Malpeque Bay area, based on interviews conducted with local fishermen in 1996 and 1997 (Source: DFO unpublished data. The Southern Gulf of St. Lawrence Coastal Fishery Resources Mapping Project)

1.4.2. Standardized clearance rate

Clearance rate (CR) represents the volume of water completely cleared of particles per unit of time (Bayne 1976). For each season studied, twenty animals of each group were used to determine CR for a total of 240 animals (20 individuals \times 6 groups \times 2 seasons). Physiological measurements were realized simultaneously on 10 individuals and a blank (empty shell for oysters and mussels and empty shell buried in autoclaved sand containers for quahogs and soft-shell clams) each day using the static method described by Pernet et al.

(2008). Individuals were held in a physiological chamber of 763 ml for oysters and mussels and 1357 ml for quahogs and soft-shell clams filled with 0.2 µm filtered and UV treated seawater saturated in oxygen. Each individual was acclimated to the chamber for 1 h at the same temperature as the holding aquariums (20°C or 8°C). For endobenthic species the individual container with filtered autoclaved sand was changed before physiological measurements. After acclimation, *T. lutea* was added in the chamber at an initial concentration of 30 000 cells ml⁻¹ and particle concentration measured every 20 minutes for 1 hour using a Beckman Z2 Coulter Counter fitted with a 70 µm aperture tube (Beckman, Mississauga, On, Canada). The coulter was set to measure particles ranging between 4 and 8 µm. CR values reported here correspond to those obtained during the 20-minute interval that exhibited the greatest depletion of particles (Cusson et al. 2005; Gilek et al. 1992). This approach avoided the potential underestimation of CR due to particle levels falling below a critical threshold for the valve opening (Newell et al. 2001; Riisgård and Seerup 2003). CR was calculated according to the formula:

$$CR = ((\ln C_1 - \ln C_2) - S) * V * T^{-1}$$

where C1 and C2 are the particle concentrations at the beginning and end of the 20-minute interval showing the highest depletion rate, subtract the blank; S is an exponential sedimentation but was null here because water was stirred during the experiment; V is the chamber volume of water (763 ml or 1357 ml); and T is the time (20 minutes) elapsed between measurements. No mortality occurred during the course of the experiment. However, some individuals released gametes and were excluded from data analyses due to increasing particle counts.

1.4.3. Oxygen consumption and assimilation for Scope for growth (SFG) estimation

In order to estimate the scope for growth (SFG), oxygen consumption rates and food assimilation rates were measured. As excretion represents <5% of the energy budget in most

bivalves, it was ignored (Bayne 1999; Pernet et al. 2008). Following CR determination, each individual animal was transferred into a hermetically closed metabolic chamber setting, allowed to acclimate for 1h, and thereafter subjected to oxygen consumption measurement during 1h using a polarographic electrode (YSI 5331) and a micro-oxymeter (YSI 5300A Biological Oxygen Monitor, Yellow Springs, OH, USA). To validate absence of bacterial respiration associated to shell or sand containers, a blank control composed of an empty shell was realized for each series of measurement. Partial oxygen pressure in physiological chambers was kept well-mixed using a magnetic stirrer and output oxygen signal was monitored continuously on a flatbed chart recorder (Cole-Parmer, Qc, Canada) until there was a 20% decrease.

Individuals were transferred from the metabolic chambers to holding aquariums (20°C or 8°C) and fed during 12 to 24h. Faeces were then collected to estimate assimilation rate, defined as the product of ingested energy and absorption efficiency (Widdows and Johnson 1988) and measured using the Conover ratio (Conover 1966). Faeces (without pseudo-faeces when it's possible) were filtered in triplicate using pre-combusted (2h at 450°C) and pre-weighed 25 mm GFC filters and rinsed with isotonic ammonium formate (3.2%). Filters were dried at 70°C for 48h, cooled to room temperature in a desiccator, and reweighed (dried weight). Secondly, filtered samples were then combusted 6h at 450°C, cooled in a desiccator, and finally weighed again (burned weight). The mixed suspension of live microalgae used for feeding was filtered in triplicate and the same process for filters analyzes was applied. This procedure provided estimates of the organic and inorganic fractions contained in the faeces and the feeding, which were applied to equation:

$$Ab = (F - E) / ((1 - E) * F)$$

where *Ab* is absorption efficiency; *F* is the ash-free dry mass/dry mass ratio of the food; *E* is ash-free dry mass/dry mass ratio of the faeces. At the end of these physiological measurements, biometric measurements (shell length, dried tissues and dried shell mass after desiccation at 70°C for 72 h) were taken for each individual.

The relationships between the clearance rate and oxygen consumption with dry tissue mass were determined to establish the allometric correction factor to standardize each physiological measurement for an individual of 1 g. Data were log-transformed prior to analyses for the equation. The allometric correction was applied to our measurements as follows:

$$Ps = (Ms / Me)^b * Pe$$

where Ps is the physiological measure (oxygen uptake or clearance rate) of a standard individual of 1 g of Dry Tissue Weight (DTW), Pe is the physiological measure of experimental individuals, Ms is 1 g, Me is the DTW of the experimental individual and b is the exponent of the equation relating physiological measure to dry mass. This allometric correction was applied to SFG calculation, as described by Widdows and Johnson (1988). The SFG is measured by subtracting the energy respired and excreted (considered negligible) from the energy absorbed from the food as follows:

$$P = A - R \quad (1)$$

$$P = (C * Ab) - (Vo2 * 20.33) \quad (2)$$

$$P = ((CR * POM * 23) * Ab) - (Vo2 * 20.33) \quad (3)$$

where P = energy incorporated into somatic growth and gamete production; A = energy absorbed from the food = $C * Ab$; C = clearance rate (CR) ($l\ g^{-1}.h^{-1}$) * POM ($mg\ l^{-1}$) * 23 $J.mg^{-1}$ ash-free DTW; POM = particular organic matter concentration; Ab = absorption efficiency; R = energy catabolized = V_{O_2} ($ml\ O_2.g^{-1}.h^{-1}$) * 20.33 $J.ml^{-1}\ O_2$.

1.4.4. Statistical analysis

To determine at each season, summer and autumn, the effect of bivalve groups on physiological characteristics, we performed a one-way ANOVA, using the bivalve group as a factor (6 levels) and the filtration rate, oxygen consumption, assimilation and the SFG as

dependent variables. A LSmean test was used to compare the different groups. For SFG, only the individuals who had complete datasets were kept for performing the statistical analyses. A two-way Anova was performed in order to demonstrate the absence of bivalve groups (6 levels) and season effects (2 levels) on the mean size of the selected sample (number of individuals). Normality was approved by a Shapiro-wilk test ($P < 0.05$) and the homogeneity of the variance–covariance matrices were graphically assessed on residue data. Data were $\log+1$ transformed in order to achieve normality of residuals and homogeneity of variances. Statistical analyses and graph production were achieved using R.Studio and SigmaPlot 12.5.

1.5. RESULTS

Shell lengths of individuals were similar between bivalve groups and the two seasons (Table 1). Mean shell length for the 226 individuals in the study was 46.3 ± 1.1 mm. Most (168) individuals had a complete dataset for SFG estimation.

The building of allometric equations (Table 2) was from summer (20°C) and autumn (8°C) conditions and for individuals between 18 and 83 mm in shell length. Those sizes corresponded with minimal size for the estimation of physiological measures in our experimental set-up and maximum size of individual sampled. As similar allometric relationships were obtained for wild and suspended categories, data then were pooled by species. These allometric relationships were applied to standardize the clearance rate, oxygen consumption and SFG measurements.

Table 1 : Two-way Anova testing the potential shell length difference between each bivalve group and season

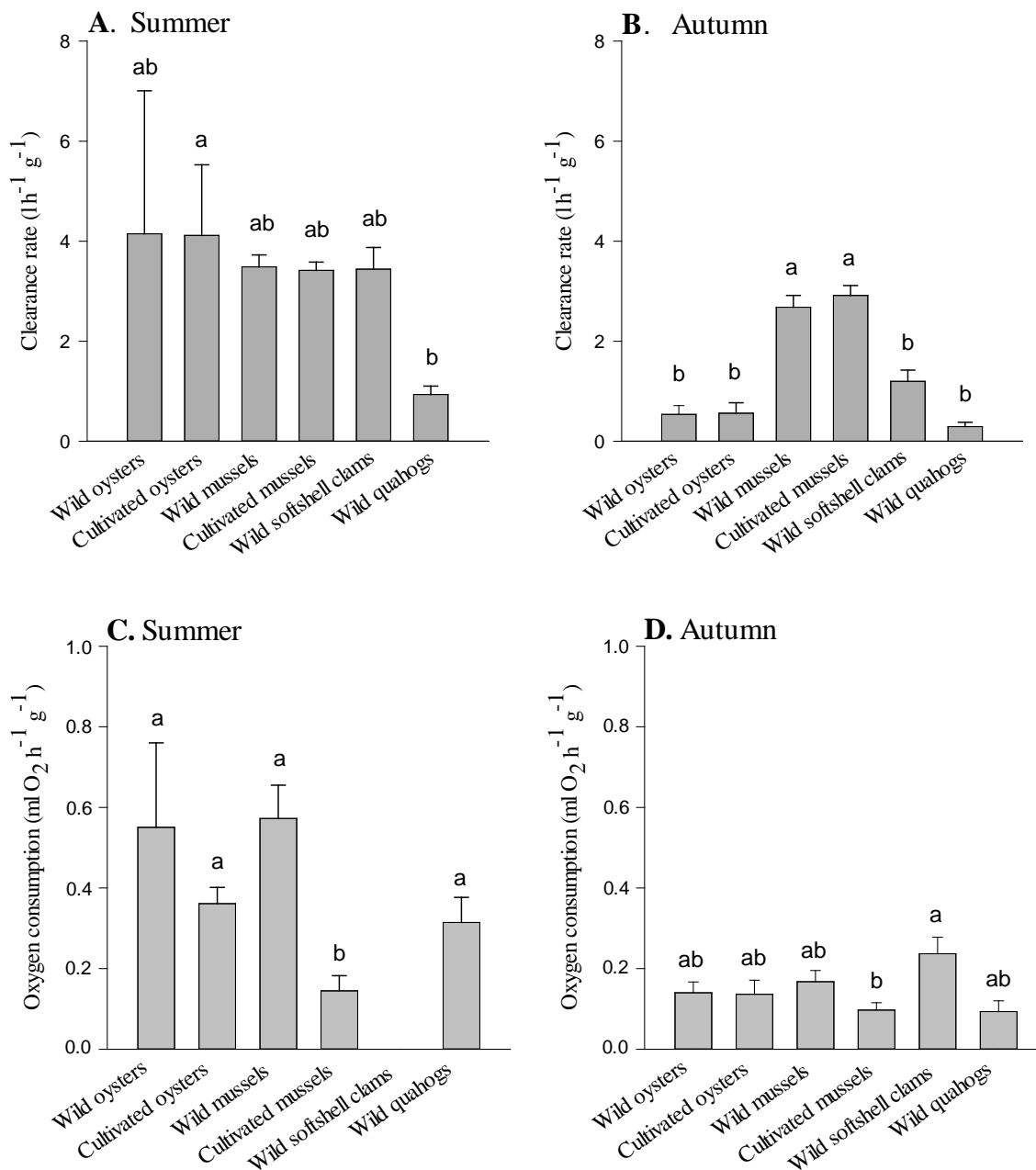
Source	Type III SS	df	Mean Squares	F-ratio	P-value
Seasons	611.498	1	611.498	2.707	0.102
Species	2419.785	5	483.957	2.143	0.064
Seasons*Species	1189.418	5	237.884	1.053	0.389
Error	30718.0	136	225.868		

Table 2 : Allometric exponents used to standardize physiological measures for each species. $P_s = (M_s / M_e)^b * P_e$

Clearance rate ($l \text{ g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)	Mussel	b = 0.49
	Oyster	b = 0.13
	Softshell clam	b = 0.49
	Quahog	b = 0.41
Oxygen uptake ($\text{ml O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)	Mussel	b = 0.04
	Oyster	b = 0.19
	Softshell clam	b = 0.23
	Quahog	b = 0.08

Significantly different values of CR were measured among bivalve groups both under summer and autumn conditions (Figure 11A, B: df = 5, F = 2.84, P = 0.02; df = 5, F = 41.61, P < 0.0001, respectively). Similar observations were found in summer and autumn for oxygen consumption (Figure 11C, D: df = 4, F = 3.38, P < 0.02; df = 5, F = 2.411, P = 0.48, respectively), for food assimilation (Figure 11E, F: df = 5, F = 19.59, P < 0.0001; df = 5, F = 29.47, P < 0.0001, respectively) and for estimation of scope for growth (Figure 12: df = 5, F = 10.94, P < 0.0002; df = 5, F = 33, P < 0.0001, respectively). Generally, the summer temperature (20°C) was associated with elevated CRs, oxygen consumption and SFG; however, differences between bivalve groups varied according to the season.

In summer, variable CR values were observed for cultivated and wild oysters, whereas CR values remained relatively high throughout the study for all other bivalves groups with a exception of quahogs *M. mercenaria*, which were characterized by CRs approximately four times lower than other species (Figure 11A). In regards to the autumn temperature (8°C), quahogs maintained their low CR values while *C.virginica* and *M.arenaria* reduced their CR. However mussels *M. edulis* (wild and cultivated) exhibited CR values 2-3 times higher than other groups (Figure 11B). In summer temperature, the oxygen consumption was similar for bivalves except farmed mussels that had significantly lower than other species (Figure 11C). In autumn temperature, values were generally weaker, and cultivated mussels and softshell clam *M. arenaria* were significantly different (Figure 11D). Unfortunately, due to technical difficulties, measures of oxygen consumption of soft-shell clams in summer were lost. Thus, it was not possible to evaluate SFG of this species in summer. For assimilation rate, we observed values up to 95% with high values in autumn (Figure 11E, F). SFG patterns had similar trends than CRs. We observed variable SFG values in summer for oysters and relatively high values for all other bivalves group (Figure 12) with the exception of quahogs, which were characterized by a SFG approximately 7-18 times lower than other groups (Figure 12). In autumn quahogs maintained their low SFG values and other groups lowered their SFG, except for mussels (wild and cultivated), which exhibited CR values 5-12 times higher than other groups.



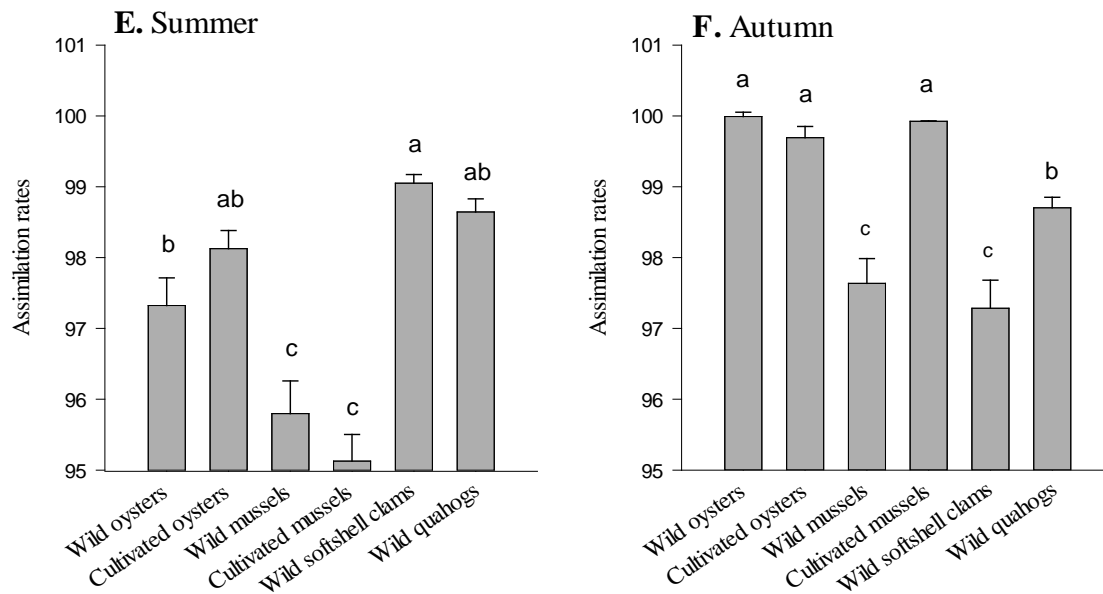


Figure 11 : Physiological measures of different bivalves groups. Clearance rates between A) summer and B) autumn, oxygen consumption levels in C) summer and D) autumn and assimilation rates according to E) summer and F) autumn. Mean \pm standard error (SE) and n between 7 and 20 per group

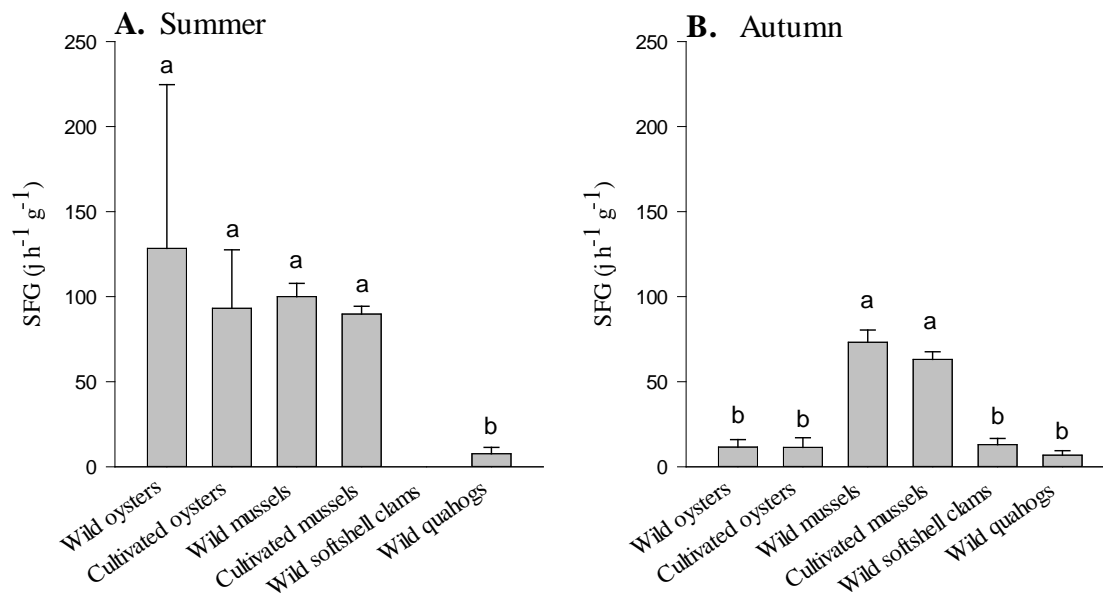


Figure 12 : Scope For Growth (SFG) between A) summer and B) autumn for each bivalves group. Mean \pm standard error (SE) and n between 6 and 19 per group

1.6. DISCUSSION

1.6.1. Differences between species and seasons

Water temperature is one of the main environmental factors regulating bivalve physiology. For temperatures ranging from 8 to 20°C, the physiological activity and particularly clearance rates have been demonstrated to be extremely variable from one species to another (Comeau et al. 2008; Riisgård and Seerup 2003; Trottet et al. 2008). Our results showed significant physiological differences between summer and autumn seasons, a finding that is consistent with the existing literature (Ali 1970; Bernard 1983; Bougrier et al. 1995; Brock and Kofoed 1987; Haure et al. 1998; Hopkins 1935; Jørgensen et al. 1990; Newell et al. 1977; Riisgård and Seerup 2003; Schulte 1975; Villiers et al. 1989; Walne 1972; Widdows 1978; 1976; Widdows and Bayne 1971; Winter 1978). Several other factors also impact bivalve physiology, such as the reproductive cycle (Bayne 2000; Cranford and Hill 1999; Tedengren et al. 1990), size (Karasov and Martínez-del-Río 2007; Le et al. 2017) and food particle characteristics (types, size, nutritional quality and abundances; Denis et al. 1999; Shumway et al. 1991; Sonier et al. 2016). To limit the impact of these factors, we sampled individuals from different sizes. However the reproductive cycle and the food (types and quality of microalgae) could have an impact in our results.

Our results demonstrate interspecific and seasonal differences. To start, quahogs, *M. mercenaria* seem to have to adapt to PEI environmental conditions with is the northern limit of their geographical distribution (Harte 2001). For both temperature studied (8 and 20°C), CR and SFG values were very low. The indicator of energy invested in growth and reproduction (SFG) was 8 times lower than the other bivalve species studied. CR values are comparable with Bricelj et al. (2001) and Harke et al. (2011), respectively $0.4 \text{ l g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ and 0.3 to $0.8 \text{ l g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$. Quahogs growth ceasing below 9°C and above 31°C (Jones et al. 1989) and most rapid growth is reported at 20°C (Ansell 1968), but in PEI wild quahogs reach commercial size (25.4 mm) between 6-8 years (Ansell 1968; Landry et al. 1993) against 2-3 years in Florida (USA)(Arnold et al. 1991; Jones et al. 1990). This energetic result may

explain why *M. mercenaria* at its northern limit is frequently subjected to extinction and natural or transplantation recolonization episodes (Dillon and Manzi 1992; Hilbish 2001). The low clearance rates of quahogs in summer and autumn, combined with the low distribution observed in the Malpeque Bay area, suggest that this species has a negligible impact on suspended food availability.

The Gulf of St. Lawrence is also the northern limit of distribution where *C. virginica* oysters (Carriker and Gaffney 1996) can produce. In our study, CR and SFG values of oysters in summer showed the highest values comparatively to other species studied (Figure 11, 12). However, values decreased remarkably at 8°C, suggesting adaptation to cold waters for conserve energy for the winter month, as was already demonstrated in the literature (Loosanoff 1958; Comeau et al. 2012; 2008; Filgueira et al. 2013). At 9°C only 50% of individuals showed filtration activity (Comeau et al. 2008), and at 5°C some of them can feed and produce feces but in negligible proportions (Comeau et al. 2012). Our CR results for oysters are comparable to other studies (Comeau 2013; Pernet et al. 2008; Riisgård 1998) and confirm the marked seasonality in physiological activity for this particular species. Thus in summer, oysters may impact significantly suspended food levels in the bay, particularly since oysters are possibly widely distributed in the system. However, their impact probably decreases rapidly when temperature drops in autumn and winter.

According to Riisgård and Seerup (2003) softshell clams are a different behavior for to adapt to very cold waters. Nonetheless, they are present along the northeastern American coast up to the Labrador shores (Abbot 1974). Based on CR and SFG results at 8°C, *M. arenaria* and *C. virginica* are equally poorly adapted to cold waters when compared to *M. edulis*. Softshell clams have a CR equivalent to mussels only in summer. Thus as they are largely distributed but their biomass is unclear in Malpeque Bay, their impact on the food resources seems similar to oysters, with an important impact in summer and a low impact in autumn and winter.

Finally, our results indicate that the mussel *M. edulis* is best adapted bivalve to the range of temperatures tested. For this species CR was high both in summer and autumn, thus allowing enhanced SFG values to persist at low temperatures. These results are in agreement with earlier observations that all mussels in a population maintain filtration activity at 9°C (Comeau et al. 2008). Furthermore, for this species, some degree of physiological activity has even been recorded under ice covered (< 0°C) winter conditions (Cusson et al. 2005; Comeau et al. 2008). Thus, our results pertaining to the remarkable low temperature tolerances of *M. edulis* for maintaining high physiology activity, are consistent with several studies (Comeau et al. 2015; 2008, Tremblay et al. 2011; 1998; Trottet et al. 2008). Mussels are well adapted to cold waters, explaining their distribution and abundance from North Carolina (USA) to Baffin Island (Canadian Arctic) (Gosling 1992). It is concluded that they probably have an important impact on the suspended food resources of Malpeque Bay, particularly in autumn and spring. However, this impact would be attributable mainly to cultivate mussels, as wild mussels have been observed only in very limited areas of the Malpeque system.

1.6.2. Differences between farmed and wild

We observed minor physiological differences between cultivated and wild bivalves, specifically for oysters and mussels. This outcome suggests that aquaculture practices have no important impacts on the phenotypic physiological characteristics of these bivalve species. We highlight here two significant differences observed in mussels. Firstly, in summer, the oxygen consumption was four times lower in cultivated mussels than in wild mussels, although this difference disappeared in autumn. To our knowledge, no study has previously reported such difference in oxygen uptake between wild and cultivated bivalves. We suggest that differences in the reproductive cycle between suspended cultivated and intertidal mussels could represent an explanation (Bayne 2000; Cranford and Hill 1999; Tedengren et al. 1990), at least with respect to the autumnal results. We assume that all mussels were in

post-spawning states in autumn, explaining the similar oxygen consumption observed at this time of year.

Secondly, a 2.3% difference in assimilation efficiency was observed between cultivated and wild mussel in autumn. However, since the assimilation efficiency of pure microalgae culture was close to 100%, the biological impact of this difference was weak and ultimately not reflected in SFG. Few papers compare wild and cultivated bivalves. Comeau (2013) compared the CR of oysters cultivated on the bottom with those cultivated in suspension. It was reported that bottom oysters have a relatively high CR per gram unit of tissue. It is therefore not surprising that we found high CR variability amongst wild individual oysters in summer, considering that the total tissue weight varies considerably amongst these individuals, namely because of heterogeneous growing conditions and perhaps differential timing in the release of gametes. Overall, our results suggest that considering the biomass of oysters and mussels, no matter their origins (wild or cultivated), is crucial for improving the carrying capacity models of Malpeque Bay.

1.7. CONCLUSION

PEI blue mussels (*M. edulis*) consistently exhibited high CR and SFG values over the summer-autumn period. American oysters (*C. virginica*) and softshell clams (*M. arenaria*) similarly displayed elevated CR and SFG values, although only during summer as these physiological rates decreased sharply in autumn. These observations suggest that in cold water oysters and softshell clams have less impact (filtration and retention pressure) than mussels on finite seston resources available in the system. For quahogs (*M. mercenaria*), the measured physiological rates were low for both seasonal temperatures. When combining this information to the species limited distribution in the bay, it is concluded that quahogs have little impact on available food resources. For mussels and oysters, the physiological measures were generally similar between wild and cultivated individuals, suggesting that origin (wild and cultivated) is not an important element in carrying capacity models. It is possible that, in

summer, oysters exert the strongest food pressure on the phytoplankton community given their high CR and extended distribution in the system, particularly wild individuals. In their studies, Filgueira et al. (2015b) and DFO (2015) estimated stocks of farmed mussels and oysters, but they recognized a lack of knowledge for wild populations. It is likely that wild mussels account for a negligible portion of the bivalve biomass in the bay as there are few areas offering hard substrates for proper byssal attachment. The seabed located under mussel longlines may be covered by mussels originating from suspended sleeves, i.e. cultured mussels that are subject to fall-off under turbulent conditions and/or through adjustment of density (Lachance et al. 2011). However, these mussels are generally submitted to important predation levels (crabs, sea stars, lobsters, moon snails), as suspension culture enhances epibenthic macrofauna (D'Amours et al. 2008). Thus, wild mussels probably have a limited impact on the phytoplankton biomass. Finally, in order to obtain robust estimates of carrying capacity, the biomass of each bivalve group in the system needs to be adequately quantified. For the Malpeque system this conclusion applies particularly to mussels, oysters and soft-shell clams as their grazing capacity was particularly notable compared to other bivalves.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Cette étude s'inscrit dans un projet mené par le MPO comme support scientifique à modifier la législation afin d'optimiser les activités aquacoles, principalement la mytiliculture, et renforcer la préservation de l'environnement. L'aquaculture au Canada est un secteur important qui continue à se développer. La conchyliculture et notamment la mytiliculture sont sujettes à plusieurs études pour améliorer les techniques d'élevage utilisées, pour lutter contre les espèces invasives et pour mieux comprendre les relations avec l'environnement. Un outil favorisant une gestion adéquate du développement aquacole est la modélisation permettant d'établir des prévisions. Grâce à ces prévisions, il devient possible d'anticiper des situations telles que la diminution de la communauté phytoplanctonique à la base de la nutrition des organismes filtreurs, comme les bivalves. La modélisation est donc très pratique dans le contexte d'une nouvelle législation. Elle permet de mettre en place des limites pour éviter des situations catastrophiques dans le cadre de la protection environnementale. Cependant la modélisation a des limites et ne peut pas prédire avec certitude les conséquences d'une activité aquacole sans l'intégration de l'ensemble des variables affectant le système. Ainsi, pour que la modélisation soit la plus juste possible il faut d'abord identifier tous les facteurs qui peuvent influencer le résultat, puis comprendre ces facteurs et les transcrire sous forme mathématique. Dans leur étude, Filgueira et al. (2015b) reconnaissent un manque de connaissance pour leur modèle de capacité de support de la baie de Malpèque. Ce projet de maîtrise participe au perfectionnement de cette modélisation en établissant les relations allométriques des paramètres bioénergétiques des différentes espèces de bivalves sauvages et d'élevage de la baie de Malpèque en fonction des saisons. Ainsi, nous avons pu établir qu'il n'est pas nécessaire d'intégrer des fonctions différentes pour les moules et huitres d'élevage ou sauvages. Les relations allométriques pour chaque espèce furent établies.

AMELIORATION DU PROTOCOLE EXPERIMENTAL

Les problèmes rencontrés n'ont pas mis en péril la continuité du projet. Durant l'été, les moules d'élevage ont été particulièrement difficiles à maintenir en vie suite à l'évènement de pontes massives. Malgré la forte mortalité, les expériences ont été réalisées avec l'effectif prévu. Excepté ce groupe de bivalves, la mortalité est restée faible tout au long des expériences. Les aquariums utilisés pour le maintien des bivalves ont entraîné de nombreuses complications logistiques. À la fin des expériences d'automne sur 18 aquariums disponibles, 12 étaient nécessaires et seulement 6 ne présentaient pas de problèmes majeurs (fuites, pompe hors-service, régulation de la température).

Le matériel utilisé pour mesurer les paramètres physiologiques requérait beaucoup de temps de préparation et de calibration. Je pense qu'en utilisant du matériel plus performant, particulièrement des optodes pour mesurer les consommations d'oxygène, nous aurions pu augmenter le nombre d'individus mesurés, permettant une meilleure représentation physiologique des populations de bivalves.

PERSPECTIVES

Plusieurs études indiquent que les paramètres physiologiques des bivalves comme le taux de croissance sont souvent extrêmement variables entre des individus d'une même espèce, du même âge et du même milieu (Bayne 2000; Bayne et al. 1999a; 1999b; Brown 1988; Dickie et al. 1984; Hawkins et Day 1996; Mallet et Haley 1983; Masson et al. 1998; Tamayo et al. 2014). Cette variation est utilisée en aquaculture pour maximiser la croissance des élevages (Evans et Langdon 2006; Newkirk 1980; Sheridan 1997). Ce sujet important a largement été étudié. Nous savons que cette variabilité est observable dès les premiers stades juvéniles (Pace et al. 2006; Hedgecock et al. 2007; Meyer et Manahan 2010) jusqu'à l'âge adulte et la vitesse de croissance est héréditaire (Bayne 1999; 2000; Bayne et al. 1999b). La différence entre les génotypes ainsi que les variations d'expression génétique sont

responsables des variations physiologiques (Bayne 2000; Hawkins et Day 1996; Pernet et al. 2008; Tamayo et al. 2014). Plusieurs marqueurs génétiques sur les moules, tels que l'hétérozygotie sur multiples loci (Hawkins 1995; Tremblay et Landry 2016), certains gènes ou expressions génétiques ont démontré l'induction d'une baisse du renouvellement des protéines cellulaires (Bayne et Hawkins 1997; Hawkins et al. 1989; 1986; Hawkins et Day 1996; Morgan et al. 2000), ou une baisse de l'indice d'insaturation des lipides membranaires (Pernet et al. 2008) entraînant une baisse du métabolisme de base et une meilleure croissance. La diversité génétique permet cette variation physiologique, qui est plus difficile à obtenir dans une population d'élevage trop fortement sélectionnée (Tamayo et al. 2014). À notre connaissance la très grande majorité du naissain utilisé dans les cultures de l'IPE provient du captage naturel, avec une grande variation génétique. Quelques écloséries sont présentes et d'autres se développent, mais l'utilisation de naissain d'écloserie reste très minime.

Des études doivent encore être menées pour comprendre les origines génétiques et les mécanismes métaboliques. Mais pour identifier l'origine des variations de croissance, nous savons qu'il faut chercher dans l'allocation de l'énergie, donc la répartition énergétique entre la maintenance et la croissance (Bayne 2000; 1999; Pernet et al. 2008), et l'efficacité métabolique, donc la quantité d'énergie dépensée par unité de croissance tissulaire (Bayne 2000; 1999; Bayne et al. 1999a; 1999b; Pace et al. 2006; Pernet et al. 2008; Tamayo et al. 2014; Toro et Vergara 1998).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abbot, R.T., 1974. American Seashells; the marine mollusca of the atlantic and pacific coasts of north america. Van Nostrand Reinold.
- Ali, R.M., 1970. The influence of suspension density and temperature on the filtration rate of *Hiatella arctica*. Mar. Biol. 6, 291–302.
- Almada-Villela, P.C., 1984. The effects of reduced salinity on the shell growth of small *Mytilus edulis*. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom 64, 171–182.
- Almada-Villela, P.C., Davenport, J., Gruffyd, L.D., 1982. The effects of temperature on the shell growth of young *Mytilus edulis*. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 59, 275–288.
- Ansell, A.D., 1968. The rate of growth of the hard clam *Mercenaria mercenaria* (L.) throughout the geographical range. J. du Cons. Int. pour l'Exploration la Mer 31, 364–409.
- Arnold, W.S., Marelli, D.C., Bert, T.M., Jones, D.S., Quitmyer, I.R., 1991. Habitat-specific growth of hard clam *Mercenaria mercenaria* (L.) from the Indian River, Florida. J Exp Mar Biol Ecol 147, 245–265.
- Bayne B.L., Newell, R.C., 1983. Physiological energetics of marine molluscs. In: Saleuddin, A.S.M., Wilbur, K.M. (Eds.), The Mollusca, Vol. 4: Physiology (Part 1)., in: Academic Press (Ed.), The Mollusca, Vol. 4: Physiology (Part 1). New York, pp. 407–515.
- Bayne, B., Hawkins, A., 1997. Protein metabolism, the costs of growth, and genomic heterozygosity: experiments with the mussel *Mytilus galloprovincialis* Lmk. Physiol Zool 70, 391–402.
- Bayne, B.L., 2000. Relations between variable rates of growth, metabolic costs and growth efficiencies in individual Sydney rock oysters (*Saccostrea commercialis*). J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 251, 185–203.

- Bayne, B.L., 1999. Physiological components of growth differences between individual oysters (*Crassostrea gigas*) and a comparison with *Saccostrea commercialis*. *Physiol. Biochem. Zool.* 72, 705–13.
- Bayne, B.L., 1976. Physiology 1. Marine mussels: Their ecology and physiology., in: *Marine Mussels: Their Ecology and Physiology*. New York, NY, pp. 121–207.
- Bayne, B.L., Hedgecock, D., McGoldrick, D., Rees, R., 1999a. Feeding behaviour and metabolic efficiency contribute to growth heterosis in Pacific oysters [*Crassostrea gigas* (Thunberg)]. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol* 233, 115–130.
- Bayne, B.L., Syensson, S., Nell, J.A., 1999b. The physiological basis for faster growth in the Sydney rock oyster, *Saccostrea commercialis*. *Biol. Bull.* 197, 377–387.
- Bernard, F., 1983. Physiology and the mariculture of some north-eastern Pacific bivalve molluscs. *Can. Fish. Aquat. Sci. Special Pu*, 1–24.
- Bompais, X., 1991. Guide pratique : Les filières pour l'élevage des moules. IFREMER.
- Bougrier, S., Geairon, P., Deslous-Paoli, J., Bacher, C., Jonquieres, G., 1995. Allometric relationships and effects of temperature on clearance and oxygen consumption rates of *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Aquaculture* 134, 143–154.
- Bricelj, M., Macquarrie, P., Scha, A., 2001. Differential effects of *Aureococcus anophagefferens* isolates (“brown tide”) in unialgal and mixed suspensions on bivalve feeding.” *Mar. Biol.* 139, 605–615.
- Brock, V., Kofoed, L., 1987. Species specific irrigation efficiency in *Cardium* (*Cerastoderma*) *edule* (L.) and *C. lamarcki* (Reeve) responding to different environmental temperatures. *Biol. Oceanogr.* 4, 211–226.
- Brown, J.R., 1988. Multivariate analyses of the role of environmental factors in seasonal and site-related growth variation in the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Mar. Ecol.* 45, 225–236.
- Byron, C.J., Costa-Pierce, B., 2013. Carrying capacity tools for use in the implementation of an ecosystems approach to aquaculture.
- Callier, M.D., Richard, M., McKindsey, C.W., Archambault, P., Desrosiers, G., 2009. Responses of benthic macrofauna and biogeochemical fluxes to various levels of mussel biodeposition: An in situ “benthocosm” experiment. *Mar. Pollut. Bull.* 58, 1544–1553.

- Canada Pêches et Océans, 2014. Profiles des espèces d'élevage [<http://www.dfo-mpo.gc.ca/aquaculture/sector-secteur/species-especes/index-fra.htm>].
- Carriker, M.R., Gaffney, P.M., 1996. A catalogue of selected species of living oysters (*Ostreacea*) of the world. In: Kennedy, V.S., Newell, R.I.E., Eble, A.F. (Eds.), The Eastern Oyster *Crassostrea virginica*, in: MD (Ed.), The Eastern Oyster *Crassostrea virginica*. pp. 1–18.
- Comeau, L.A., 2013. Suspended versus bottom oyster culture in eastern Canada: Comparing stocking densities and clearance rates. *Aquaculture* 410–411, 57–65.
- Comeau, L.A., Drapeau, A., Landry, T., Davidson, J., 2008. Development of longline mussel farming and the influence of sleeve spacing in Prince Edward Island, Canada 281, 56–62.
- Comeau, L.A., Filgueira, R., Davidson, J.D.P., Nadeau, A., Sonier, R., Guyondet, T., Ramsay, A., Davidson, J., 2017. Population structure and grazing capacity of cultivated mussels in Prince Edward Island, Canada. *Fish. Aquat. Sci.* 3228, 23.
- Comeau, L.A., Guyondet, T., Sonier, R., 2015. The impact of invasive tunicates on the demand for phytoplankton in longline mussel farms. *Aquaculture* 441, 95–105.
- Comeau, L.A., Mayrand, E., Mallet, A., 2012. Winter quiescence and spring awakening of the Eastern oyster *Crassostrea virginica* at its northernmost distribution limit. *Mar. Biol.* 159, 2269–2279.
- Comeau, L.A., Pernet, F., Tremblay, R., Bates, S.S., Leblanc, A., 2008. Comparison of eastern oyster (*Crassostrea virginica*) and blue mussel (*Mytilus edulis*) filtration rates at low temperatures Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences 2810.
- Conover, R.J., 1966. Assimilation of organic matter by zooplankton. *Limnol. Ocean.* 1, 338–354.
- Cranford, P.J., 2019. Goods and Services of Marine Bivalves, in: Smaal, A.C., Ferreira, J.G., Grant, J., Petersen, J.K., Strand, Ø. (Eds.), Goods and Services of Marine Bivalves. pp. 119–142.
- Cranford, P.J., Dowd, M., Grant, J., Hargrave, B., McGladdery, S.E., 2003. a scientific review of the potential environmental effects of aquaculture in aquatic ecosystems. *Aquac. Science* 2450, 131.
- Cranford, P.J., Duarte, P., Robinson, S.M.C., Fernandez-Reiriz, M.J., Labarta, U., 2014. Suspended particulate matter depletion and flow modification inside mussel (*Mytilus*

- galloprovincialis*) culture rafts in the Ria de Betanzos, Spain. *Mar Biol Ecol* 452, 70–81.
- Cranford, P.J., Hill, P.S., 1999. Seasonal variation in food utilization by the suspension-feeding bivalve molluscs *Mytilus edulis* and *Placopecten magellanicus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 190, 223–239.
- Cranford, P.J., Li, W., Strand, Ø., Strohmeier, T., 2008. Phytoplankton depletion by mussel aquaculture: high resolution mapping, ecosystem modelling and potential indicators of ecological carrying capacity. *Ices C.* 2008 /H:12, 1–5.
- Cusson, M., Tremblay, R., Daigle, G., Roussy, M., 2005. Modeling the depuration potential of blue mussels (*Mytilus spp.*) in response to thermal shock. *Aquaculture* 250, 183–193.
- Dame, R., Dankers, N., Prins, T., Jongasma, H., Smaal, A., 1991. The influence of mussel beds on nutrients in the western Wadden Sea and eastern Scheldt Estuaries. *Estuaries* 14, 130–138.
- D'Amours, O.D., Archambault, P., Mckindsey, C.W., Johnson, L.E., 2008. Local enhancement of epibenthic macrofauna by aquaculture activities, *Marine Exology Progress Serie*, 371, 73–84.
- Denis, L., Alliot, E., Grezbyk, D., 1999. Clearance rate responses of Mediterranean mussels, *Mytilus galloprovincialis*, to variations in the flow, water temperature, food quality and quantity. *Aquat. Living. Resour.* 12, 179–188.
- DFO, 2015. Carrying Capacity for Shellfish Aquaculture With Reference To Mussel Aquaculture in Malpeque Bay, Prince Edward Island 16.
- Dickie, L.M., Boudreau, P.R., Freeman, K.R., 1984. Influence of stock and site on growth and mortality in the blue mussel (*Mytilus edulis*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41, 134–140.
- Dillon, R.T.J., Manzi, J.J., 1992. Population genetics of the hard clam, *Mercenaria mercenaria*, at the northern limit of its range. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42(12), 2574–2578.
- Dolmer, P., 2000. Algal concentration profiles above mussel beds. *Sea Res* 43, 113–119.
- Doering, P.H., Oviatt, C.A., 1986. Application of filtration rate models to field populations of bivalves: an assessment using experimental mesocosm. *Mar Ecol Prog Ser* 31, 265–275.
- Doering, P.H., Oviatt, C.A., Beatty, L.L., Banzon, V.F., Rice, R., Kelly, S.P., Sullivan, B.K.,

- Frithsen, J.B., 1989. Structure and function in a model coastal ecosystem: silicon, the benthos and eutrophication. *Mar Ecol Prog Ser* 52, 287–299.
- Drapeau, A., Comeau, L.A., Landry, T., Stryhn, H., Davidson, J., 2006. Association between longline design and mussel productivity in Prince Edward Island, Canada 261, 879–889.
- Duarte, P., Labarta, U., Fernandez-Reiriz, M.J., 2008. Modeling local food depletion effects in mussel rafts of Galician Rias. *Aquaculture* 274, 300–312.
- Evans, S., Langdon, C., 2006. Direct and indirect responses to selection on individual body weight in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*). *Aquaculture* 261, 546–555.
- FAO, 2014. La situation mondiale des pêches et de l'aquaculture - Possibilités et défis - SOFIA 2014. Rome.
- Filgueira, R., Comeau, L.A., Guyondet, T., Mckindsey, C.W., Byron, C.J., Centre, G.F., Branch, S., Division, B.S., Joli, M., 2015a. Modelling Carrying Capacity of Bivalve Aquaculture: A Review of Definitions and Methods. Springer Science+Business Media, New York, 2015
- Filgueira, R., Guyondet, T., Bacher, C., Comeau, L.A., 2015b. Carrying capacity for mussel aquaculture in Malpeque Bay, Prince Edward Island. *DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc.* 2015/, v + 36 p.
- Filgueira, R., Guyondet, T., Bacher, C., Comeau, L.A., 2015c. Informing Marine Spatial Planning (MSP) with numerical modelling: A case-study on shellfish aquaculture in Malpeque Bay (Eastern Canada). *Mar. Pollut. Bull.* 100, 200–216.
- Filgueira, R., Comeau, L.A., Landry, T., Grant, J., Guyondet, T., Mallet, A., 2013. Bivalve condition index as an indicator of aquaculture intensity: A meta-analysis. *Ecol. Indic.* 25, 215–229.
- Filgueira, R., Guyondet, T., Comeau, L.A., 2014. Preliminary carrying capacity analysis of current and future aquaculture scenarios in Malpeque Bay (P.E.I.). *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 3081, vii + 28p.
- Filgueira, R., Rosland, R., Grant, J., 2011. A comparison of scope for growth (SFG) and dynamic energy budget (DEB) models applied to the blue mussel (*Mytilus edulis*) ☆. *J. Sea Res.* 66, 403–410.
- Frechette, M., Bourget, E., 1985. Energy flow between the pelagic and benthic zones: factors controlling particulate organic matter available to an intertidal mussel bed. *Fish. Aquat.*

Sci. 42, 1158–1165.

- Gibbs, M.T., 2007. Sustainability performance indicators for suspended bivalve aquaculture activities. *Ecol. Indic.* 7, 94–107.
- Gilek, M., Tedengren, M., Kautsky, N., 1992. Physiological performance and general histology. of the blue mussel *Mytilus edulis* from the Baltic and North Seas. *Neth. J. Sea. Res.* 30, 11–21.
- GIS., n.d., Données SIG: Gouvernement du Canada et DIVA GIS. Données supplémentaires extraites des sites Web des provinces sur l'aquaculture. Système de coordonnées géographiques : Atlas du Canada SGM84
- Gosling, E., 1992. Systematics and geographic distribution of *Mytilus*, in: Elsevier (Ed.), *The Mussel Mytilus: Ecology, Physiology, Genetics and Culture*. Amsterdam, pp. 1–20.
- Grant, J., 1996. The relationship of bioenergetics and the environment to the field growth of cultured bivalves. *Mar Biol Ecol* 200, 239–256.
- Grant, J., Curran, K.J., Guyondet, T.L., Tita, G., Bacher, C., Koutitonsky, V., Dowd, M., 2007. A box model of carrying capacity for suspended mussel aquaculture in Lagune de la Grande-Entrée, Iles-de-la-Madeleine, Québec. *Ecol. Modell.* 200, 193–206.
- Guyondet, T., Comeau, L.A., Bacher, C., Grant, J., Rosland, R., Sonier, R., Filgueira, R., 2015a. Climate change influences carrying capacity in a coastal embayment dedicated to shellfish aquaculture. *Estuaries and Coasts* 38, 1593–1618.
- Guyondet, T., Comeau, L.A., Bacher, C., Grant, J., Rosland, R., Sonier, R., Filgueira, R., 2015b. Climate change influences productivity of cultivated mussels. *Estuaries and Coasts* 38, 1593–1618.
- Guyondet, T., Roy, S., Koutitonsky, V.G., Grant, J., Tita, G., 2010. Integrating multiple spatial scales in the carrying capacity assessment of a coastal ecosystem for bivalve aquaculture. *J. Sea Res.* 64, 341–359.
- Guyondet, T., Sonier, R., Comeau, L.A., 2013. Spatially explicit seston depletion index to optimize shellfish culture. *Aquac. Environ. Interact.* 4, 175–186.
- Harke, M.J., Gobler, C.J., Shumway, S.E., 2011. Suspension feeding by the Atlantic slipper limpet (*Crepidula fornicata*) and the northern quahog (*Mercenaria mercenaria*) in the presence of cultured and wild populations of the harmful brown tide alga, *Aureococcus anophagefferens*. *Harmful Algae* 10, 503–511.

- Harte, M.E., 2001. Systematics and Taxonomy, in Science, E. (Ed.), Biology of the Hard Clam. Kraeuter, J. N. et Castagna, M., Amsterdam, p. 751.
- Haure, J., Penisson, C., Bougrier, S., Baud, J., 1998. Influence of temperature on clearance and oxygen consumption rates of the flat oyster *Ostrea edulis*: determination of allometric coefficients. *Aquaculture* 169, 211–224.
- Hawkins, A., 1995. Effects of temperature change on ectotherm metabolism and evolution: metabolic and physiological interrelations underlying the superiority of multi-locus heterozygotes in heterogeneous environments. *J Therm Biol* 2, 23–33.
- Hawkins, A., Day, A., 1996. The metabolic basis of genetic differences in growth efficiency among marine animals. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 203, 93–115.
- Hawkins, A., Widdows, J., Bayne, B.L., 1989. The relevance of whole-body protein metabolism to measured costs of maintenance and growth in *Mytilus edulis*. *Physiol Zool* 62, 745–763.
- Hawkins, A.J.C., Salkeld, P.N., Bayne, B.L., Gnaiger, E., Lowe, D.M., 1985. Feeding and resource allocation in the mussel *Mytilus edulis*: evidence for time-averaged optimization. *Mar Ecol Prog Ser* 20, 273–287.
- Hawkins, A.J.S., Bayne, B.L., Day, A.J., 1986. Protein turnover, physiological energetics and heterozygosity in the blue mussel, *Mytilus edulis*: The basis of variable age-specific growth. *Proc. R. Soc. London - Biol. Sci.* 229, 161–176.
- Hedgecock, D., Lin, J., DeCola, S., Haudenschild, C., Meyer, E., Manahan, D., Bowen, B., 2007. Transcriptomic analysis of growth heterosis in larval Pacific oysters (*Crassostrea gigas*). *Proc Natl Acad Sci* 104, 2313–23189.
- Hilbish, T., 2001. Genetics of hard clams, *Mercenaria mercenaria*, in: Science, E. (Ed.), Biology of the Hard Clam. Kraeuter, J. N. et Castagna, M. Amsterdam, p. 751.
- Hopkins, A.E., 1935. Temperature optima in the feeding mechanism of the oyster, *Ostrea gigas*. *J. Exp. Zool.* 71, 195–208.
- Incze, L., Lutz, R.A., True, E., 1981. Modeling carrying capacities for bivalve molluscs in open, suspended culture. *World Maric. Soc.* 12, 143–155.
- Jones, D.S., Athur, M.A., Allard, D.J., 1989. Sclerochronological records of temperature and growth from shells of *Mercenaria mercenaria* from Narraganestt Bay. *Mar. Biol.* 102, 225–234.

- Jones, D.S., Quitmyer, I.R., Arnold, W.S., Marelli, D.C., 1990. Annual shell banding, age, and growth rate of hard clams (*Mercenaria spp.*) from Florida. *J. Shellfish Res.* 9, 215–225.
- Jørgensen, C., Larsen, P., Riisgaard, H., 1990. Effects of temperature on the mussel pump. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 64, 89–97.
- Karasov, W.H., Martínez-del-Río, C., 2007. *Physiological Ecology: How Animals Process Energy, Nutrients, and Toxins.*
- Lachance, A., Hennebicq, R., Myrand, B., Sévigny, J., Kra, E., Marty, Y., Marcotte, I., Tremblay, R., 2011. Biochemical and genetic characteristics of suspension-cultured mussels (*Mytilus edulis*) in relation to byssal thread production and losses by fall-off. *Aquat. Living Resour.* 293, 283–293.
- Landry, T., Sephton, T.W., Jones, D.A., 1993. Growth and mortality of northern quahog, *Mercenaria mercenaria* (Linnaeus, 1758) in Prince Edward Island. *J. Shellfish Res.* 12, 321–327.
- Le, D. V., Alfaro, A.C., Ibarrola, I., Ragg, N.L.C., Hilton, Z., King, N., 2017. Allometric scaling of physiological rates in the New Zealand geoduck clam, *Panopea zelandica*. *Aquaculture* 473, 105–109.
- Loosanoff, V.L. 1958. Some aspects of behavior of oysters at different temperatures. U. S. Fish Wildl. Serv. Milford, Conn. *The biological Bulletin*, Volume 114, Number 1,
- MacDonald, B.A., Bricelj, V.M., Shumway, S.E., 2006. Physiology: energy acquisition and utilisation. In: Shumway, S.E., Parsons, G.J. (Eds.), *Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture.*, in: Elsevier (Ed.), *Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture.* Amsterdam, pp. 417–492.
- Mallet, A.L., Carver, C.A.E., 1991. An assessment of strategies for growing mussels in suspended culture. *J. Shellfish Res.* 10, 471–477.
- Mallet, A.L., Myrand, B., 1995. The culture of the blue mussel in Atlantic Canada., in: AD, B. (Ed.), *Cold-Water Aquaculture in Atlantic Canada*, 2nd Ed. Moncton, Canada.
- Mallet, L., Haley, L.E., 1983. Growth rate and survival in pure population matings and crosses of the oyster *Crassostrea virginica*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40, 948–954.
- Masson, C.J., Reid, D.D., Nell, J.A., 1998. Growth characteristics of Sydney rock oysters *Saccostrea commercialis* in relation to size and temperature. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 227, 155–168.

- McKindsey, C.W., 2013. Carrying capacity for sustainable bivalve aquaculture. In: Christou, P., Savin, R., Costa-Pierce, B., Misztal, I., and Whitelaw, B. (eds.). Sustainable Food Production., in: Medi, S.S.+ B. (Ed.), Sustainable Food Production. New York, pp. 449–466.
- McKindsey, C.W., Thetmeyer, H., Landry, T., Silvert, W., 2006. Review of recent carrying capacity models for bivalve culture and recommendations for research and management. *Aquaculture* 261(2), 451–462.
- Meyer, E., Manahan, D., 2010. Gene expression profiling of genetically determined growth variation in bivalve larvae (*Crassostrea gigas*). *J Exp Biol* 213, 749–758.
- Morgan, I., McCarthy, I., Metcalfe, N., 2000. Life-history strategies and protein metabolism in overwintering juvenile Atlantic salmon: Growth is enhanced in early migrants through lower protein turnover. *J Fish Biol* 56, 637–647.
- Myrand, B., Tremblay, R., Sévigny, J., 2009. Impact of suspension culture using mesh sleeves on genetic characteristics of *Mytilus edulis* L. in Canada. *Aquaculture* 291, 147–153.
- Newell, C.R., Wildish, D.J., MacDonald, B.A., 2001. The effects of velocity and seston concentration on the exhalant siphon area, valve gape and filtration rate of the mussel *Mytilus edulis*. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 262, 91–111.
- Newell, R., Johnson, L., Kofoed, L., 1977. Adjustment of the components of energy balance in response to temperature change in *Ostrea edulis*. *Oecologia* 30, 97–110.
- Newkirk, G.F., 1980. Review of the genetics and the potential for selective breeding of commercially important bivalves. *Aquaculture* 19, 209–228.
- Officer, C.B., Smayda, T.J., Mann, R., 1982. Benthic filter feeding: a natural eutrophication control. *Mar Ecol Prog Ser* 9, 203–210.
- Pace, D., Marsh, A., Leong, K., Green, A., Hedgecock, D., Manahan, D., 2006. Physiological bases of genetically determined variation in growth of marine invertebrate larvae: A study of growth heterosis in the bivalve *Crassostrea gigas*. *J Exp Biol* 335, 188–209.
- Perez-Camacho, A., Gonzalez, R., Fuentes, J., 1991. Mussel culture in Galicia (N.W. Spain). *Aquaculture* 94, 263–278.
- Pernet, F., Tremblay, R., Comeau, L., Guderley, K., 2007. Temperature adaptation in two bivalve species from different thermal habitats: energetics and remodelling of membrane lipids. *J. Exp. Biol.* 210, 2999–3014.

- Pernet, F., Tremblay, R., Redjah, I., Sevigny, J.-M., Gionet, C., 2008. Physiological and biochemical traits correlate with differences in growth rate and temperature adaptation among groups of the eastern oyster *Crassostrea virginica*. *J. Exp. Biol.* 211, 969–977.
- Peters, R.H., 1983. *The ecological implications of body size*, Cambridge. ed, Cambridge. Cambridge.
- Petersen, J.K., Nielsen, T.G., Duren, L. Van, Maar, M., 2008. Depletion of plankton in a raft culture of *Mytilus galloprovincialis* in Ria de Vigo, NW Spain. *Aquat Biol* 4, 113–125.
- Riisgård, H.U., 1998. No foundation of a “3/4 power scaling law” for respiration in biology. *Ecol. Lett.* 1, 71–73.
- Riisgård, H.U., 1988. Efficiency of particle retention and filtration rate in 6 species of Northeast American bivalves. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 45, 217–223.
- Riisgård, H.U., Randlov, A., 1981. Energy budgets, growth and filtration rates in *Mytilus edulis* at different algal concentration. *Mar. Biol.* 61, 227–34.
- Riisgård, H.U., Seerup, D.F., 2003. Filtration rates in the soft clam *Mya arenaria*: effects of temperature and body size. *Sarsia* 88, 416–428.
- Schulte, E., 1975. Influence of algal concentration and temperature on the filtration rate of *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* 30, 331–341.
- Seed, R., 1976. Ecology, in: B.L. Bayne (Ed.), *Marine Mussels*, International Biological Programme, Vol. 10. Cambridge, pp. 13–65.
- Seguin-Heine, M.-O., Lachance, A.-A., Genard, B., Myrand, B., Pellerin, C., Marcotte, I., Tremblay, R., 2014. Impact of open sea habitat on byssus attachment of suspension-cultured blue mussels (*Mytilus edulis*). *Aquaculture* 426–427, 189–196.
- Sheridan, A.K., 1997. Genetic improvement of oyster production a critique. *Aquaculture* 153, 165–179.
- Shumway, S.E., Cucci, T.L., Lesser, M.P., Bourne, N., Bunting, N., 1991. Particle selection by three species of scallops. *J. Shellfish Res.* 10, 173.
- Smaal, A.C., Schellekens, T., Stralen, M.R. Van, Kromkamp, J.C., 2013. Decrease of the carrying capacity of the Oosterschelde estuary (SW Delta, NL) for bivalve filter feeders due to overgrazing. *Aquaculture* 404-405: 28–34.
- Sonier, R., Filgueira, R., Daoud, D., Comeau, L.A., 2018. Feeding pressure of *Mytilus edulis*

and *Styela clava* on phytoplankton and zooplankton , including lobster larvae (stages I and IV). Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 3263: vi + 19 p.

Sonier, R., Filgueira, R., Guyondet, T., Tremblay, R., Olivier, F., Meziane, T., Starr, M., LeBlanc, A.R., Comeau, L.A., 2016. Picophytoplankton contribution to *Mytilus edulis* growth in an intensive culture environment. Mar. Biol. 163, 73.

Statistique Canada, 2015, N°23-222-X. Ottawa.

Statistique Canada, 2016, Tableau 32-10-0107-01 La production et la valeur de l'aquaculture [<http://dfo-mpo.gc.ca/stats/aqua/aqua16-fra.htm>].

Strohmeier, T., Strand, Ø., Alunno-Bruscia, M., Duinker, A., Rosland, R., Aure, J., Erga, S.R., Naustvoll, L.J., Jansen, H.M., Cranford, P.J., 2015. Reponse of *Mytilus edulis* to enhanced phytoplankton availability by controlled upwelling in an oligotrophic fjord. Mar Ecol Prog Ser 518, 139–152.

Strohmeier, T., Strand, Ø., Cranford, P.J., Krogness, C.I., 2007. Feeding behaviour and bioenergetic balance of *Pecten maximus* and *Mytilus edulis* in a low seston environment. Shellfish Res 26, 1350–1350.

Tamayo, D., Ibarrola, I., Urrutxurtu, I., Navarro, E., 2014. Physiological basis of extreme growth rate differences in the spat of oyster (*Crassostrea gigas*). Mar. Biol. 161, 1627–1637.

Tamigneaux, E., Leblanc, M.-J., 2007. Programme d'amélioration des pratiques mytilicoles. Phase 2. Rapport final, in: Dossier no 710.1 ReplS (ed).

Tedengren, M., Andre, C., Johannesson, K., Kautsky, N., 1990. Genotypic and phenotypic differences between Baltic and North Sea populations of *Mytilus edulis* evaluated through reciprocal transplantations. II. Genetic variation. Mar. Ecol. Prog. Ser. 59(3), 211–219.

Toro, J., Vergara, A., 1998. Growth and heterozygosity in a 12-month-old cohort of *Ostrea chilensis* obtained by mass spawning in laboratory. Mar. Ecol. 19, 311–323.

Tremblay, R., Landry, T., 2016. The implication of metabolic performance of *Mytilus edulis* , *Mytilus trossulus* , and hybrids for mussel aquaculture in Eastern Canadian waters. J Mar. Biol Aquacult 2, 1–7.

Tremblay, R., Landry, T., Leblanc, N., Pernet, F., Barkhouse, C., Sévigny, J., 2011. Physiological and biochemical indicators of mussel seed quality in relation to temperatures. Aquat Living Resour 24, 273–282.

- Tremblay, R., Myrand, B., Sevigny, J.M., Blier, P., Guderley, H., 1998. Bioenergetic and genetic parameters in relation to susceptibility of blue mussels, *Mytilus edulis* (L.) to summer mortality. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 221, 27–58.
- Trottet, A., Roy, S., Tamigneaux, E., Lovejoy, C., Tremblay, R., 2008. Impact of suspended mussels (*Mytilus edulis* L.) on plankton communities in a Magdalen Islands lagoon (Québec, Canada): A mesocosm approach. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 365, 103–115.
- Villiers, C.J., Allanson, B.R., Hodgson, A.N., 1989. The effect of temperature on the filtration rate of *Solen cylindraceus* (Hanley) (Mollusca: Bivalvia). *South African J. Zool.* 24, 11–17.
- Vladimirova, I.G., Kleimenov, S.Y., Radzinskaya, L.I., 2003. The relation of energy metabolism and body weight in bivalves (Mollusca: Bivalvia). *Biol. Bull.* 30, 392–399.
- Waite, L., Grant, J., Davidson, J., 2005. Bay-scale spatial growth variation of mussels *Mytilus edulis* in suspended culture, Prince Edward Island, Canada. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 297, 157–167.
- Walne, P., 1972. The influence of current speed, body size and water temperature on the filtration rate of five species of bivalves. *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom* 52, 345–374.
- Ward, J.E., Shumway, S.E., 2004. Separating the grain from the chaff: particle selection in suspension and deposit feeding bivalves. *Mar Biol Ecol* 300, 83–130.
- Widdows, J., 1985. Physiological procedures. In: Bayne BL, Livingstone DR, Lowe DM, Moore MN, Stebbing ARD, Widdows J (eds) *The effects of stress and pollution on marine animals.*, in: Praeger (Ed.), *The effects of stress and pollution on marine animals.* New York, pp. 161–178.
- Widdows, J., 1978. Combined effects of body size, food concentration and season on the physiology of *Mytilus edulis*. *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom* 58, 109–124.
- Widdows, J., 1976. Physiological adaptation of *Mytilus edulis* to cyclic temperatures. *J. Comp. Physiol.* 105, 115–128.
- Widdows, J., Bayne, B., 1971. Temperature acclimation of *Mytilus edulis* with reference to its energy budget. *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom* 51, 827–843.
- Widdows, J., Johnson, D., 1988. Physiological energetics of *Mytilus edulis*: Scope for Growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 46, 113–121.

Winberg, G.G., 1960. Rate of metabolism and food requirements of fishes. *Fish. Res. Board Can.* 194, 1–202.

Winter, J., 1978. A review of the knowledge of suspensionfeeding lamellibranchiate bivalves, with special reference to artificial aquaculture systems. *Aquaculture* 13, 1–33.

