

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**Influence de la qualité nutritionnelle du seston, en termes
de lipides, sur la condition physiologique de *Mytilus edulis*
cultivé en milieu hétérotrophe**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en océanographie

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

PAR

© **Lisandre Gilmore Solomon**

19 décembre 2011

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

Composition du jury :

Christopher W. McKindsey, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Réjean Tremblay, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Bruno Myrand, codirecteur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Gregor Fussmann, examinateur externe, Université McGill

Dépôt initial le 8 septembre 2011

Dépôt final le 19 décembre 2011

« C'est bien sur la grande terre, mais
il me manque la mer...Moi, je m'envole
vers les Îles ! »

- C. Gaudet

REMERCIEMENTS

Tout d'abord, merci à mon directeur de recherche *Réjean Tremblay*, professeur et chercheur en aquaculture à l'UQAR/ISMER. Merci Réjean pour avoir eu confiance en moi dès le début de mes travaux. Merci également pour ta patience, ton authenticité et ta cordialité. Ce fut une formidable expérience de travailler avec quelqu'un d'aussi passionné et expérimenté que toi !

Merci à toute l'équipe de MERINOV (anciennement du MAPAQ) pour son aide et son soutien durant mes travaux sur le terrain et en laboratoire. Tout spécialement, merci à mon co-directeur *Bruno Myrand*. Merci Bruno pour ta rigueur, ton professionnalisme et pour m'avoir fait une place au sein de ton équipe, aux Iles. Ce fut très enrichissant de travailler sous ta direction.

Carole, véritable mère adoptive de MERINOV. Qu'aurais-je fait sans tes conseils judicieux autant d'ordre biologique que technique. Merci d'avoir été là pour moi dans les moments plus « rushants ». Merci pour ta générosité et ton humanisme.

Claude, toujours là pour aider...Merci Claude pour ta disponibilité et ton altruisme. Tu m'auras « sauvée », plusieurs fois, de bien des difficultés!

Yvon, Jules, Jean-Guy et *François G.* : porteurs d'eau (il m'en fallait beaucoup), conducteurs de la « Picasse » lors des nombreuses sorties dans la lagune, et bricoleurs de toutes sortes de petits trucs pour rendre la vie plus facile...Merci à vous !

François B pour les infos sur les pontes de moules, et sur la lagune d'HAM. Merci également pour ta musique, quel beau talent vous avez Daniel et toi!

Daniel, merci de ton intérêt constant pour mon projet et pour tes encouragements !

Madeleine, pour tes bouquins et les conseils professionnels !

Jacques, pour le prêt des appareils-photos et les clichés de mes expériences...Merci à toi !

Lucie, Rita et Émilie pour m'avoir aidée à résoudre les problèmes informatiques, de photocopieuse et de fax...Merci pour votre bonne humeur communicative !

Francine, Solange, Carole, Serge, Maryse et Karine, merci pour tous les partys et les 5 à 7 du bureau, ce fut des très beaux moments !

Annabelle et Élyse, étudiantes d'été en aquaculture à MERINOV, qui m'ont aidée à peser mes millions de petites cupules et papiers filtres...

Gros merci également à :

Nico Toupoint, pour tes conseils judicieux tant pour les analyses lipidiques que pour le traitement des données. Merci pour ton aide sur le terrain et pour la prise des mesures physio à 10°C ! Bien heureuse d'avoir vécu cette complicité avec toi !

Annie Seguin pour ton aide avec mes stats !

Marie-Ève Anglehart, ton amitié, tes conseils techniques et ton soutien dans les analyses de mes acides gras...Ce fut un plaisir d'être ta voisine de bureau ☺

Simon Senneville, pour ton aide en physique et ta grande patience...J'ai fini par le comprendre cet effet de Coriolis !

Pascal Rioux, Claude Belzile, Richard St-Louis, respectivement pour les analyses des sels nutritifs, la cytométrie de flux et les acides gras.

Jean-Bruno Nadalini, Sara Granier et Iften Redjah pour le temps qu'ils ont passé à me montrer comment analyser les lipides avec l'atrosan, l'estérification et la séparation des lipides neutres et polaires...

Nathalie Gauthier, Marie-Louise Chabot, et Erwann Fraboulet pour les analyses au « Coulter counter ».

Michel Fournier et Alain Huet, pour les moules !

Chantal Nadeau et Rory Miller, pour la correction des textes.

Finalement un énorme merci à des gens très précieux qui ont cru en moi et qui m'ont appuyée tout au long de mon projet :

Ma grand-mère *Julia*, mes parents *Serge et Nancy*,

Ghislain, Ann-Renée, Émilie, et les deux Steve,

Pierre et Rosemarie,

Patrick, Gladys et famille.

RÉSUMÉ

Comment *Mytilus edulis* a-t-il pu survivre et même croître dans les conditions oligotrophiques du milieu lagunaire de Havre-aux-Maisons (Qc, Can.). L'objectif de cette étude a été de comparer les caractéristiques d'un régime alimentaire naturel (ND) de la lagune de Havre-aux-Maisons avec un régime alimentaire de microalgues (MD) riche en acides gras essentiels (EFA) et de vérifier leur effet saisonnier sur la consommation en oxygène (VO_2), le taux de filtration (CR) et les profils lipidiques des moules de 1 an et 2 ans. Les hypothèses testées étaient que i) la ND, caractérisée par une forte abondance de petits hétérotrophes, est déficiente en EFA, ii) les moules nourries avec MD ont une meilleure condition physiologique que leurs congénères et iii) l'abondance d'EFA dans les membranes des branchies des moules sont reliée à leur VO_2 et leur CR selon le modèle prédit par Hulbert, suggérant que les membranes agissent comme « pacemaker » du métabolisme. Des mesures physiologiques et des analyses lipidiques ont été effectuées pour répondre à ces hypothèses. Les résultats ont montré que la composition en acides gras des deux régimes alimentaires était significativement différente pour les acides gras saturés et monoinsaturés, mais moins pour les acides gras polyinsaturés et les EFA ($23,9 \pm 0,8$ % (MD) et $21,3 \pm 1,5$ % (ND)). Les résultats de la cytométrie en flux ont démontré la grande diversité spécifique de ND comparativement à MD. Les résultats de l'effet du régime alimentaire sur la condition physiologique des moules n'ont montré aucune différence significative autant pour les moules d'un an que celles de deux ans. Les seules différences qui ont été trouvées sont des variations temporelles et entre les âges pour le CR. La troisième hypothèse n'a pu être vérifiée, car des quantités similaires d'EFA ($14,7 \pm 0,2$ % (ND) et $13,4$ % (MD)) ont été trouvées dans les branchies. En conclusion, la lagune de Havre-aux-Maisons semble définie par une microfaune planctonique relativement diversifiée possédant des teneurs en EFA couvrant les besoins physiologiques des moules d'un an et de deux ans. Cette absence de carence nutritionnelle en EFA, tout au long des saisons estivale et automnale, favoriserait la survie et la croissance de *M. edulis* dans cette lagune oligotrophe.

Mots clés : Acides gras, *Mytilus edulis*, régime alimentaire, physiologie, lagune oligotrophe

ABSTRACT

How has *Mytilus edulis* survived and even grown in the oligotrophic conditions of House Harbour lagoon (Qc., Can.). The main objective of this study was to compare the seasonal characteristics of a natural diet (ND) for House Harbor lagoon with a microalgae diet (MD) rich in essential fatty acids (EFA) in relation to oxygen consumption (VO_2), clearance rate (CR) and fatty acids profiles of one- and two-years-old mussels. We tested the hypothesis that i) natural diet, characterised by a high abundance of small heterotrophs, is deficient in EFA, ii) mussels (1 and 2-yr old) fed microalgae have a better physiological condition than mussels fed natural diet from the lagoon and iii) EFA abundance, in membranes of mussels gills, is related to mussel's VO_2 and CR as predicted by Hulbert's theory of membranes as peacemakers of metabolism. Physiological measurements and lipids analyses were done to test these hypotheses. Results showed that fatty acid compositions of both diets were different for saturated and monounsaturated fatty acids, but not different for polyunsaturated and essential fatty acids ($23.8 \pm 0.8 \%$ (MD) and $21.3 \pm 1.5 \%$ (ND)). Furthermore, flux cytometry results showed that natural diet was more diversified than microalgae diet. Thus, diet had no effect on the physiological condition of mussels of the two age classes examined. The only differences that were observed are temporal and age related variations for CR. The third hypothesis could not be confirmed due to similar EFA gills quantities ($14.7 \pm 0.2 \%$ (ND) and 13.4% (MD)). In conclusion, House Harbour lagoon seemed to be characterized by diverse planktonic micro fauna with EFA content that is sufficient for physiological conditions of one- and two-years-old mussels. This lack of EFA deficit in autumn and summer seasons will promote growth and survival of *M. edulis* in these oligotrophic conditions.

Keywords : Fatty acids, *Mytilus edulis*, diets, physiology, oligotrophic lagoon

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	IX
RÉSUMÉ	XIII
ABSTRACT.....	XV
TABLE DES MATIÈRES.....	XVII
LISTE DES TABLEAUX.....	XIX
LISTE DES FIGURES	XXI
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES	XXIII
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
LA MYTILICULTURE ET LES LAGUNES DES ÎLES-DE-LA-MADELEINE	1
LA MOULE BLEUE ET SES RELATIONS AVEC LE MILIEU AMBIANT	5
LES LIPIDES ET LES ACIDES GRAS	8
LA PHYSIOLOGIE DES BIVALVES.....	18
LES OBJECTIFS DU PROJET DE RECHERCHE	23
LES HYPOTHÈSES DE RECHERCHE.....	23
CHAPITRE 1 INFLUENCE DE LA QUALITÉ NUTRITIONNELLE DU SESTON, EN TERMES DE LIPIDES, SUR LA CONDITION PHYSIOLOGIQUE DE <i>MYTILUS EDULIS</i> CULTIVÉ EN MILIEU HÉTÉROTROPHE	25
INFLUENCE OF SESTON QUALITY, IN LIPIDS TERMS, ON PHYSIOLOGICAL CONDITION OF <i>MYTILUS EDULIS</i> GROWN IN HETEROTROPHIC LAGOON.....	26
1.1 Abstract	26

1.2 Introduction.....	27
1.3 Material and Methods	30
1.3.1 Study area	30
1.3.2 Experimental design	30
1.3.3 Diets characterization	33
1.3.4 Physiological measurements.....	34
1.3.5 Lipids analysis	36
1.3.6 Statistical analyses	37
1.4 Results	38
1.4.1 Temperature and salinity	38
1.4.2 Natural diet (ND) and microalgae diet (MD) characteristics	38
1.4.3 Nutrients.....	40
1.4.4 Bacteria and small microalgae cells.....	40
1.4.5 Mussels dry weight	42
1.4.6 Physiological measurements: oxygen consumption and clearance rates.....	42
1.4.6 Lipids classes in diets and mussels gills	44
1.4.7 Fatty acids in diets	46
1.4.8 Fatty acids in mussels gills	49
1.5 Discussion	51
1.6 Acknowledgements	58
CHAPITRE 2 CONCLUSION.....	59
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	65

LISTE DES TABLEAUX

Table 1 : Summary of two-way ANOVA for organic particulate matter (POM), inorganic particulate matter (PIM) and total particulate matter (TPM) in both diets and for all sampling periods.....	39
Table 2 : Summary of three-way ANOVA showing the effects of age, diet and sampling period on VO ₂ and CR for one- and two-year-old mussels fed with algae or natural diet.	43
Table 3 : Diets characterisation: Two-way ANOVA showing the effects of date and diet on lipids classes (%) TAG, ST, AMPL and PL in ND or MD	45
Table 4 : Mussels gills characterisation: Three-way ANOVAs showing the effect of date, age and diet on lipid classes (%) ST, AMPL, and PL for one- and two-year-old mussels fed MD or ND	45
Table 5 : Variations of lipid classes in gills of mussels in relation to significant interactions between factors as highlight in table 4 (mean $\pm$ SE). Different letters indicate significant differences inside these lipids classes.....	46
Table 6: FA composition for MD and ND during early June, early July and mid-October sampling periods. The * is for fatty acids with significant differences after sequential Bonferroni correction. All values represent mean $\pm$ SE, N=5 replicates for each period (3).....	48
Table 7: Fatty acids composition for one-yr-old mussels (gills) fed with either ND or MD. The * is for fatty acids showing significant differences after sequential Bonferroni correction. All values represent mean $\pm$ SE, N=15 replicates for each period (3).	50

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Lagune de Havre-aux-Maisons communiquant avec l'extérieur par un chenal	2
Figure 2 : Exemple de structure des phospholipides et des triacylglycérols.	9
Figure 3 : Exemple de structure membranaire avec sa bicouche de phospholipides.....	10
Figure 4 : Acide linoléique 18:3 (n-3)	11
Figure 5 : The experimental site in HH lagoon.....	30
Figure 6 : Microalgae diet setting at Merinov installations	32
Figure 7 : Experimental design for sampling periods (N=4), mussel's age (N=2) and diets (N=2).	32
Figure 8 : Characteristics of both the ND and MD in terms of seston components during the four experiment periods (mean $\pm$ SE) (Different letters = significant difference at $p < 0.05$).....	39
Figure 9 : Autotroph cells (pico-cyanobacteria, pico-eukaryotes, nano-eukaryotes, and nano-cyanobacteria) counts in both ND and MD (mean $\pm$ SE).	40
Figure 10 : Counts of high (HNA) and low nucleic acid bacteria (LNA) cells in both ND and MD (mean $\pm$ SE).	41

- Figure 11** : Mussels dry weight (g) used during the four sampling periods for one- and two-year-old mussels (mean $\pm$ SE), (Different letters = significant difference at $p < 0.05$, same letters for 1-yr-old mussels)..... 42
- Figure 12** : Oxygen consumption (VO_2) as a function of sampling period (mean $\pm$ SE). Data from different diets and age classes were pooled together as there were no significant interactions. Different letters indicate significant differences. 43
- Figure 13** : CR as a function of time and age (mean $\pm$ SE). Data from different diets were pooled together as these effects were not significant. Different letters indicate significant differences between sampling dates. 44
- Figure 14** : MDS on ND (plane line) and MD (dash line) for sampling period early June (1), early July (2) and mid-October (4). Each symbols corresponds to a replicate (N=5) per sampling period..... 47
- Figure 15** : MDS representation for fatty acids contents in gills from one- and two-yr-old mussels fed with both ND and MD. Symbols are the number of replicate for all sampling period..... 49
- Figure 16** : Relative proportion of some essential fatty acids (AA, EPA, and DHA) and polyunsaturated fatty acids in lipid polar fraction of mussel's gills feed on ND from oligotrophic lagoon and from MD. The dashed line indicates the proportion of fatty acids in the gills equal to those in the diets..... 51

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

AA	Arachidonic acid
AMPL	Acetone-mobile polar lipids
DHA	Docosahexaenoic acid
DPA	Docosapentaenoic acid
EFA	Essential fatty acids
EPA	Eicosapentaenoic acid
MUFA	Monounsaturated fatty acids
PL	Phospholipides/Phospholipids
PUFA	Polyunsaturated fatty acids
SFA	Saturated fatty acids

ST	Stérols libres/Sterols
TAGS	Triacylglycérols/Triglycerides
TFA	Total fatty acids

INTRODUCTION GÉNÉRALE

LA MYTILICULTURE ET LES LAGUNES DES ÎLES-DE-LA-MADELEINE

La mariculture, *i.e.* la culture d'organismes aquatiques en milieu marin, est une pratique de plus en plus répandue à l'échelle planétaire et semble pouvoir assurer un apport durable de ressources alimentaires à valeur nutritive élevée. La production maricole au Québec est dominée largement par la culture de *Mytilus edulis* avec environ 77% de la production maricole totale (M.A.P.A.Q 2002). En 2008, 610 tonnes de moules bleues ont été produites au Québec. Toutefois, cette quantité ne représente qu'environ 3% de toute la production de moules au Canada (Statistique-Canada 2008). Les provinces de l'Atlantique, principalement l'Île-du-Prince-Édouard, fournissent à elles seules la quasi-totalité de la production canadienne de moules de culture (M.P.O 2004-2005).

Aux Îles-de-la-Madeleine, la mytiliculture a débuté de façon expérimentale dans les années soixante-dix pour devenir une activité commerciale en 1984 (M.A.P.A.Q 2002). De toutes les activités maricoles commerciales pratiquées aux Îles-de-la-Madeleine, la culture des moules bleues est la plus importante en termes de volume produit. En 2010, trois entreprises madelinienues font l'élevage commercial de *Mytilus edulis*. La méthode de production en suspension des moules d'élevage est basée, de façon générale, sur la méthode des boudins en continu (C.S.M.O.P.M & S.O.D.I.M 2005).

Deux des trois entreprises mytilicoles concentrent leur production dans les lagunes, soit celle de Grande-Entrée (GE) et de Havre-aux-Maisons (HAM). Les lagunes sont des petits bras de mer semi-isolés par des barrières physiques (sable ou autre substrat) et sont habituellement considérées comme des milieux très productifs (Gilabert 2001; Kaiser et al. 2005). Les lagunes de GE et HAM sont reliées par un chenal étroit, et chacune

communique avec le milieu extérieur par autre un chenal (**Figure 1**). L'absence de rivières sur l'archipel contribue à limiter les apports d'éléments nutritifs aux milieux lagunaires des Iles. Ainsi, les lagunes de GE et HAM sont caractérisées par des faibles concentrations en nutriments, mais, de façon contre-intuitive, par une production primaire relativement élevée (Roy et al. 1991).



Figure 1 : Lagune de Havre-aux-Maisons communiquant avec l'extérieur par un chenal

La faible quantité en sels nutritifs qualifie les lagunes de GE et HAM comme des environnements relativement oligotrophes (Trottet et al. 2007). Les nutriments sont primordiaux pour la croissance de toute cellule phytoplanctonique (ou organisme photoautotrophe), et doivent donc être obligatoirement présents dans le milieu pour que ces organismes croissent. Les sels nutritifs disponibles pour la production primaire dans les lagunes oligotrophes proviennent probablement du recyclage par les bactéries de la matière organique dans la colonne d'eau, à la surface, et des sédiments, en plus des excréctions d'organismes hétérotrophes (Souchu & Mayzaud 1991). Ces nutriments, aussitôt produits,

sont probablement rapidement récupérés/utilisés par divers petits organismes autotrophes. Il a été avancé par Biandolino (2008) que la présence de phytoplancton de très petite taille (nanoplancton) pouvait signaler la présence d'un environnement marin oligotrophe. D'ailleurs, Kaiser et al. (2005) suggèrent que, comparativement aux gros organismes phytoplanctoniques, les plus petits auraient un avantage physiologique en présence de faibles concentrations en nutriments, ce qui favorise leur développement dans ces conditions particulières.

C'est ce qui est observé dans les lagunes des Îles. Malgré le fait que les apports nutritifs soient "faibles" ou retirés rapidement de la circulation, les petites cellules phytoplanctoniques ($< 20 \mu\text{m}$) y sont quand même abondantes (Cartier et al. 2004). Une étude menée par Roy et al. (1991) rapporte également une abondance de particules inférieures à $10 \mu\text{m}$ (nanoplancton) et une augmentation de la diversité spécifique au cours de l'été. Exception faite de courtes périodes de blooms de diatomées, la boucle microbienne de même que le microplancton hétérotrophe ($> 20 \mu\text{m}$) prédominent dans les lagunes madelinienes (Trottet et al. 2007; Trottet et al. 2008a; Trottet et al. 2008b). La productivité importante de ce complexe lagunaire peut aussi être expliquée par un accès rapide aux nutriments recyclés grâce au mélange quasi permanent de la colonne causé par les vents omniprésents sur l'archipel (Koutitonsky et al. 2002). De plus, la faible profondeur de la lagune permet à la lumière de pénétrer sur la presque-totalité de la colonne d'eau, favorisant ainsi la production primaire. Malgré les caractéristiques oligotrophes de cette lagune, la croissance des moules en culture est très rapide puisqu'elles atteignent la taille commerciale de 50 mm à l'âge d'environ 1 ½ an.

Les effets de la production mytilicole dans les lagunes des Îles-de-la-Madeleine ont été étudiés à plusieurs reprises. Ainsi, les installations mytilicoles procureraient un substrat supplémentaire aux communautés de la macrofaune (Clynick et al. 2008), ce qui augmenterait subséquemment la consommation en oxygène et le relâchement de nutriments. De plus, la mytiliculture contribuerait à enrichir les sédiments en matière organique via la déposition des fèces (Weise et al. 2009) et à augmenter l'abondance de

macro-invertébrés et de poissons benthiques (D'amours et al. 2008). Finalement, la production de moules dans la lagune de HAM entraînerait une modification des flux géochimiques benthiques et pélagiques et aurait un impact sur les sels nutritifs et donc les caractéristiques oligotrophes de la lagune (Callier et al. 2009; Richard et al. 2006; Richard et al. 2007a; Richard et al. 2007b).

Les moules retrouvées aux Îles-de-la-Madeleine appartiennent à deux espèces, *Mytilus edulis* et l'espèce *Mytilus trossulus*. Par contre, *M. trossulus* a été observée à des faibles proportions, soit de 3,5% (sur 709 individus échantillonnés) en moyenne pour divers plans d'eau des Îles (Tremblay et al. 1998b). Toutefois, depuis les années 2000, aucune étude ne rapporte la présence de *M. trossulus*. Les techniques de culture en boudins, dits traditionnels, pourraient modifier la structure génétique des moules (Myrand et al. 2009a). Toutefois, les nouvelles techniques de boudinage en continu maintenant adoptées majoritairement par les mytiliculteurs des Îles-de-la-Madeleine diminuent cet impact de modification génétique des moules (Myrand et al. 2009b). Aussi, selon une étude menée par Myrand et al. (2002) lorsqu'exposées à des conditions de stress, les moules sauvages ayant une hétérozygotie élevée provenant du Bassin de Havre-Aubert, survivent beaucoup plus longtemps que les moules dites cultivées ou sauvage ailleurs aux Îles.

Il y a eu par le passé des épisodes de mortalité estivale des moules de culture dans les lagunes d'HAM et de GE (Myrand et al. 1999; Tremblay et al. 1998c). C'est un phénomène qui s'est déroulé aux Îles-de-la-Madeleine, mais qui se produit aussi à l'échelle de l'Amérique du Nord autant dans les productions mytilicoles du Pacifique que de l'Atlantique (Emmett et al. 1987; Incze et al. 1980; Mallet et al. 1990). La mortalité massive de larges effectifs de moules serait en lien avec une fragilité physiologique entraînée par des périodes de ponte majeure concordant avec des conditions environnementales moins favorables (ex. températures élevées de l'eau) (Myrand et al. 2000). La condition physiologique des moules est donc variable au cours des saisons estivales et automnales.

LA MOULE BLEUE ET SES RELATIONS AVEC LE MILIEU AMBIANT

Les moules sont des organismes filtreurs qui se nourrissent de seston, un mélange de particules inorganiques et organiques, de tailles variables, en suspension dans la colonne d'eau (Ward & Shumway 2004). La composition du seston varie en fonction de plusieurs facteurs, dont la température et l'hydrodynamisme (Abraham 1998; Claereboudt et al. 1995). Les moules font une acquisition sélective de leur nourriture via des organes complexes (Shumway et al. 1985). Elles utilisent un mécanisme muco-cilié situé sur leurs branchies (ctenidia) et leurs palpes labiaux pour trapper et transporter les particules (Geller 2007). Quand les particules filtrées sont peu abondantes, elles sont directement acheminées des palpes vers la bouche pour leur ingestion. Si les particules sont trop abondantes, une partie sera enrobée de mucus puis évacuée avant ingestion sous forme de pseudofécès (Hawkins & Bayne 1992).

Une digestion extracellulaire complétée d'une digestion intracellulaire est effectuée respectivement dans l'intestin puis dans les tubules de la glande digestive. Les molécules organiques d'intérêt sont absorbées dans l'intestin tout au long de la digestion, puis le reste est rejeté sous forme de fécès (Hawkins et al. 1986). Des fécès d'un vert foncé signalent une trop grande quantité de particules algales ingérée et indiquent que la capacité digestive de l'hépatopancréas a dépassé sa limite (Hawkins et al. 1996; Riisgard & Mohlenberg 1979). Le cycle digestif complet, de l'entrée de la nourriture par la bouche jusqu'à sa sortie sous forme de fécès, prend de 6 à 9 heures seulement chez les bivalves (Shin et al. 2008; Wong & Cheung 2003).

Les moules sont généralement considérées comme des herbivores qui consomment surtout du phytoplancton comme des diatomées et des dinoflagellés (Lehane & Davenport 2002). Cependant, les moules peuvent être caractérisées d'omnivores (Seed & Suchanek 1992), car elles peuvent, comme bien d'autres bivalves, consommer une grande variété de particules en suspension comme des bactéries (Kreeger & Newell 2001; Langdon & Newell 1990), de la matière organique particulaire (Williams 1981), du microzooplancton, du

mesozooplancton (Davenport et al. 2000; Lehane & Davenport 2002) et, bien sûr, du phytoplancton (Cartier et al. 2004; Dupuy et al. 2000).

Les informations disponibles diffèrent quant à la taille optimale des particules que peut ingérer *M. edulis*. Des études ont révélé que les moules retenaient généralement les particules de 1-50 μm , mais que leur préférence se situait entre 3-5 μm (Cucci et al. 1985; Jorgensen 1981). Certains ont également avancé que les moules pouvaient retenir les particules $< 1\mu\text{m}$ avec une efficacité de 20 à 30 % (Hawkins & Bayne 1992; Kemp et al. 1990; Shumway et al. 1985). Mohlenberg et Riisgard (1978) ont rapporté que toutes les particules de 4 à 110 μm étaient retenues tandis que le taux de rétention variait de 75 à 90 % pour les particules $< 2\mu\text{m}$. Finalement, il a été suggéré que les moules pouvaient potentiellement, voire occasionnellement, consommer des éléments du mésozooplancton mesurant entre 200 μm et 2 mm (Lehane & Davenport 2002; Wong & Levinton 2005; Wong & Levinton 2006; Zeldis et al. 2004).

La quantité de particules disponibles influence également l'acquisition de la nourriture par la moule. Le taux de filtration des moules est influencé par des quantités extrêmes de particules organiques et inorganiques. Ainsi, le taux de filtration de la moule diminue graduellement lorsque la quantité de nourriture est trop importante ou que le milieu est trop turbide (Riisgard & Mohlenberg 1979). Il semble que ce ne soit pas le cas pour toutes les espèces filtreurs (Frost 1972) et même parfois, dans certaines études, pour *M. edulis* (Bayne et al. 1989; Bayne et al. 1993). En fait, plusieurs réponses morphologiques et physiologiques sont susceptibles d'apparaître lors d'un changement dans l'environnement "nutritionnel" des bivalves (Bayne 1993). Certaines adaptations interviennent à l'échelle de la minute, par exemple le taux de filtration face à un changement en quantité ou en qualité de nourriture, tandis que d'autres comme la modification de la taille des palpes et branchies, peuvent intervenir à l'échelle du mois.

Si le comportement alimentaire de *M. edulis* est grandement influencé par les conditions du milieu, la moule influence également l'environnement qui l'entoure. Les communautés de bivalves peuvent augmenter la biodiversité aussi bien à l'échelle locale

que régionale (voir section 1. « La mytiliculture aux Iles-de-la-Madeleine (...) »). Lorsque présentes en groupe, elles attirent plusieurs organismes de différents niveaux trophiques qui y trouvent un habitat, y font leur nid, s'y fixent ou s'y nourrissent. Plus précisément, les bivalves influencent la chaîne alimentaire (food web), l'énergie et les flux de matériel à l'échelle locale (Asmus & Asmus 2005). La présence de bivalves dans un écosystème donné entraîne des changements complexes dans la structure des chaînes alimentaires pélagiques et benthiques (Lonsdale et al. 2009). Le broutage du phytoplancton par les bivalves est un exemple de processus de contrôle important de la biomasse phytoplanctonique d'un écosystème donné (Lonsdale et al. 2009; Prins & Escaravage 2005). Les mollusques filtreurs exercent également un effet indirect sur les communautés zooplanctoniques herbivores en entrant en compétition avec elles pour les mêmes ressources alimentaires. *M. edulis* peut également exercer une pression de prédation sur le micro- et mesozooplancton (Davenport et al. 2000). Il a notamment été suggéré par Prins et Escaravage (2005) que la structure de la chaîne alimentaire pélagique pourrait être significativement affectée par la présence de moules et plus précisément par leur prédation sur les communautés zooplanctoniques (Dupuy et al. 2000; Le Gall et al. 1997).

Les relations trophiques dans un milieu dominé par des bivalves filtreurs peuvent être mises en évidence à l'aide de l'analyse de leurs contenus stomacaux (Newell & Shumway 1993). Les particules qui sont ingérées et stockées dans l'intestin et dans la glande digestive de la moule peuvent être analysées pour en étudier la nature et ainsi établir un lien entre les différentes sources de nourriture disponible de la moule. Des relations trophiques peuvent alors être mises en évidence pour plusieurs espèces marines (Phillips et al. 2003a; Phillips et al. 2003b). Par contre, l'analyse des contenus stomacaux permet difficilement de cerner l'origine exacte et la présence de chacune des particules en raison de leur petite taille ou leur état de dégradation. Idéalement, cette méthode doit être complémentée par une autre technique afin d'assurer la fiabilité des résultats. Par exemple, l'analyse des contenus stomacaux avec des marqueurs isotopes stables permet d'identifier plus exactement l'origine marine ou terrestre des particules retrouvées dans la moule (Gao et al. 2006; Hobson 1990; Kharlamenko et al. 2001; Romanuk 2005).

L'analyse de la composition lipidique des organismes marins peut également servir de marqueur qualitatif afin de mettre en évidence les relations trophiques dans les écosystèmes marins (El-Sabaawi et al. 2010; Falk-Petersen et al. 2002; Graeve et al. 1994; Graeve et al. 1997; Kharlamenko et al. 1995; Shin et al. 2008). Par exemple, Auel et al. (2002) ont pu mettre en évidence des relations prédateur-proie pour certaines espèces d'amphipodes à l'aide des signatures en acides gras. Les acides gras retrouvés dans le phytoplancton ont aussi souvent servi de marqueurs trophiques pour établir des relations du type "food web" (Napolitano et al. 1997; Reuss & Poulsen 2002). Ces marqueurs peuvent être utilisés pour mieux définir l'origine de la nourriture compte tenu de la présence d'acides gras typiques des bactéries, du phytoplancton et du zooplancton. À l'aide des signatures en acides gras, il est possible de mettre en évidence et de suivre les différents patrons de relations trophiques à partir des producteurs primaires, secondaires et finalement des organismes supérieurs (bivalves). Comme les moules peuvent assimiler différents types de nourriture, des bactéries jusqu'au mésozooplancton, de nombreuses signatures distinctes en acides gras devraient être présentes dans leurs différents tissus.

LES LIPIDES ET LES ACIDES GRAS

La grande famille des lipides comprend plusieurs composés dont les phospholipides, les stéroïdes, les triglycérides, les polyisoprénoïdes et les acides gras (Voet & Voet 1998). Les huiles, graisses, cires, certaines vitamines et hormones, de même que la plupart des constituants non protéiques des membranes cellulaires sont des lipides. Les lipides sont des molécules organiques peu solubles ou pratiquement insolubles dans l'eau, mais solubles dans des solvants organiques non polaires (dichlorométhane, méthanol, chloroforme) (Lodish et al. 2005). Ces molécules au comportement hydrophobe peuvent donc être séparées des autres substances biologiques par l'action de solvant organique et leurs différentes classes distinguées à l'aide des techniques de chromatographie (Voet & Voet 1998).

Les lipides contenus dans les tissus des organismes peuvent être divisés en deux catégories, soit les lipides neutres et les lipides polaires. Les lipides neutres jouent le rôle de réserves énergétiques chez les animaux. Chez les bivalves, ils sont majoritairement constitués de triacylglycérols (**Figure 2**), qui sont des molécules de glycérol sur lesquelles sont greffés trois acides gras par des liens esters (Napolitano et al. 1988). Étant non polaires ces lipides peuvent se condenser sous forme de gouttelettes lipidiques permettant de les emmagasiner rapidement et facilement. Les lipides polaires, constitués principalement des phospholipides, sont les composants des lipides membranaires (**Figure 2**). Les phospholipides sont constitués d'une tête hydrophile variable (choline, sérine, éthanolamine, inositol) favorisant les interactions avec les protéines et d'une queue formée de deux acides gras. Les membranes sont des mosaïques fluides où la plupart des molécules peuvent se déplacer dans le plan de la membrane et sont formées de deux couches de phospholipides assemblées à des protéines par des liaisons covalentes (**Figure 3**). Au travers des phospholipides, d'autres lipides polaires peuvent se retrouver en quantité moindre, tels les stérols et les sphingolipides. Seulement des conditions sévères peuvent changer la proportion et la constitution des phospholipides dans les tissus (Pirini et al. 2007). Un changement dans le régime alimentaire affectera donc en premier les lipides neutres, puis les lipides polaires (Pernet et al. 2010; Pirini et al. 2007).

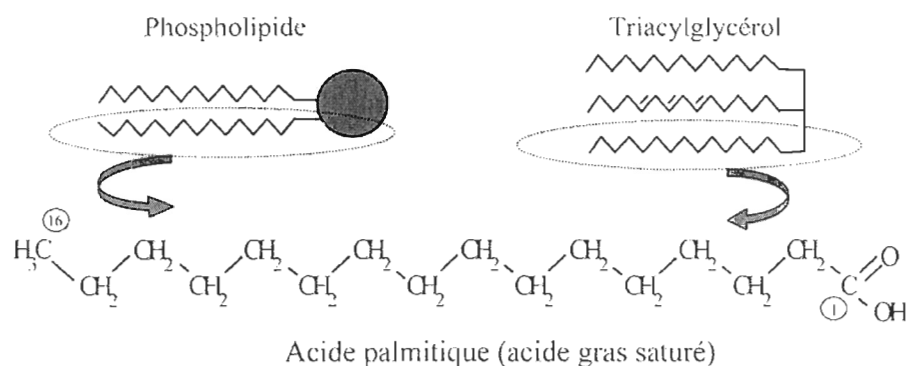


Figure 2 : Exemple de structure des phospholipides et des triacylglycérols.

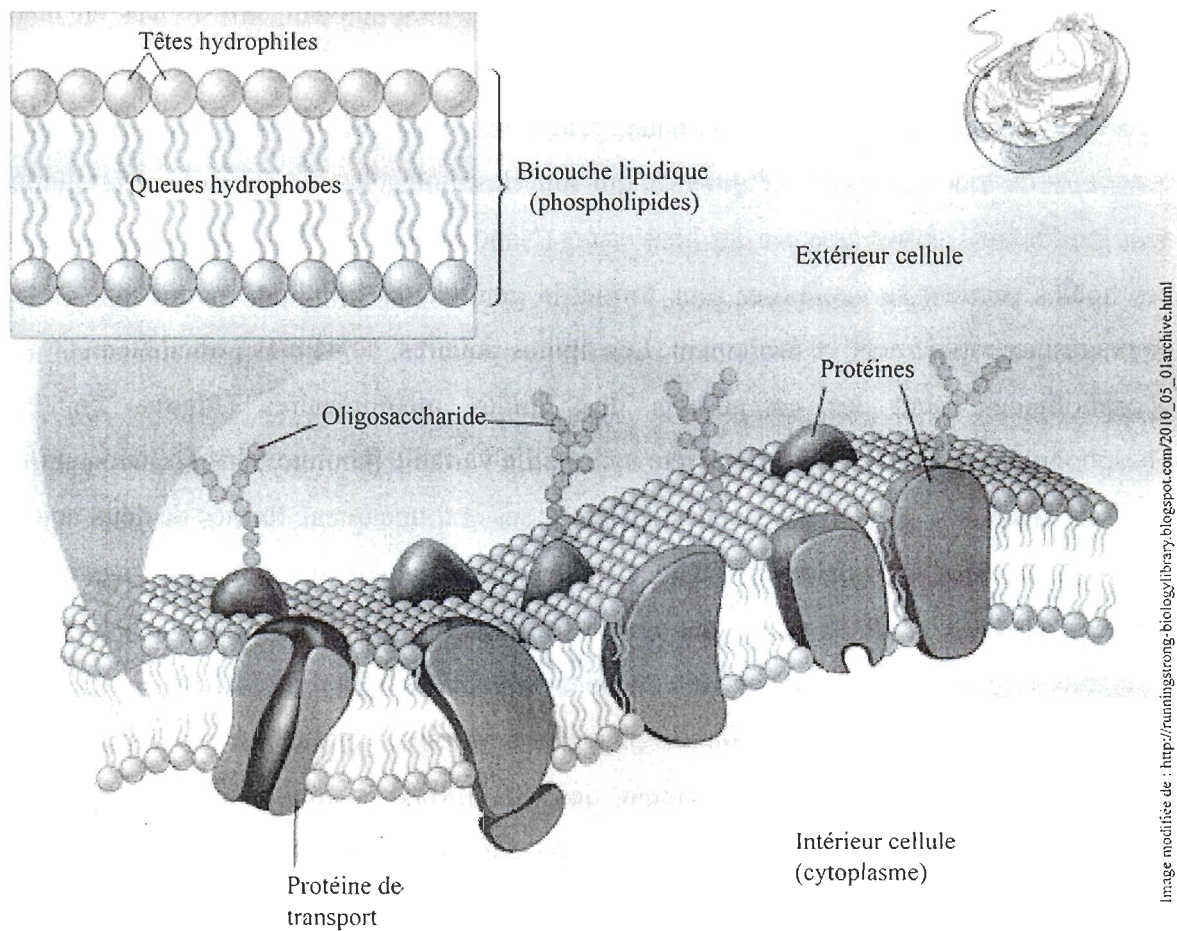


Figure 3 : Exemple de structure membranaire avec sa bicouche de phospholipides.

Les acides gras sont la base structurante des triglycérides et des phospholipides et sont constitués d'une longue chaîne hydrocarbonée, habituellement de 14 à 24 carbones, porteuse d'un groupement carboxylique à une extrémité (**Figure 1**). Les acides gras sont répartis en trois catégories : les saturés, les monosaturés et le polyinsaturés. Les acides gras polyinsaturés comprennent les acides gras dits essentiels, comme l'acide arachidonique (20:4n6, AA), l'acide eicosapentaénoïque (20:5n3, EPA) et l'acide docosahexaénoïque (22:6n3, DHA), reconnus par leur importance nutritionnelle pour la survie et la croissance des organismes marins (Glencross 2009; Langdon & Waldock 1981) mais aussi parce que

les animaux ne peuvent les synthétiser. La nomenclature utilisée pour décrire les différents acides gras est très simple. Par exemple, un acide gras saturé comme l'acide myristique est décrit sous la forme 14:0 (nombre de carbones dans l'acide gras : nombre d'insaturations), ce qui indique un acide gras sans double liaison (aucune insaturation) avec un assemblage de 14 carbones où le carbone d'une extrémité est un groupement carboxylique (-COOH) et celui à l'autre extrémité un méthyle (CH₃). Un acide gras monoinsaturé comme l'acide oléique est décrit sous la forme 18:1 (n-9 ou Δ⁹), ce qui indique un acide gras avec une double liaison (ou une insaturation) pour un assemblage de 18 carbones et où l'insaturation se trouve au 9e carbone à partir du groupement méthyle.

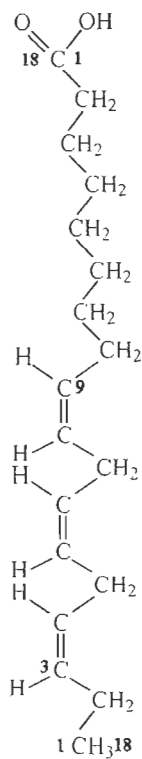


Figure 4 : Acide linoléique 18:3 (n-3)

Finalement, un acide gras polyinsaturé comme l'acide α-linoléique, un oméga-3, est représenté par la nomenclature 18:3 (n-3), ce qui indique un acide gras à 18 carbones et 3

doubles liaisons dont la première se trouve au niveau du 3^e carbone à partir du groupement méthyle (**Figure 4**), et les trois doubles liaisons se suivent à tous les trois carbones vers le groupement carboxylique. Les doubles liaisons, sur les acides gras monoinsaturés et polyinsaturés ont presque toujours la configuration *cis* (hydrogènes du même côté sur les carbones des doubles liaisons). Cette configuration entraîne une modification dans le compactage de la molécule et diminue les interactions de Van der Waals et donc une baisse du point de fusion, contrairement à la configuration *trans* (Voet & Voet 1998). Les termes oméga-3 et oméga-6 indiquent les acides gras polyinsaturés contiennent respectivement 3 ou 6 doubles liaisons.

Les acides gras constituent une source majeure d'énergie pour le métabolisme des organismes vivants via la beta-oxydation, mais sont également conservés pour leur rôle fonctionnel dans les membranes cellulaires (Lodish et al. 2005). Ils se retrouvent rarement sous forme libre dans la nature (Voet & Voet 1998). Certains omégas-3 et 6, tels le 18:2(n-6) et 18:3(n-3), acides gras dits précurseurs d'acides essentiels, ne peuvent pas être synthétisés *de novo* par les animaux à cause de l'absence de la machinerie enzymatique (désaturases et élongases) nécessaire pour les produire et doivent donc provenir de l'alimentation (Henderson & Tocher 1987). En milieu marin, la source majoritaire des omégas-3 et -6 sont les microalgues. Toutefois, certains animaux aquatiques peuvent synthétiser des AA, EPA et DHA si les précurseurs, soit l'acide linoléique (18:2n6) et l'acide linolénique (18:3n3), sont disponibles dans la nourriture (Glencross 2009). Cependant, l'efficacité avec laquelle les précurseurs peuvent être désaturés et allongés en AA, EPA et DHA varie considérablement entre les espèces et aucune étude n'a démontré un potentiel de synthèse des AA, EPA et DHA chez les bivalves (Albentosa et al. 1996; Chu & Greaves 1991; Delaunay et al. 1993; Dunstan et al. 1996; Waldock & Holland 1984). Les invertébrés de la côte Est du Canada sont caractérisés par des hauts niveaux de AA, EPA et le DHA, qui proviennent de leur capacité à assimiler des microalgues (Budge et al. 2001; Copeman & Parrish 2003).

Le DHA est généralement impliqué dans la régulation de la fluidité membranaire grâce à la présence d'une double liaison créant des angles dans les chaînes des acides gras constituant les phospholipides, ce qui augmente le désordre dans la membrane cellulaire et favorise le maintien de la fluidité en température froide (Hazel 1995). Chez les organismes ectothermes, comme les bivalves, une variation de température influence la structure tridimensionnelle et la fluidité des membranes cellulaires, ce qui peut entraîner leur dysfonctionnement. Pour contrer ce phénomène, les animaux réorganisent la composition en acides gras de leurs phospholipides membranaires par un processus nommé "adaptation homéoviscieuse" (Hazel 1995; Parent et al. 2008). Les ectothermes doivent augmenter la quantité d'acides gras polyinsaturés dans leurs membranes cellulaires par temps froid pour en augmenter la fluidité et, au contraire, y incorporer des acides gras saturés lors de températures plus chaudes (Sinensky 1974). En effet, plus le nombre d'insaturations est élevé dans les acides gras, plus le désordre est important dans la membrane cellulaire et plus le caractère fluide des lipides membranaires augmente (Voet & Voet 1998). Parent et al. (2008) ont montré que l'allongement des chaînes d'acides gras polyinsaturés chez *Mercenaria mercenaria* était un mécanisme de régulation indépendant de la quantité de nourriture disponible lors d'une baisse de température. La régulation de la fluidité membranaire par la composition en acide gras pourrait également être un moyen de régulariser le taux métabolique. En effet, une plus grande fluidité membranaire liée à un apport en acide gras polyinsaturés plus grand serait corrélée à un niveau métabolique plus important (Hulbert & Else 2005). Plus spécifiquement, les animaux possédant une activité métabolique plus élevée auraient, dans leurs membranes, des proportions plus élevées d'acides gras polyinsaturés tandis que ceux ayant une activité métabolique plus faible auraient seraient pourvus d'une plus grande proportion d'acides gras monoinsaturés (Hulbert 2007). Les différences dans les lipides membranaires exerceraient leur effet en changeant l'activité moléculaire des protéines membranaires. Ainsi, les membranes pourraient agir comme les « pacemakers » du métabolisme (Hulbert & Else 1999).

Si le DHA est perçu comme un acide gras ayant essentiellement un rôle de structure au sein de la membrane, d'autres acides gras peuvent agir comme messagers cellulaires,

tels l'AA et l'EPA, qui sont des précurseurs des écosanoïdes (Howard & Stanley 1999). Les écosanoïdes sont des molécules impliquées dans les réponses immunitaires ou inflammatoires (Stanley-Samuelson 1994). Chez les bivalves, la présence importante d'AA et d'EPA est reliée à une réponse immunitaire accrue, caractérisée par une augmentation du nombre d'hémocytes (Delaporte et al. 2007; Delaporte et al. 2006). Chez le pétoncle géant, *Placopecten magellanicus*, l'EPA semble également jouer un rôle important dans le maintien de la fluidité membranaire (Hall et al. 2002).

Les acides gras polyinsaturés sont synthétisés en grande partie par le phytoplancton marin (producteurs primaires) et sont transférés aux niveaux trophiques supérieurs sous une forme inchangée ou reconnaissable (Dalsgaard et al. 2003). La diversité structurelle et la stabilité des acides gras retrouvés dans le phytoplancton en font d'excellents biomarqueurs. Des acides gras spécifiques aux différents groupes d'espèces composant le seston peuvent donc être mis en évidence.

Caractéristiques lipidiques du seston

Puisque la composition du seston est très variable d'un endroit à un autre, sa composition en acides gras sera aussi très variée. Les communautés bactériennes représentent une proportion considérable de carbone organique dans les écosystèmes marins, et particulièrement dans les systèmes oligotrophiques comme dans les milieux lagunaires des Îles-de-la-Madeleine (Legendre & Rivkin 2005; Trottet et al. 2007). Les milieux marins dominés par la présence de réseaux bactériens sont communément caractérisés par la présence d'acides gras saturés de 14 à 16 carbones (Findlay et al. 1990; Zhukova & Kharlamenko 1999). Les acides gras bactériens sont rarement insaturés, mais ils sont souvent ramifiés ou hydroxylés (Voet & Voet 1998). Les bactéries peuvent également aussi être identifiées à l'aide de l'acide gras 18:1(n-7) (Biandolino et al. 2008; Kharlamenko et al. 1995).

Les environnements caractérisés par une forte dominance en phytoplancton présentent des signatures en acides gras polyinsaturés (n-3) de 16, 18, 20 et 22 carbones

(Dunstan et al. 1996; Fernandez-Reiriz et al. 1998; Langdon & Waldock 1981; Napolitano et al. 1993; Napolitano et al. 1997; Zhukova & Aizdaicher 1995). Plus précisément, les acides gras saturés 14:0 et 16:0, mono-insaturés 16:1(n-7), et poly-insaturés 20:4(n-6) et 20:5(n-3) proviennent des diatomées (Biandolino et al. 2008; Dunstan et al. 1994; Shin et al. 2008; Virtue et al. 1993). La composition des primnesiophytes ressemble à celle des diatomées mais en ajoutant les acides gras 18:1(n-9) et 18:4(n-3) et en enlevant 20:4(n-6) (Volkman et al. 1989). Les dinoflagellés sont identifiés grâce aux acides gras 18:4(n-3) et 22:6(n-3) (Mansour et al. 1999; Pernet et al. 2010). Selon Von Elert and Wolffrom (2001), certaines cyanobactéries seraient de faible qualité alimentaire, pour des espèces marines herbivores, à cause de leur déficience en acides gras essentiels.

La présence de zooplancton dans le régime alimentaire des moules est identifiée grâce la grande concentration de 18:1 (n-9) et de 20:1 (n-9) (Biandolino et al. 2008; Falk-Petersen et al. 2002). Certaines espèces de zooplancton seraient capables de synthétiser *de novo* des acides gras polyinsaturés par l'élongation de chaînes d'acides gras plus courtes (Chu & Greaves 1991; Lubzens et al. 1985). En somme, plus de la moitié des acides gras retrouvés chez les plantes et les animaux sont insaturés ou souvent polyinsaturés (Das 2006).

Caractéristiques lipidiques des tissus des bivalves

Il semble qu'il y ait des mécanismes de sélection pour l'incorporation d'acides gras spécifiques chez les bivalves. Par exemple, les acides gras 20:5(n-3), 22:6(n-3) et 20:4(n-6) sont présents en plus grande quantité dans les tissus de *Mercenaria mercenaria* que dans le milieu ambiant (Parent et al. 2008). Les profils en acides gras des lipides neutres (réserves) peuvent aussi être très différents de ceux des membranes cellulaires constituant les différents tissus.

Lorsque les acides gras dans les tissus des moules sont constitués d'une grande quantité d'acides gras insaturés, on peut supposer que leur régime alimentaire était surtout composé de phytoplancton. Cependant, lorsque le milieu est déficient en cellules

phytoplanctoniques, les détritiques organiques et les bactéries peuvent entrer en plus grande proportion dans le régime alimentaire des moules (Rodhouse et al. 1984). Les moules qui proviennent d'un milieu riche en matière organique et en bactéries auront des plus grandes proportions d'acides gras saturés 20:0 dans leurs tissus (Galap et al. 1999).

Il a été avancé que des moules ayant un régime alimentaire pauvre en EPA et DHA pourraient, par l'allongement de certaines chaînes carbonées, remodeler certains précurseurs pour produire des "remplaçants" aux acides gras essentiels manquants (Klingensmith 1982; Zhukova 1991). Ces acides gras portent le nom de NMID ou "non-methylene-interrupted dienoic". Les NMID forment une classe particulière d'acides gras qui sont trouvés dans les tissus de certains bivalves (Barnathan 2009; Delaporte et al. 2005; Kraffe et al. 2004). Ces acides gras à 20 (20:2 Δ 5,11 et 20:2 Δ 5,13) puis à 22 carbones (22:2 Δ 7,13 and 22:2 Δ 7,15) constitueraient le résultat de la biosynthèse *i.e.* de l'élongation et de la désaturation des acides gras 18:1 (n-9) et 16:1 (n-7) trouvés dans le seston (Pirini et al. 2007). Il semble que les NMID incorporés dans les membranes cellulaires pourraient procurer aux bivalves une meilleure résistance contre les variations physicochimiques du milieu et contre les attaques des lipases. De plus, il semble que ces acides gras "spéciaux" pourraient agir en synergie avec les plasmalogènes (glycérophospholipides liés à un éther ou à un autre groupement) (Voet & Voet 1998) pour intervenir au niveau de la dynamique membranaire (Kraffe et al. 2004). Les NMID seraient présents en grande proportion dans les phospholipides (Joseph 1982) et seraient donc impliqués dans des fonctions de structure (Klingensmith 1982). Les NMID seraient également distribués en plus grande quantité dans les organes les plus exposés à l'environnement ambiant comme les branchies, le manteau et le pied (Klingensmith 1982). En somme, la composition en acides gras des mollusques marins est principalement dépendante de leur régime alimentaire, mais aussi de mécanismes de sélection au moment de l'ingestion et de la modification de certains acides gras (Fernandez-Reiriz et al. 1998).

La composition des bivalves en certains acides gras spécifiques peut varier selon le régime alimentaire mais aussi selon plusieurs facteurs internes ou externes, comme le stade

gamétogénique ou les variations temporelles (Beninger 1984; Brazao et al. 2003; Kluytmans et al. 1985). En effet, la composition en acides gras des tissus des moules et de plusieurs bivalves est grandement influencée par des variations temporelles telles les variations saisonnières (Brazao et al. 2003; Okumus & Stirling 1998; Pazos et al. 1996; Ruiz et al. 1992; Ventrella et al. 2008; Zandee et al. 1980).

Les variations dans le contenu en acides gras insaturés des tissus peuvent également exprimer l'appartenance à différentes espèces de bivalves qui vivent dans un même environnement et qui ont un régime alimentaire identique. La capacité à incorporer, dans leurs membranes, les acides gras insaturés provenant de l'alimentation peut aussi refléter des différences dans les caractéristiques génétiques de certains groupes d'une même espèce (Kraffe et al. 2008).

Finalement, la composition en acides gras des membranes des bivalves peut aussi être influencée par les stress oxydatifs (Pernet et al. 2010). Plus les membranes cellulaires sont pourvues d'acides gras insaturés (animaux d'eau froide), plus fragiles ils seront face aux stress oxydatifs (Abele & Puntarulo 2004). Les radicaux libres, les peroxydes et les ions oxygène libres, formés lors de la respiration cellulaire, peuvent endommager les cellules des animaux surtout durant des périodes de stress environnementaux. En effet, il y aura une formation plus importante de ces déchets dans la cellule lorsque les animaux seront soumis à des conditions de stress tels une variation de température, d'oxygène dissous, de nourriture etc. Les ectothermes vivant dans des environnements froids possèdent conséquemment des hauts niveaux d'antioxydants, tels des grandes quantités de α -tocophérol (vitamine E) et d'enzymes superoxyde dismutase (SOD), pour contrer ces stress oxydatifs (Abele & Puntarulo 2004).

L'analyse de la composition en acides gras de certains tissus permet de détecter les variations multiples et complexes engendrées par des changements de régime alimentaire aussi bien que des changements environnementaux, individuels ou interindividuels. Shin et al., (2008) ont démontré que la glande digestive des moules était le meilleur tissu pour l'analyse des acides gras à la suite d'un changement rapide de régime alimentaire. Cet

organe pourrait donc être un bon marqueur pour identifier les fluctuations à court terme des conditions alimentaires. La glande digestive étant un tissu de stockage à court terme des réserves énergétiques, elle est tout à fait appropriée pour analyser l'apport alimentaire des moules. Toutefois, il est préférable d'isoler les branchies pour valider la régulation différentielle potentielle des acides gras des membranes cellulaires en fonctions de différents facteurs (Pernet et al. 2007; Pernet et al. 2008). Des tissus exposés directement aux conditions environnementales et qui emmagasinent peu de réserves lipidiques, telles les branchies, sont intéressants pour l'étude de la régulation des teneurs en acides gras dans les membranes cellulaires.

LA PHYSIOLOGIE DES BIVALVES

La variation de la condition physiologique des bivalves peut être caractérisée à l'aide de diverses méthodes comme l'analyse de l'index de la glande digestive (Cartier et al. 2004; Lemaire et al. 2006) ou encore la mesure directe de divers paramètres physiologiques (Beiras et al. 1994; Tremblay et al. 1998c; Widdows & Johnson 1988). La consommation en oxygène et le taux de filtration peuvent être, à eux seuls, de très bons indicateurs pour l'estimation de la condition physiologique de certaines espèces de bivalves (Bierbaum & Shumway 1988).

La consommation en oxygène de plusieurs espèces marines, soumises à des conditions variables, a grandement été documentée (Jorgensen 1976; Previati et al. 2010; Shek & Liu 2010; Stejskal et al. 2009; Valverde et al. 2009). La mesure de la respiration permet d'évaluer, entre autres, les coûts métaboliques associés au maintien des fonctions vitales chez les animaux (coût du métabolisme de base), mais permet également de mesurer les coûts métaboliques pour « vivre » *i.e.* les coûts de la nutrition, de la digestion, de la locomotion, de la reproduction, etc (métabolisme actif). La consommation en oxygène des bivalves est habituellement mesurée sur un spécimen individuel qui est immergé dans une enceinte scellée remplie d'eau de mer pré-oxygénée par bullage. La déplétion en oxygène

est mesurée par une électrode insérée à l'intérieur de l'enceinte qui permet de suivre en continu la baisse de pression partielle en oxygène (pO_2) dans l'eau. L'électrode est reliée à un oxymètre et à un enregistreur. La baisse du contenu en oxygène est quantifiée en mesurant la pente de la droite obtenue (diminution de la pression partielle en oxygène en fonction du temps) pendant un laps de temps connu. La pression atmosphérique, la température et la salinité de l'eau dans les enceintes sont des variables qui influencent la solubilité de l'oxygène dans l'eau. Il est donc important de considérer ces variables dans la conversion des résultats de la pO_2 en concentration d'oxygène ($ml O_2$ par L) (Arifin & Bendell-Young 2001; Widdows & Johnson 1988).

La mesure du taux de filtration chez les bivalves a fait l'objet d'intenses discussions et de nombreux désaccords. Les auteurs ne s'entendent pas sur l'utilisation des différentes méthodes ni sur l'interprétation des résultats obtenus (Bayne 2004; Petersen 2004; Riisgard 2004). En résumé, il existe deux grandes approches pour le calcul du volume d'eau pompé par les bivalves (Coughlan 1969): (1) méthodes directes où est mesuré le courant créé par le siphon de l'animal qui s'alimente; (2) méthodes indirectes basées sur des taux calculés à partir de la diminution des particules présentes dans un volume d'eau connu pendant que s'alimente l'animal. Selon certains auteurs, il est important de faire une distinction entre ces deux approches. Les méthodes directes ne mesurent que le taux de pompage alors que les méthodes indirectes mesurent le taux de filtration (Coughlan 1969).

Parmi les approches indirectes¹, il y a la méthode en circuit ouvert ("flow-trough chamber") où la nourriture circule continuellement à l'intérieur de petites chambres contenant un ou plusieurs bivalves (Filgueira et al. 2006; Newell & Shumway 1993). La différence entre la quantité de nourriture mesurée dans le flux entrant et le flux sortant permet le calcul du taux de filtration. Riisgard et Mohlenberg (1979) ont même développé un appareil d'enregistrement automatique pour la mesure du nombre de particules dans l'eau inhalée versus le nombre de particules se trouvant dans l'eau exhalée, à partir des

¹ Seulement les méthodes indirectes seront décrites ici. C'est la méthode indirecte de Coughlan qui sera utilisée dans cette présente étude.

siphons du bivalve. La circulation continue évite des biais possibles dus à la recirculation d'eau à l'intérieur des enceintes et devrait fournir, théoriquement, des valeurs de taux de filtration plus justes. Une autre approche indirecte est la méthode de bio déposition utilisée par Iglesias et al. (1998). Cette approche repose sur le calcul du ratio de la matière inorganique assimilée versus celle qui est rejetée sous forme de fécès et pseudofécès (Hawkins et al. 1996). Finalement, il y a l'approche indirecte du taux de retrait de particules ("particle-clearance") utilisée par Coughlan (1969). Elle consiste à prendre des échantillons d'eau réguliers dans des enceintes contenant les moules individuelles et remplies d'un volume d'eau connu et maintenu en circulation par bullage ou par un agitateur. La déplétion de nourriture est estimée par la diminution Log linéaire de la quantité de particules dans le temps (temps 0, 1, 2, etc.). Les particules de nourriture sont habituellement dénombrées avec un compteur de particules électronique (« Coulter Counter »). Avec cette dernière approche, il est important de prendre en considération l'éventuelle sédimentation ou la croissance des particules dans chaque enceinte en comparant avec une enceinte témoin (sans moule mais avec des coquilles vides). Cette valeur témoin est ensuite utilisée pour corriger le calcul du taux de filtration. Malgré toutes les approches et méthodes clairement décrites, il n'en demeure pas moins qu'il n'y a pas de consensus clair sur la technique idéale à utiliser pour la mesure du taux de filtration chez les bivalves.

L'assimilation de la matière organique peut aussi servir d'indicateur de la condition physiologique des bivalves. Comme pour la mesure du taux de filtration, il existe plusieurs approches pour mesurer l'efficacité d'absorption de la nourriture chez les bivalves (Navarro & Thompson 1994). La méthode de Conover (1966), qui est probablement la plus utilisée, détermine la fraction de l'énergie retirée par les processus digestifs quand la matière particulaire passe dans l'animal (Bayne et al. 1987). Cette méthode assume que seule la fraction organique de la nourriture est significativement affectée par les processus digestifs.

En intégrant la mesure de certains paramètres physiologiques : consommation en oxygène, taux de filtration et d'assimilation (et parfois taux d'excrétion) il est possible de

déterminer le potentiel de croissance des bivalves. Le calcul du potentiel de croissance, communément appelé "Scope for growth", a été grandement utilisé pour estimer la croissance et la survie chez plusieurs espèces de bivalves évoluant dans divers milieux (Bayne et al. 1989; Beiras et al. 1994; Helson & Gardner 2007; Labarta et al. 1997; Sara & Pusceddu 2008; Smaal & Vonck 1997; Tremblay et al. 1998c; Widdows & Johnson 1988). Plus concrètement, cette méthode permet d'estimer l'énergie disponible pour la production de tissus (croissance) et la reproduction puisqu'elle est basée sur l'analyse physiologique du budget énergétique plutôt que sur la mesure directe de la croissance (Widdows & Johnson 1988). Toutefois, plusieurs autres aspects sont à considérer pour avoir une compréhension plus complète de la complexité du budget énergétique total des mollusques/bivalves.

Les modèles de budget énergétique dynamique ("Dynamic energetic budget (DEB)") décrivent comment les individus font l'acquisition et utilisent leur énergie. Ces modèles peuvent aussi servir à faire des liens entre les différents niveaux d'organisation biologiques (Kooijman 2001; Nisbet et al. 2000). Plus concrètement, le fonctionnement de ces modèles repose sur l'utilisation d'équations différentielles pour décrire de façon mécanistique le taux d'assimilation et d'utilisation de l'énergie pour le fonctionnement du métabolisme de base, de la croissance et de la reproduction. Ces taux dépendent de plusieurs facteurs dont l'âge, la taille, le sexe de l'organisme, etc. et des facteurs environnementaux tels que la température, la quantité de nourriture, etc. (Guyondet et al. 2010; Nisbet et al. 2000).

La condition physiologique et la croissance de *M. edulis* sont grandement influencées par plusieurs facteurs externes comme la température, la salinité, les sources de nourriture, l'oxygène dissous, la vitesse du courant, etc. (Archambault et al. 1999; Lesser et al. 2010; Navarro et al. 1991; Norkko et al. 2005). La disponibilité de la nourriture semble être un des facteurs les plus importants qui influencent la croissance des moules (Beiras et al. 1994; Page & Hubbard 1987; Seed & Suchanek 1992). La maturation sexuelle des moules serait également étroitement liée à la disponibilité et à la qualité de la nourriture ingérée (Hawkins & Bayne 1992; Pieters et al. 1980). La quantité de nourriture, et plus

spécifiquement sa qualité, seraient donc des facteurs déterminants de la croissance de *M. edulis* (Fréchette & Bourget 1987). L'ajout de semoule de maïs à un régime alimentaire à base de microalgues a été testé sur différents bivalves à divers stades de leur vie (Pérez Camacho et al. 1998). Les résultats ont démontré que ce régime alimentaire constituait un très bon complément pour l'alimentation des larves de *Ruditapes decussatus* en augmentant leur indice de condition. Cet exemple concret démontre bien comment le type d'alimentation peut moduler certains aspects de la croissance chez les bivalves. Dans la même lignée, une étude de Pirini et al. (2007) a comparé trois lots de *M. galloprovincialis* soumises à différents régimes alimentaires : (1) pas de nourriture, (2) nourries avec des microalgues semblables à celles retrouvées de leur milieu naturel et (3) nourries avec du germe de blé. Les résultats de cette étude démontrent que (1) la privation de nourriture influence peu la composition en lipides et en acides gras totaux des moules, ce qui démontre leur grande capacité d'adaptation et de régulation face à des conditions de stress, (2) le régime à base de microalgues n'a pas modifié la croissance et la composition en acides gras totaux des moules et (3) les moules nourries avec du germe de blé ont vu leur indice de condition augmenter et leur composition totale en acides gras changer, ce qui confirme qu'elles sont véritablement capables de s'adapter à des conditions trophiques inhabituelles. Plusieurs études ont été consacrées à l'effet du régime alimentaire sur la croissance de certains bivalves ainsi que leur composition en lipides, et plus concrètement en acides gras, de certains bivalves (Albentosa et al. 1999; Albentosa et al. 1996; Caers et al. 1999; Delaporte et al. 2005; Milke et al. 2006; Pirini et al. 2007; Von Elert & Wolffrom 2001). Toutefois, à notre connaissance, aucune étude n'a examiné l'effet de la composition lipidique du régime alimentaire sur les paramètres physiologiques des bivalves, et particulièrement sur la composition des membranes cellulaires des branchies, un tissu ayant un rôle primordial dans la prise d'oxygène et de nourriture.

LES OBJECTIFS DU PROJET DE RECHERCHE

Les conditions particulières de la lagune HAM, auxquelles s'ajoutent les effets de la pratique mytilicole, en font un écosystème particulier avec des relations très distinctes entre la moule et son milieu. L'objectif principal du présent projet de recherche est de vérifier l'influence de la qualité du seston naturel de la lagune HAM, riche en hétérotrophes et pauvre en autotrophes, sur la condition physiologique de *M. edulis*.

Ce projet permettra de mieux comprendre comment la moule est influencée par la composition de son régime alimentaire (en termes de composition en classes de lipides et en acides gras). L'évaluation sera faite à partir de la mesure de certains paramètres physiologiques et de sa composition en acides gras. Les objectifs plus spécifiques sont de (1) caractériser la quantité et la qualité du seston de la lagune d'HAM (en termes de profils en acides gras et en classes de lipides); (2) vérifier la consommation en oxygène et le taux de filtration de moules de 1 an et 2 ans soumises à deux régimes alimentaires différents, soit un régime naturel provenant de la lagune d'HAM et un autre constitué de microalgues produites en laboratoire (*Nannochloropsis oculata*, *Pavlova lutheri* et *Isochrysis galbana*); et finalement (3) vérifier la composition en acides gras des membranes cellulaires des branchies des moules soumises à chacun des deux régimes alimentaires.

LES HYPOTHÈSES DE RECHERCHE

À ces objectifs viennent se lier différentes hypothèses :

H(1) : Le régime alimentaire naturel, caractérisé par une forte abondance de petits hétérotrophes, est déficient en acides gras essentiels (EFA).

H(2) : Les moules de 1 an et 2 ans qui ont été nourries avec des microalgues riches en EFA montrent une meilleure condition physiologique que les moules provenant du milieu naturel.

H(3) : L'abondance d'EFA dans les membranes des branchies de moules est reliée à leur consommation en oxygène et au taux de filtration, en conformité avec la théorie d'Hulbert, qui considère que les membranes agissent comme le « pacemaker » du métabolisme.

CHAPITRE 1

INFLUENCE DE LA QUALITÉ NUTRITIONNELLE DU SESTON, EN TERMES DE LIPIDES, SUR LA CONDITION PHYSIOLOGIQUE DE *MYTILUS EDULIS* CULTIVÉ EN MILIEU HÉTÉROTROPHE

Mytilus edulis, cultivée commercialement dans les lagunes des Îles-de-la-Madeleine (QC, Canada) est soumise à des variations saisonnières des composantes de son régime alimentaire. Les diverses communautés microscopiques qui sont assimilées par *M. edulis* dans la lagune de Havre-aux-Maisons (HAM) ont une valeur nutritive variable et sont majoritairement dominées par des petits hétérotrophes. Les différentes classes de lipides et acides gras des éléments consommés par les moules de la lagune HAM sont susceptibles d'influencer leur condition physiologique. Quatre séries de mesures physiologiques (taux de consommation en oxygène et de filtration) ont été effectuées entre mai et octobre 2009 sur des moules de 1 an et 2 ans provenant de la lagune HAM. Ces moules ont été soumises à (1) leur régime alimentaire naturel ou à (2) un mélange de microalgues riches en acides gras essentiels. Les résultats des mesures physiologiques ont été mis en relation avec la qualité du régime alimentaire caractérisée par sa composition au niveau des différentes classes de lipides et en acides gras. Aucune différence significative n'a été notée au niveau des paramètres physiologiques entre les moules soumises à des régimes alimentaires différents. Seulement des variations temporelles entre les quatre blocs et entre les âges pour le taux de filtration ont été notées. Les différences significatives entre les deux régimes alimentaires se situent au niveau des acides gras saturés et monoinsaturés. Des petites différences ont également été notées dans la composition, en acides gras polyinsaturés, des branchies de moules.

Mots clefs : Taux métaboliques, lipides, acides gras, *Mytilus edulis*, régimes alimentaires

INFLUENCE OF SESTON QUALITY, IN LIPIDS TERMS, ON PHYSIOLOGICAL CONDITION OF
MYTILUS EDULIS GROWN IN HETEROTROPHIC LAGOON

1.1 ABSTRACT

Mytilus edulis, grown commercially in Magdalen Islands lagoons (QC, Canada), depends on natural plankton with seasonal variations in dietary nutritional value. The microbial communities assimilated by *M. edulis*, in House Harbour (HH) lagoon, are mainly dominated by small heterotrophic eukaryotes, which vary taxonomically and in terms of lipid content over the growing season. Particular lipids classes and fatty acids found in the HH mussels' food source may have an effect on their physiological condition. From May to October 2009, four physiological measurement series (oxygen consumption and clearance rates), were performed on 1- and 2- years-old mussels from HH lagoon under two nutritional conditions. The first group of mussels was fed with their natural diet and the second group was fed microalgae rich in essential fatty acids. Both diets were characterized according to their composition in lipid classes and fatty acids. The relationship between metabolic rates and diets quality, in terms of lipids class and fatty acids components was compared. No significant differences in mussels' metabolic rates were found between two different diets. Indeed, only significant changes over time and between mussel's ages were noted for clearance rate. These diets were different in their saturated and monounsaturated fatty content. The only, but small, differences found in mussel's gills fatty acids composition were in polyunsaturated fatty acids.

Keywords: Metabolic rates, lipids, fatty acids, *Mytilus edulis*, diets

1.2 INTRODUCTION

For 30 years blue mussel *Mytilus edulis* L., has been cultured in the lagoons of the Magdalens Islands (MI) (Qc, Canada). One of many particularities of these lagoons is that nutrients (nitrogen, phosphates and silicates) are present in very low concentration (Roy et al. 1991; Trottet et al. 2007). For this reason these environments are often described as oligotrophic (Souchu & Mayzaud 1991). In spite of these weak nutrients inputs, bacterial remineralisation, rapid access to nutrients due to the continuous mixing of the water column by winds (Koutitonsky et al. 2002) and deep light penetration still do provide suitable conditions for the production of autotrophs cells in the lagoons. Together these favourable conditions can help for primary productivity in this particular environment (Trottet et al. 2007). However, except for few sporadic diatoms blooms, autotrophs are not the dominating species in these lagoons. House Harbour (HH) and Grande-Entrée (GE) lagoons are characterized by a strong dominance of small heterotrophic species as shown in Trottet (2007; 2008a; 2008b) and Roy (1991) studies. More precisely species found in the lagoons were ciliates and heterotrophic flagellates, but overall there is an important microbial food web.

Bivalves like *M. edulis* feed by filtrating surrounding water column. They capture various microscopic particles using complex organs (Shumway et al. 1985). Highly selective food acquisition is made through a muco-ciliated mechanism located on the gills and labial palps (Geller 2007). The bivalves gill is the site of interaction with the environment. Gills create water circulation in the pallial cavity which is tightly related with respiration, particle processing, bioaccumulation and evacuation of wastes (Cannuel et al. 2009). Many authors have reported that *M. edulis* optimum ingestion is for particles between 1 and 50 µm with a preference for 2-3 µm (Cucci et al. 1985; Jorgensen 1981; Mohlenberg & Riisgard 1978). Some authors have also reported that mussels can select particles as small as 1µm (and even smaller) with a 20-30% efficiency (Hawkins & Bayne 1992; Kemp et al. 1990). Mussels can therefore consume a variety of suspended particles

like bacteria, phytoplankton, detritus and sometimes microzooplankton (Langdon & Newell 1990; Lehane & Davenport 2002; Williams 1981; Wong et al. 2003). Among particles potentially available for mussels in the lagoons some still have an unknown nutritional value. It is already well documented that environments rich in phytoplankton contains a high proportion of polyunsaturated fatty acids (PUFA) (Biandolino et al. 2008; Napolitano et al. 1997; Shin et al. 2008; Zhukova & Aizdaicher 1995).

As for many animal species, mussels need PUFA or more precisely essential fatty acids (EFA) to support normal metabolic functions and even to survive in cold temperatures (Pernet et al. 2007). However, EFA are typically biosynthesized by primary producers like plants and phytoplankton. The majority of marine autotrophs will be grazed or ingested by consumers like bivalves. These animals can therefore select preferentially and assimilate EFA from their food. Dietary lipids appear to affect the lipid composition of membranes and tissues which in turn can affect the whole animal physiology and behaviour (Simandle et al. 2001). Variations of nutritional condition influence the physiology of mussels (Fearman et al. 2009; Lesser et al. 2010). Hulbert (2007) showed in his work that cells membranes and their lipids can play a pacemaker role in metabolism. Membranes lipids specific composition would exert their effect in changing molecular activity of membranes proteins (Hulbert & Else 1999). Thus, if there is only a small abundance of phytoplankton in the lagoons of Magdalen Islands, how can mussels be healthy, grow and even survive in this environment?

Some trophic relationships can be highlighted by the analysis of fatty acids content in marine animals (Langdon & Waldock 1981; Napolitano et al. 1997; Shin et al. 2008; Zhukova 2000). Fatty acids founded in membranes cells of autotrophs are usually left unchanged throughout feeding process and thus can be well identified in the stomach of consumers (Dalsgaard et al. 2003). Even if autotrophs are the main supply in essential fatty acids for consumers, some zooplankton species are capable to biosynthesize *de novo* some little amount of PUFA by elongating some shorter fatty acids chains (Lubzens et al. 1985). Bivalves cannot directly biosynthesize PUFA but can, like zooplankton, elongate a smaller

precursor to build a particular replacement fatty acid called non methylene interrupted dioic (NMID) (Klingensmith 1982; Zhukova 1991; Zhukova & Svetashev 1986). Consequently, bivalves would be able to synthesize NMID in replacement of phytoplankton EFA if their food supply is deficient in phytoplankton, the main source of PUFA (EFA).

One of the objectives of this project was to compare the lipid profiles of natural diet (ND) from the House Harbour lagoon (HH) in Magdalen Islands to a microalgal cocktail diet (MD) rich in EFA and to examine their influence on metabolism and clearance rate of one- and two-year-old cultured mussels. This information would help to clarify how blue mussels can grow and even survive in an oligotrophic environment characterized by small abundance of phytoplankton, such as in HH lagoon. There were three hypotheses linked to those objectives. The first hypothesis was that natural diet from the lagoon is deficient in EFA due to the low abundance of phytoplankton as reported in Trottet (2007; 2008a) and Roy (1991). If natural food from the HH lagoon is really poor in EFA, then mussels would probably have developed a compensatory mechanism to ensure a healthy physiological condition. This mechanism could act through the elongation of FA precursors to build NMID as replacement for EFA. Thus, mussels fed with ND should show a higher content in NMID than those fed with MD. The second hypothesis was that one- and two-year-old mussels fed MD have a better physiological condition than those fed with ND because of their higher EFA content. The physiological condition of mussels has been characterized according to their oxygen consumption and clearance rates. Finally, the third hypothesis was that EFA content in cells membranes of the mussel's gills are related to oxygen consumption and clearance rates as explained in Hulbert's pacemaker theory.

1.3 MATERIAL AND METHODS

1.3.1 Study area

The study area was located in the House Harbour (HH) lagoon, Magdalen Islands (Gulf St-Lawrence, Qc, Canada; **Figure 5**) ($47^{\circ} 25, 730$ N; $61^{\circ} 48, 832$ W).

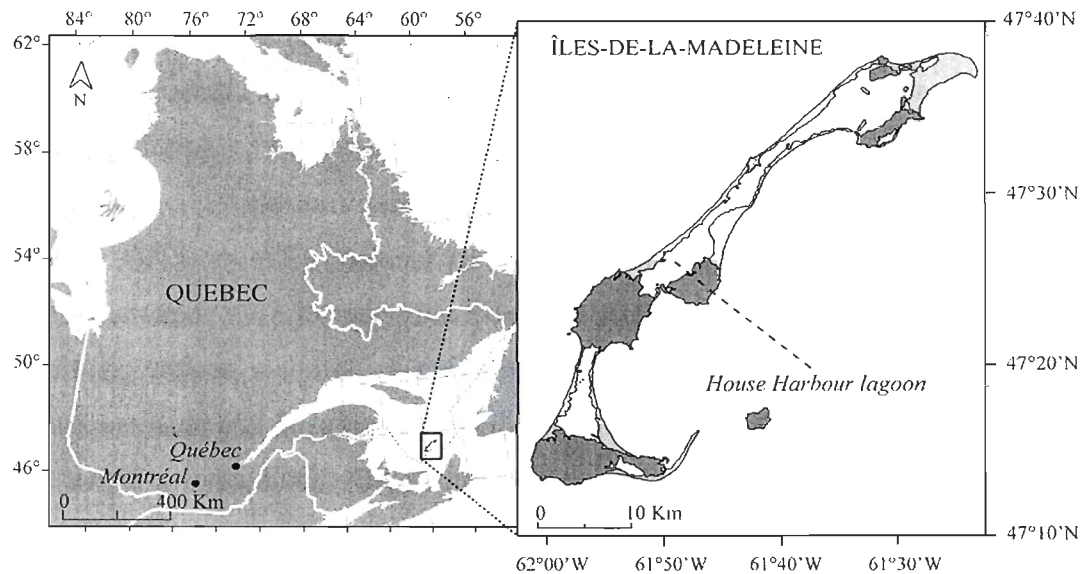


Figure 5 : The experimental site in HH lagoon

1.3.2 Experimental design

One- and two-year-old mussels from suspension culture were provided by a local mussel grower. Mussels were cleaned from epibionts and transferred in 24 pearl-nets with 1 cm² mesh size, (50 mussels by pearl net) in mid-May 2009. Pearl nets were suspended on a long-line kept at 2 m from surface besides the aquaculture site.

Measurements were realized between May and October 2009 to characterize mussels physiological conditions before, during and after the main spawning event (Myrand et al. 2000). Four series of measurements (commonly name as sampling periods) were then performed: (1) June 3-5 and June 8-10 (early June), (2) July 8-10 and July 13-14 (early July), (3) August 17 to 21 (mid-August) and (4) October 13-16 and 21 (mid-October) (**Figure 7**).

Prior to each sampling periods, fifty one- and two-year-old mussels were randomly taken in the pearl-nets (24) previously installed at experimental site. After that, mussels were brought at Merinov installations, and placed in a pearl net in the experimental tank (**Figure 6**). Theses mussels were fed with microalgae diet (MD), in the experimental tank, for a minimum of five days. Shin et al. (2008) showed that a period of five days is long enough to generate a modification of fatty acids composition in the mussel tissues after a diet change.

To obtain MD, seawater from HH lagoon was filtered at 1 μm through a sieve and supplemented with a mixture of *Nannochloropsis oculata*, *Isochrysis galbana* and *Pavlova lutheri* (microalgae cocktail or batches) provided by Nutrocean Inc. (Rimouski, Qc, Canada). Approximately four microalgae batches were used during sampling periods, but algae composition was always the same. Water trajectory, from HH lagoon to experimental tank, is shown as letters in order from A. to j. (**Figure 6**). Microalgae mixture was stocked in a 60 L Nalgene reserve tank. Microalgae were provided continuously to the experimental mussels at flow of 20 $\text{ml}\cdot\text{min}^{-1}$ with a peristaltic pump (Masterflex, Cole Parmer Instruments Co). At the beginning of and during each measurement period, dry weight of both ND and MD diets (in experimental tank) was determined in order to calculate equivalent rations of MD similar to that of the ND found in the lagoon at this time. ND and MD dry weight analysis were based on a method described in Aminot and Chaussepied (1983). A chiller was also used to cool water in the microalgae tank in order to adjust it with the temperature of lagoon water.

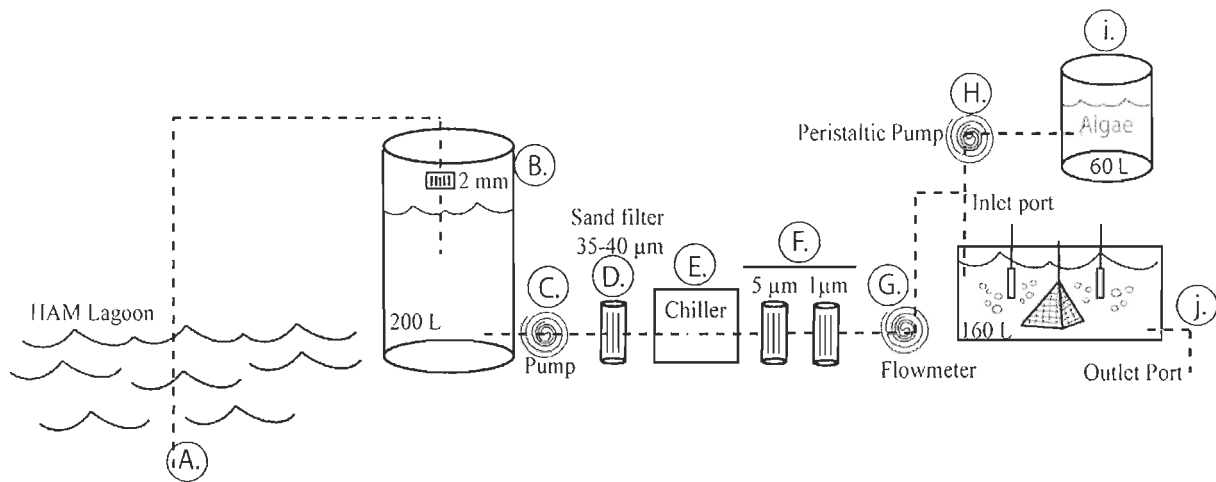


Figure 6 : Microalgae diet setting at Merinov installations

When sampling periods began (after the five acclimatising days for MD), three one- and three two-year-old mussels were sampled from both HH lagoon (ND) and experimental tank (MD) to determine their oxygen consumption and clearance rate, and this for each day during the four given period. So, physiological measurements were performed on 12 mussels per day (**Figure 7**). Over sampling periods observations were based on an N=15 for each treatment except for the first sampling period in June N=20.

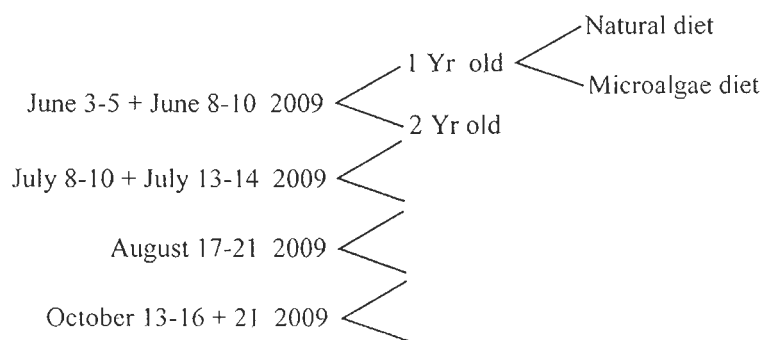


Figure 7 : Experimental design for sampling periods (N=4), mussel's age (N=2) and diets (N=2).

1.3.3 Diets characterization

Each day during sampling periods, ND samples (triplicate) were pumped (Pump Rule 3700, ITT Co., Gloucester, MA, USA) at 2.5 m below the surface, at the experimental site, into opaque 2-L Nalgene bottles. Each 2 litres sample was sorted through a 177- μ m mesh size Nitex and then collected on a Whatman GF/C filter pre-combusted at 450°C. For determination of lipid and fatty acids composition, filters were stored at -80°C in lipid-free amber glass vial with Teflon-lined caps under nitrogen with 1 ml dichloromethane and BHT (0.1% w/v) to prevent sample degradation. To determine dry weight, samples were washed with ammonium formate (3%), dried at 70°C for 24 h and weighed to obtain the total particulate matter (TPM). Then they were burned for 4 h at 450°C and reweighed to obtain the particulate inorganic matter (PIM). Particulate organic matter (POM) was estimated by subtracting the PIM from the TPM. Triplicates of 2 litres MD were sampled in the experimental tank used to feed mussels in opaque 2-L Nalgene bottles to determine dry weight, lipid and fatty acids composition as already described for ND. These water characterizations were also done on each sampling days of four sampling periods. Water temperature and salinity were monitored in the reserve tank each day with a YSI30.

Water samples for nutrients analysis and for flux cytometry were pumped out at 2.5 meters below the surface and temperature and salinity measured (for ND). These analyses were made in triplicates. For nutrient analysis, water (1 ml) was filtered through a LCR membrane 0.45 μ m filter (Millipore, Billerica, MA, USA) fixed on a syringe into pre-identified centrifugation tube to preserve nutrient samples. These samples were frozen at -80 °C until analysis with a Bran Luebbe Autoanalyzer 3 (SEAL Analytical, Ltd. Mequon, WI, US) using standard methods of Armstrong et al. (1967) for nitrates, Murphy and Riley, (1962) for phosphates and Grasshoff et al. (1983) for silicates. ND samples for flux cytometry (4.5 ml) were filtered on a 20- μ m Nitex filter and preserved in a cryovial. For MD, flux cytometry was done with cells from two microalgae batches, used during the four experimental periods. These samples were also preserved in a cryovial (without filtration).

Glutaraldéhyde 25 % (final concentration 0.1%) was added to the samples which were kept in the dark for 15 minutes for cells fixation. Then the samples were frozen at -80 °C until analysis with an Epic Altra flux cytometer (Beckman coulter inc., Brea, CA, USA). Six groups of planktonic cells were quantified: heterotrophic bacteria separated according to their nucleic acid content (LNA and HNA for low and high nucleic acid, respectively), in addition to eukaryotes and cyanobacteria according to the pico (0.2–2 µm) and nano (2–20 µm) size classes using the method described in Belzile et al. (2008).

1.3.4 Physiological measurements

Epibionts were gently removed from the experimental mussels and these mussels were identified with a white marker depending on their diet and age. Before measurements, individual mussels were placed in six independent 250 ml metabolic chambers with fresh aerated filtered (1 µm) seawater kept well-mixed with a magnetic stirrer for 1-2 hours. Physiological measurements were done in a temperature-controlled room set at the same water temperature as the one measured in the lagoon. Physiological measurements began with oxygen consumption (VO_2) recording. The metabolic chambers were sealed and the decrease in dissolved oxygen was measured with a YSI (5331) polarographic electrode coupled to YSI (5300) micro-oxymeters (Yellow Springs, OH, USA) and flatbed recorders (Servogor 102, mniinstruments Inc.). The output signal was monitored continuously until a minimum decrease of 20% in dissolved O_2 was obtained. Mussel respiration was expressed in $mlO_2 \cdot h^{-1} \cdot g^{-1}$ dry weight with an allometric coefficient of 0.65 (Tremblay et al. 1998c). A control chamber with no mussels has been used for each measure set. Two sets were done each measurement day. When mussels spawned during the physiological determinations, the data were eliminated.

Clearance rate measurements (CR) were performed after VO_2 measurements with the same experimental mussels. Each mussel was transferred into a 500-ml chamber filled with the experimental diet, *i.e.* water from the lagoon (ND) or the microalgae diet (MD). For

each measurement set (total of two per day) six chambers plus one control chamber were used. The experimental diet was kept in suspension through a gentle aeration all around the chamber. Water samples (20 ml) were taken at every 15 minutes for 45 minutes (T0, T1, T2, T3) and stored in borosilicate tubes with 80 μ l Lugol acid (0.4 % v/v) at 4°C until estimation of particles concentrations with a Beckman Coulter-counter Z2 fitted with a 70- μ m orifice tube (Beckman Coulter Canada, Mississauga, ON, Canada). The greatest difference between two particles measurements (between T0 and T1, or T1 and T2, or T2 and T3) was used for the CR calculation (Coughlan 1969; Gilek et al. 1992). The CR ($\text{lh}^{-1} \text{g}^{-1}$ dry weight) was calculated as $[\ln(C_i/C_f)/(t_f-t_i) \times V]/m^\alpha$, where C_i = initial particle concentration (T0 or T1 or T2), C_f = final particle concentration (T1 or T2 or T3), (t_f-t_i) = duration between C_f and C_i measurement (always 0.25 hours), V = chamber volume (l), m = mussel dry weight tissue (g) and α = allometric coefficient of 0.72 as in Riisgard and Molhenberg (1979). A chamber control with no mussel was used in case there were cells sedimentation and/or cells proliferation. Correction factor calculated as $[\ln(C_i/C_f)/0.75 \text{ h}]$ and subtracted from calculated CR values (Frost 1972). The mean correction factors for cells sedimentation (positive value) or proliferation (negative value) were 0.05 and 0.29 lh^{-1} for MD and ND, respectively. The mid-August results for CR have not been included due to deterioration of all the water samples (unknown cause).

At the end of the physiological measurements, we separated the flesh mass of mussels into two halves with a scalpel. Each mussel part contained half of the organs present, and its dry mass (72 h at 65°C) and lipids content was determined. Tissues were kept at -80°C until measurements. Shells were also measured and weighted.

Shell lengths of mussels used for measurements increased with a mean ($\pm$ SE) of 36 ± 3.9 mm in early June to 52.4 ± 10 mm in mid-October for one-year-old mussel and 55.1 ± 5.6 mm to 65.2 ± 2.4 mm for two-years-old mussels.

1.3.5 Lipids analysis

Lipids were extracted in dichloromethane–methanol like Parrish technique (1999) using a modified Folch procedure (Folch et al. 1957). Extracts were spotted on silica gel-coated chromarods (SIII, Shell USA). Lipid classes were determined according to Parrish (1987). These ones were separated into triacylglycerols (TAG), free sterols (ST), phospholipids (PL), acetone-mobile polar lipids (AMPL), free fatty acids (FFA), wax esters (WE), ketones (KET) and free aliphatic alcohol (ALC) by thin-layer chromatography using flame ionization detection (TLC/FID) with an Iatroscan MK-6 (Shell USA, Fredericksburg, VA, USA). A three-stage development system was used with different solvent mixtures for lipids migration in chromarods. Lipid classes were evaluated in mg g^{-1} of wet tissue, summed and expressed as a percentage of total lipids.

Afterward, lipid extracts were separated into neutral (including triglycerides, free fatty acids and sterols) and polar lipids (including mainly phospholipids) fractionated by silica gel (30 X 5 mm i.d., packed with Kieselgel 60, 70–230 mesh, (Merck, Darmstadt, Germany) hydrated with 6% water and eluted by dichloromethane: methanol and methanol, respectively (Marty et al. 1992). Neutral fraction was further eluted on an activated silica gel with hexane and diethyl ether to eliminate the free sterols. Fatty acids methyl esters (FAMES) from each neutral and polar fraction were prepared by addition of sulphuric acid and heating at 100°C for ten minutes and analyzed in MSMS scan mode (ionic range: 60 – 650 m/z) on a Polaris Q ion trap coupled to a Trace GC (ThermoFinnigan, Mississauga, ON, Canada) equipped with a VB-5[®] mass spec grade fused silica capillary column (30 m x 0.25 mm i.d; ValcoBond[®], VICI Valco Instruments Co. Inc., Broakville, ON, Canada) with high purity helium as the carrier gas. External calibration was used with appropriate dilution in hexane: dichloromethane of Supelco 37 component FAME Mix standard solution (Supelco Inc., Belfonte, PA, USA) to obtain five-point calibration plots, from 6.25 to 100 $\mu\text{g ml}^{-1}$. Mid-August samples have been lost before lipids and fatty acids analysis, so this period is not included in analyses.

1.3.6 Statistical analyses

Three-way ANOVAs (analyse of variance) were used to study the effects of sampling period, mussels age and diet on the physiological parameters, and on lipids classes. Two-way ANOVA were used to determine differences in the content of organic (POM), inorganic (PIM), and total particulate matter (TPM) in both natural and microalgal diets for the four sampling periods. Finally two-way ANOVA were used to determine differences among dry weight for one- and two-year-old mussels in both diets for the four sampling periods. Normality was tested on residuals with a Shapiro-Wilk test. Homogeneity of variance was graphically verified and data were independent for each other. When application conditions were not satisfied, data were transformed. In physiological measurements, VO₂ and CR data were log-transformed and the percentage of lipid classes was square root-transformed. For POM and PIM, after all possible transformations have been tried unsuccessfully to satisfied application conditions, two diet means were randomly eliminated in the June dataset to obtain equal sample sizes (Quinn & Keough 2002). Untransformed data are presented in tables and figures. When differences were detected, a posteriori comparisons were performed using the Tukey test. All statistics tests have been performed on JMP 7 statistical software (SAS institute inc., Cary, NC, USA).

To visualize differences in fatty acids between ND and MD, a multidimensional scaling (MDS) using PRIMER-E 5.2.2 statistical software was used (PML, Plymouth, Devon, UK). MDS was realized from a similarity matrix (Bray-Curtis) on unprocessed data. ANOSIM (analysis of similarity) was also performed on samples to look at dissimilarities within and between each group (MD and ND). Negative response indicates that dissimilarities are greater within groups compared to differences between groups while positive response indicates greater dissimilarities between each group compare to dissimilarities within group (Quinn & Keough 2002). T-tests were also performed to look at differences in percentage of total FA among both diets for each fatty acid. When

application conditions were not satisfied log transformations were done. Sequential Bonferroni correction (Holm 1979) was applied on the t-tests results. Finally, as for diets, similar analyses were realised to determine differences between fatty acids content in mussel gills fed with the two diets.

1.4 RESULTS

1.4.1 Temperature and salinity

Temperature during each sampling period was 11.5 ± 2.2 °C in June, 14.5 ± 1.1 °C in July, 18.3 ± 2.2 °C in August, and 8.1 ± 1.0 °C at the end of October 2009 (mean $\pm$ SE). The salinity at study site was stable over the experimental period and varied only between 30.0 and 31.1 ‰ from the beginning of June to the end of October.

1.4.2 Natural diet (ND) and microalgae diet (MD) characteristics

No significant interactions between factors (date x diet) for TPM, PIM, and POM were observed. There were also no significant differences among TPM content in both diets in contrast to POM and PIM contents (**Table 1**). MD contained a higher POM content (mg l^{-1}) compare to ND, while ND contained higher PIM compare to MD. Not surprisingly, there were significant differences for all seston components among the four sampling periods from June to October. There was an increase in TPM, PIM and POM from mid-August to October comparatively to early June (**Figure 8**). Early July is characterized by higher variability and intermediary values for TPM and POM and similar values of PIM that in early June.

Table 1 : Summary of two-way ANOVA for organic particulate matter (POM), inorganic particulate matter (PIM) and total particulate matter (TPM) in both diets and for all sampling periods

<i>Variation sources</i>	<i>d.f.</i>	POM		PIM		<i>d.f.</i>	TPM	
		<i>f</i>	<i>p</i>	<i>f</i>	<i>p</i>		<i>f</i>	<i>p</i>
Date	3	3.11	0.040	12.93	<.0001	3	8.51	0.0002
Diet	1	6.63	0.015	12.40	0.001	1	0.14	0.711
Date x Diet	3	2.29	0.097	1.11	0.359	3	0.41	0.744
Error	32					34		

Significant effect $p < 0.05$

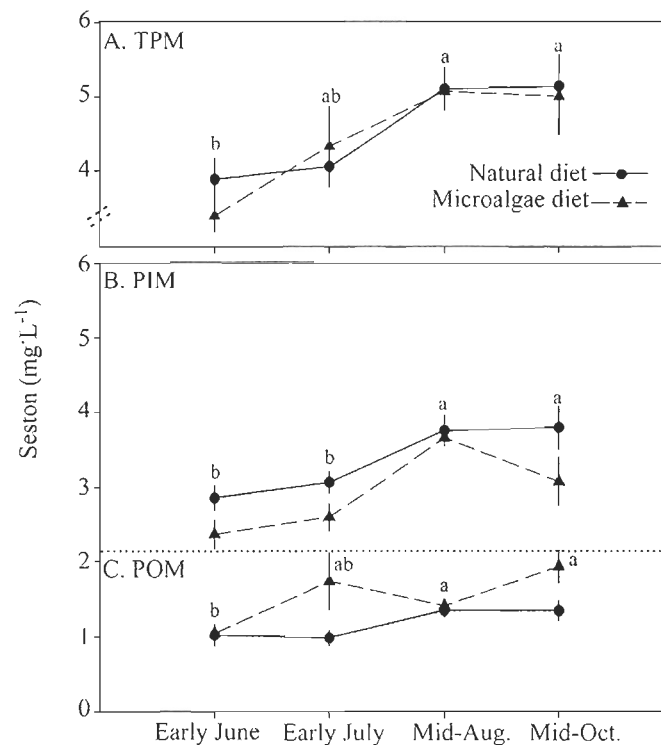


Figure 8 : Characteristics of both the ND and MD in terms of seston components during the four experiment periods (mean $\pm$ SE) (Different letters = significant difference at $p < 0.05$)

1.4.3 Nutrients

Nutrients in HH lagoon (ND diets) were really low over the four sampling periods with overall means of $0.15 \pm 0.06 \mu\text{mol PO}_4^{3-} \cdot \text{l}^{-1}$ (phosphates) $0.91 \pm 0.02 \mu\text{mol NO}_2^- / \text{NO}_3^- \cdot \text{l}^{-1}$ (inorganic nitrogen), and $0.96 \pm 0.14 \mu\text{mol Si(OH)}_4^- \cdot \text{l}^{-1}$ (silicates) (mean $\pm$ SE).

1.4.4 Bacteria and small microalgae cells

MD contained higher microalgae cells abundance compared to ND (from 2 to 10 times higher levels depending of time). Microalgae cells in the natural diet were present in a higher proportion in early July (**Figure 9**). ND diet was characterized by a high proportion of picocyanobacteria and picoeukaryotes with 68 to 93 % of total contribution.

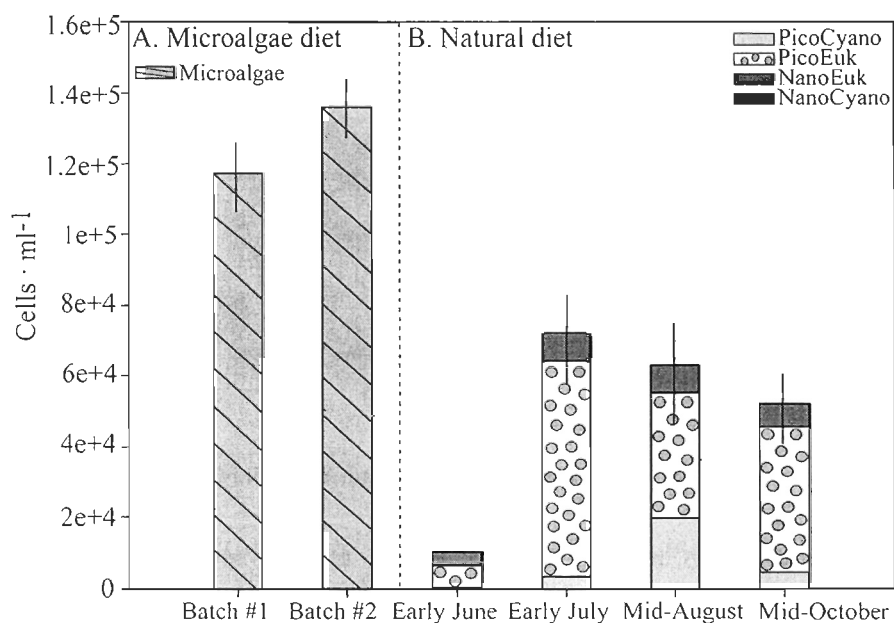


Figure 9 : Autotroph cells (pico-cyanobacteria, pico-eukaryotes, nano-eukaryotes, and nano-cyanobacteria) counts in both ND and MD (mean $\pm$ SE).

The counts of bacteria cells in the diets (**Figure 10**) gave a contrasting picture relative to the algal cells. Bacteria were much more abundant in the natural diet (over 25 time higher) than in both batches of MD. LNA bacteria were present in higher proportions than HNA (percentage relative to total counts) in the natural diet during the first three sampling periods: 60.2 % in June, 53.9 % in July and 50.5 % in August (**Figure 10**). In contrast, LNA represented 45.4% of the total bacteria count in October. In the MD, LNA bacteria were present in a smaller proportion than in the ND with: 10.2 % in batch #1 and 23.6 % in batch #2.

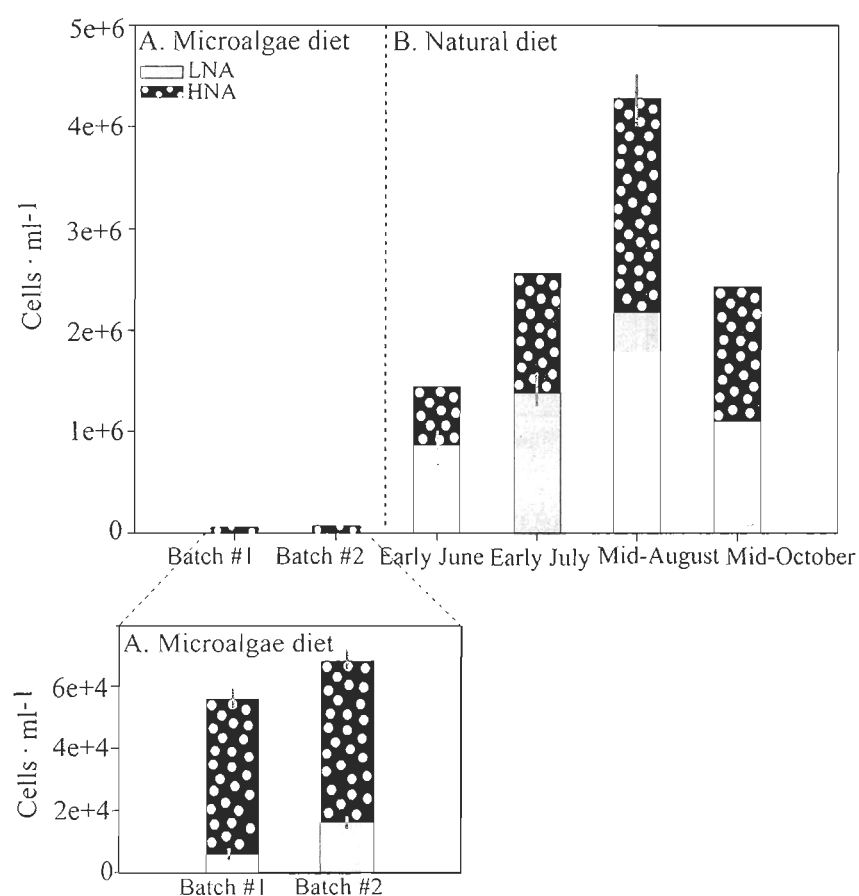


Figure 10 : Counts of high (HNA) and low nucleic acid bacteria (LNA) cells in both ND and MD (mean $\pm$ SE).

1.4.5 Mussels dry weight

In mussel's dry weight measurements, no significant interactions between factors were noted (date x diet). Mussels dry weight increase from early July for one-year-old mussels ($F_{(3, 95)} = 130, p < 0.0001$) and from mid-August for two year-old mussel ($F_{(3, 96)} = 39.4, p < 0.0001$) in relation to their post-spawning period (**Figure 11**). Dry weights were similar among diets.

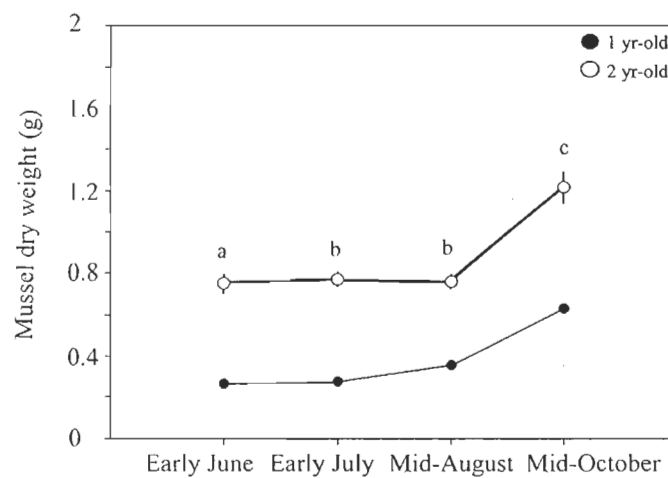


Figure 11 : Mussels dry weight (g) used during the four sampling periods for one- and two-year-old mussels (mean $\pm$ SE), (Different letters = significant difference at $p < 0.05$, same letters for 1-yr-old mussels).

1.4.6 Physiological measurements: oxygen consumption and clearance rates

Physiological measurements were estimated for 8 to 19 mussels for each treatment in relation to gametogenesis cycle in physiological chamber (spawn mussel were removed from analysis). No significant double or triple interaction (date, age and diet) were detectable for both VO_2 and CR (**Table 2**). No diet and mussels age effects were observed on VO_2 . No diet effect has been observed on clearance rates. The only significant

differences in VO_2 were among sampling periods with higher oxygen consumption in July and August compared to early June and mid-October (**Figure 12**). CR was significantly different among mussels ages and sampling periods (**Figure 13**). CR decrease from early June to mid-October.

Table 2 : Summary of three-way ANOVA showing the effects of age, diet and sampling period on VO_2 and CR for one- and two-year-old mussels fed with algae or natural diet.

<i>Variation sources</i>	<i>Oxygen consumption (VO_2)</i>			<i>Clearance Rates (CR)</i>		
	<i>d.f.</i>	<i>f</i>	<i>p</i>	<i>d.f.</i>	<i>f</i>	<i>p</i>
Date	3	87.93	<.0001	2	6.11	0.003
Age	1	2.90	0.090	1	11.92	0.001
Date x Age	3	1.37	0.255	2	0.06	0.943
Diet	1	0.004	0.951	1	1.42	0.235
Date x Diet	3	1.05	0.371	2	1.25	0.290
Age x Diet	1	0.96	0.330	1	2.04	0.155
Date x Age x Diet	3	1.03	0.380	2	0.54	0.585
Error	212			149		

Significant effect $p < 0.05$

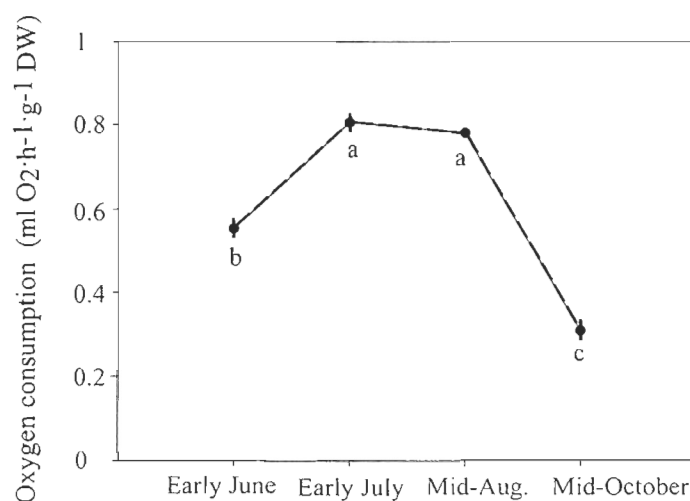


Figure 12 : Oxygen consumption (VO_2) as a function of sampling period (mean $\pm$ SE). Data from different diets and age classes were pooled together as there were no significant interactions. Different letters indicate significant differences.

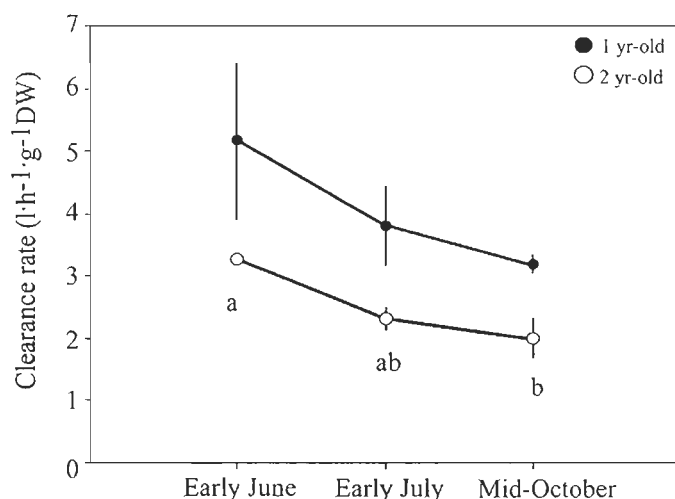


Figure 13 : CR as a function of time and age (mean $\pm$ SE). Data from different diets were pooled together as these effects were not significant. Different letters indicate significant differences between sampling dates.

1.4.6 Lipids classes in diets and mussels gills

Significant variations of lipids classes were observed between diets or sampling periods (Table 3). In the TAG content (mean $\pm$ SE), significant variations were related to sampling periods with a higher level in early June ($24 \pm 14\%$) comparatively to $9.6 \pm 5.5\%$ and $12.7 \pm 8.1\%$ for early July and mid-October respectively. Variations of ST, AMPL and PL were related only to diet with higher level of ST and AMPL in the ND (ST: $4.2 \pm 2.1\%$ and AMPL: $53.9 \pm 9.6\%$) comparatively to MD (ST: $0.9 \pm 2.4\%$ and AMPL: $38.2 \pm 12.5\%$). PL showed higher level in microalgae diet with values of $48.9 \pm 20.8\%$ comparatively to $22.2 \pm 12.9\%$ for natural diet. Note that WE, FFA, KET and ALC level were negligible with less than 2% contribution, for that reason they were not included in analyses.

Overall, mussels gills were mainly constituted by PL ($84 \pm 6.8\%$), followed by AMPL ($9.2 \pm 5.6\%$), ST ($5.1 \pm 2.8\%$) and TAG ($1.8 \pm 2.1\%$). TAG, WE, FFA, KET and

ALC were excluded from analyses due to negligible level (less than 2% contribution) (Table 4). Significant date and diet interaction have been observed for ST content in the mussel gills, but levels showed higher results in mid-October. In early June, the ST level was higher in mussels fed with natural diets, but this trend was inversed in early July. AMPL showed significant date and age interaction and was characterized generally by higher level in gill in one-year-old mussels except in mid-October. For PL, similar date and age interaction have been observed and two years-old mussels exhibited higher level in their gills except in mid-October (Table 5).

Table 3 : Diets characterisation: Two-way ANOVA showing the effects of date and diet on lipids classes (%) TAG, ST, AMPL and PL in ND or MD

<i>Variation sources</i>	<i>d.f.</i>	<i>TAG</i>		<i>ST</i>		<i>AMPL</i>		<i>PL</i>	
		<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Date	2	5.58	0.010	0.24	0.789	0.30	0.747	2.14	0.138
Diet	1	2.47	0.128	44.12	<0.0001	5.03	0.034	22.23	<0.0001
Date x Diet	2	0.19	0.831	1.31	0.289	2.22	0.129	0.11	0.897
Error	26								

Significant effect $p < 0.05$

Table 4 : Mussels gills characterisation: Three-way ANOVAs showing the effect of date, age and diet on lipid classes (%) ST, AMPL, and PL for one- and two-year-old mussels fed MD or ND

<i>Variation sources</i>	<i>d.f.</i>	<i>ST</i>		<i>AMPL</i>		<i>PL</i>	
		<i>f</i>	<i>p</i>	<i>f</i>	<i>p</i>	<i>f</i>	<i>p</i>
Date	2	17.20	<0.0001	0.84	0.433	2.83	0.062
Age	1	60.61	<0.0001	8.88	0.003	0.06	0.798
Date x Age	2	0.49	0.613	8.35	0.0004	6.46	0.002
Diet	1	1.00	0.319	0.69	0.407	2.18	0.142
Date x Diet	2	5.11	0.007	0.20	0.817	0.38	0.680
Age x Diet	1	1.36	0.245	2.42	0.121	0.98	0.324
Temps x Âge x Régimes	2	0.35	0.707	0.49	0.611	0.55	0.580
Error	154						

Significant effect $p < 0.05$

Table 5 : Variations of lipid classes in gills of mussels in relation to significant interactions between factors as highlight in **Table 4** (mean $\pm$ SE). Different letters indicate significant differences inside these lipids classes.

<i>Lipid classes</i>	<i>Variation sources</i>	<i>Early June</i>	<i>Early July</i>	<i>Mid-October</i>
<i>ST</i>	Natural diet	4.6 $\pm$ 0.5 ^{bc}	3.9 $\pm$ 0.6 ^c	6.3 $\pm$ 0.4 ^{ab}
	Microalgae diet	3.6 $\pm$ 0.7 ^c	5.2 $\pm$ 0.6 ^{abc}	6.9 $\pm$ 0.5 ^a
<i>AMPL</i>	One-yr-old mussels	11.1 $\pm$ 2.1 ^{ab}	12.5 $\pm$ 1.9 ^a	7.7 $\pm$ 0.8 ^{bc}
	Two-yr-old mussels	7.7 $\pm$ 1.2 ^c	7.1 $\pm$ 1.8 ^{bc}	9.7 $\pm$ 0.8 ^{abc}
<i>PL</i>	One-yr-old mussels	82.9 $\pm$ 2.4 ^{ab}	83.3 $\pm$ 2.3 ^{ab}	86.6 $\pm$ 1.0 ^a
	Two-yr-old mussels	84.6 $\pm$ 1.6 ^{ab}	86.1 $\pm$ 1.5 ^a	81.1 $\pm$ 1.1 ^b

1.4.7 Fatty acids in diets

A multidimensional scaling (MDS) was performed on fatty acids found in ND and MD. Only FA contributing to $> 2\%$ ² of the total, were included in the analysis. MDS shows similarity between sampling dates for a given diet. The FA found in the MD from different sampling period seemed to be less variable than those in the natural diet, as symbols are closer on the MDS (**Figure 14**). Both diets seemed different for all experimental samplings. Overall representativeness of the test was reliable (stress=0.07) (Quinn & Keough 2002). Global R provided by ANOSIM was 0.765 indicating greater differences between each diet than within sampling dates ($p=0.001$).

² Individual maximal value over 2 % of total fatty acids was kept for analysis (not maximal mean).

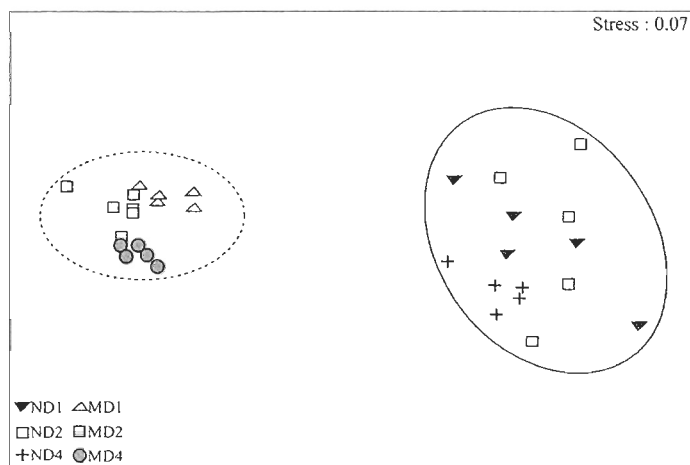


Figure 14 : MDS on ND (plane line) and MD (dash line) for sampling period early June (1), early July (2) and mid-October (4). Each symbols corresponds to a replicate (N=5) per sampling period.

A series of t-tests were performed to look at the FA contributing the observed dissimilarity among ND and MD (**Table 6**). Only 18:4n3, 18:3n3, 20:4n6 (AA), 22:6n3 (DHA), sum of PUFA and EFA showed no significant differences between both diets. Total contribution of FA with at least one unsaturation (MUFA) was 7% higher in MD than in ND (26.3 vs. 19.4 %) particularly because of higher levels of 16:1 and 18:1n9. ND was characterized with about 7% more saturated fatty acid (SFA), than the MD (42.8 vs. 36.3%). There were no significant differences between total EFA found in both diets, but the level of EPA was about 3% higher in MD. The mass of total FA (TFA) was about twice higher important in MD comparatively to ND.

Table 6: FA composition for MD and ND during early June, early July and mid-October sampling periods. The * is for fatty acids with significant differences after sequential Bonferroni correction. All values represent mean $\pm$ SE, N=5 replicates for each period (3).

Variable	Natural Diet	Microalgal Diet
14:0*	6.44 $\pm$ 0.35	12.29 $\pm$ 0.38
15:0*	1.70 $\pm$ 0.07	0.50 $\pm$ 0.04
16:0*	16.96 $\pm$ 0.62	19.41 $\pm$ 0.47
17:0*	1.77 $\pm$ 0.12	0.42 $\pm$ 0.03
18:0*	6.19 $\pm$ 0.52	1.42 $\pm$ 0.16
20:0*	3.13 $\pm$ 0.26	0.70 $\pm$ 0.06
22:0*	3.31 $\pm$ 0.28	0.87 $\pm$ 0.06
24:0*	2.95 $\pm$ 0.22	0.48 $\pm$ 0.11
Σ SFA*	42.83 $\pm$ 1.21	36.26 $\pm$ 0.84
16:1*	8.73 $\pm$ 0.64	13.28 $\pm$ 0.27
18:1n9*	7.63 $\pm$ 0.63	11.36 $\pm$ 0.75
20:1*	1.24 $\pm$ 0.37	0.26 $\pm$ 0.08
22:1n9*	1.13 $\pm$ 0.24	0.40 $\pm$ 0.05
Σ MUFA*	19.42 $\pm$ 1.21	26.30 $\pm$ 0.81
18:3n6*	1.55 $\pm$ 0.50	0.92 $\pm$ 0.04
18:4n3	2.97 $\pm$ 0.24	3.00 $\pm$ 0.24
18:2n6*	4.38 $\pm$ 0.33	5.40 $\pm$ 0.19
18:3n3	3.47 $\pm$ 0.17	2.93 $\pm$ 0.05
20:4n6 (AA)	1.87 $\pm$ 0.12	2.15 $\pm$ 0.07
20:5n3 (EPA)*	8.50 $\pm$ 0.64	11.20 $\pm$ 0.49
20:3*	1.68 $\pm$ 0.24	0.58 $\pm$ 0.08
20:2*	0.81 $\pm$ 0.37	0.48 $\pm$ 0.03
22:6n3 (DHA)	10.93 $\pm$ 1.18	10.40 $\pm$ 0.33
22:5n3 (DPA)*	1.23 $\pm$ 0.42	0.10 $\pm$ 0.10
Σ PUFA	37.76 $\pm$ 1.52	37.43 $\pm$ 0.97
Σ EFA	21.31 $\pm$ 1.47	23.75 $\pm$ 0.82
TFA ($\mu\text{g Mg}^{-1}$)*	12.58 $\pm$ 1.67	24.80 $\pm$ 5.43

Fatty acids composition is given as % of total fatty acids.

Only fatty acids contributing $> 2\%$ in at least one diet were reported

1.4.8 Fatty acids in mussels gills

Multidimensional scalings (MDS) was also performed on fatty acids found in mussels gills fed with either the ND or MD (**Figure 15**). Only FA contributing to > 3 % of the total, were included in the analysis. MDS were performed for one- and two-year-old mussels separately. The stress value provided with a MDS indicates inter-objects distances to dissimilarities. Stress value for one-year-old mussel (0.14) is acceptable but not the one for two-year-old mussels (0.21) (Quinn & Keough 2002). Thus, further analyses were only done for one-year old mussel group. The global R from ANOSIM was 0.119 ($p=0.001$) for one-year-old mussels and 0.089 ($p=0.001$) for two-year-old ones.

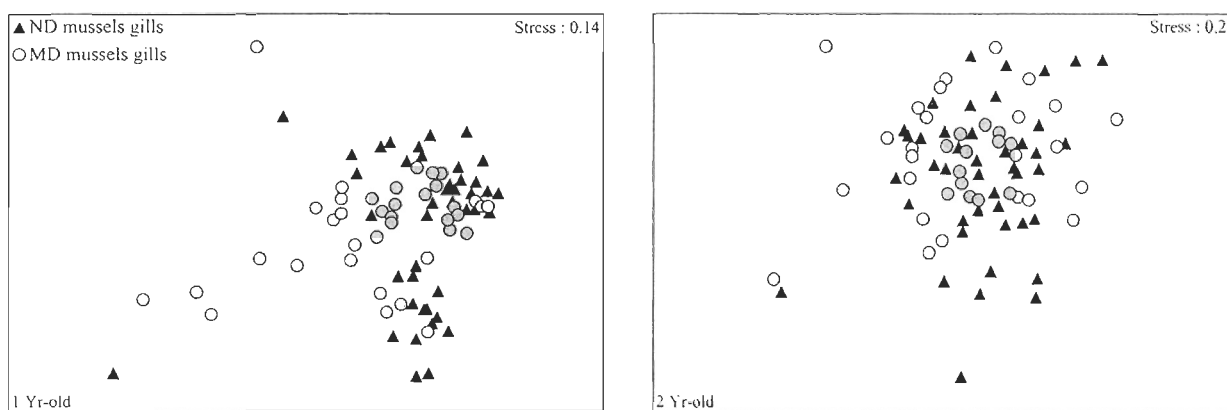


Figure 15 : MDS representation for fatty acids contents in gills from one- and two-yr-old mussels fed with both ND and MD. Symbols are the number of replicate for all sampling period.

A series of t-tests was done to look which FA's made inter-group differences as shown in MDS with 1-yr-old mussels (**Table 7**). In SFA or MUFA groups, slight significant differences (<1%) were found for 16:0, 16:1, 18:1n9, and 18:1n7 between mussel gills fed with both diets. PUFA showed the most important differences with higher level of essential fatty acids, like EPA and DHA in mussels gills fed with ND. Mussel's gills mainly contained PUFA (54-57 % of total FA's) with an average EFA contribution of

13 to 15 %. Total FA's mass was similar in the gills of mussels fed with both diets with about $2.3 \mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$. Note that no NMID were found in mussels gills.

Table 7: Fatty acids composition for one-yr-old mussels (gills) fed with either ND or MD. The * is for fatty acids showing significant differences after sequential Bonferroni correction. All values represent mean $\pm$ SE, N=15 replicates for each period (3).

Variable	Mussels fed with natural diet	Mussels fed with microalgal diet
16:0*	1.70 ± 0.07	2.14 ± 0.06
18:0	3.43 ± 0.10	3.31 ± 0.10
24:0	0.74 ± 0.08	0.47 ± 0.08
Σ SFA	20.06 ± 0.21	20.95 ± 0.30
16:1*	1.70 ± 0.05	2.14 ± 0.05
18:1n9*	1.65 ± 0.05	2.40 ± 0.06
18:1n7*	1.73 ± 0.05	1.96 ± 0.04
20:1	8.09 ± 0.32	7.80 ± 0.30
Σ MUFA	15.51 ± 0.30	16.53 ± 0.30
18:2n6*	1.55 ± 0.06	1.85 ± 0.05
20:4n6 (AA)	7.23 ± 0.20	7.92 ± 0.21
20:5n3 (EPA)*	15.57 ± 0.38	13.19 ± 0.36
20:3	5.95 ± 0.12	6.30 ± 0.15
22:6n3 (DHA)*	21.20 ± 0.30	19.09 ± 0.28
22:5n3 (DPA)*	2.55 ± 0.03	2.30 ± 0.03
Σ PUFA*	57.39 ± 0.40	54.10 ± 0.56
Σ EFA*	14.67 ± 0.16	13.40 ± 0.21
TFA ($\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$ DW)	2.31 ± 0.10	2.25 ± 0.16

Fatty acids composition is given as % of total fatty acids.

Only fatty acids contributing $> 3\%$ in at least one gill composition were reported

An indicator of the nutritional quality of the experimental diets, could be defined as the ratio of the polar fraction of fatty acids (phospholipids constituting cell membranes) in mussels gills relatively to the fatty acid in each diet. This ratio indicates selective incorporation or elimination in the cell membrane of gills for a given dietary fatty acid. A

level of fatty acid similar between mussel's gills and diet (equal relative proportion) confirm a presumably satisfied nutritional requirement for this fatty acid. Only results for some essential PUFAs are presented (**Figure 16**). The ratio was about 1 for EPA in mussel's gills fed with MD and about 2 in those fed with ND, thus indicating selective incorporation by mussels. Selective retention was also observed for DHA and AA with ratios over 1.8 and 3.7 respectively, for mussels fed with the two diets. This general selective retention of essential fatty acid was reflected by ratio around 1.5 for PUFA in gills of mussels fed with the two diets.

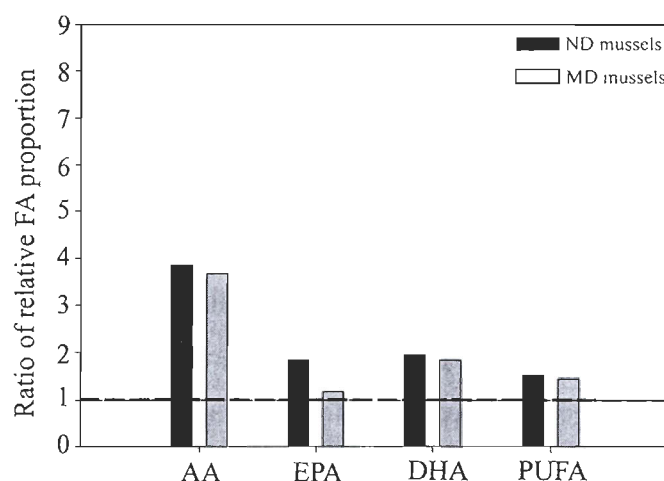


Figure 16 : Relative proportion of some essential fatty acids (AA, EPA, and DHA) and polyunsaturated fatty acids in lipid polar fraction of mussel's gills feed on ND from oligotrophic lagoon and from MD. The dashed line indicates the proportion of fatty acids in the gills equal to those in the diets.

1.5 DISCUSSION

The present study confirmed that the Magdalens Islands (MI) lagoons are oligotrophic environments with a distinctive seston composition as previously shown by Trottet (2007; 2008a) and Roy (1991). Nutrients found in House Harbour (HH) lagoon were present in very low concentrations as previously reported in Souchu and Mayzaud

(1991). Indeed nitrogen/phosphates/silicates were always present in concentrations $< 1 \mu\text{mol l}^{-1}$ from June to end of October. The absence of rivers, and thus terrestrial runoff, may limit nutrient supply. However, rain and continuous water column mixing by wind can contribute somewhat to provide nutrients. Another potential reason to explain the low nutrient concentrations can be the quick recycled nutrient utilization. As soon as nutrients are available they may be quickly used by autotrophs or other microorganism.

HH lagoon was characterized by dominance (over 70%) of pico-species, mainly picoeukaryotes, and by important concentration of bacteria (**Figure 9** and **Figure 10**). The highest density of autotrophic cells in the natural diet (ND) from the lagoon was measured in early July with $7.2 \times 10^4 \text{ cells ml}^{-1}$ while bacteria concentration was $2.6 \times 10^6 \text{ cells ml}^{-1}$ (and even $4.3 \times 10^6 \text{ cells ml}^{-1}$ in mid August). In contrast, the artificial microalgal diet (MD) contained a much higher abundance of microalgae cells (1.2 to $1.4 \times 10^5 \text{ cells ml}^{-1}$) but a much lower bacteria concentration (5.6 to $6.8 \times 10^4 \text{ cells ml}^{-1}$). Thus, there were at least 18 times more phytoplanktonic cells in MD than in ND during the present study. That may explain the higher mass of total fatty acids observed in the MD, although both diets were adjusted for a similar TPM content, as microalgae are known to have high levels of lipids (Guschina & Harwood 2006; Soudant et al. 2000).

Our first hypothesis was that ND from the oligotrophic HH environment should be deficient in EFA. This diet was compared to MD diet which was a mixture of *Nannochloropsis occulata*, *Pavlova lutheri* and *Isochrysis galbana* known to be rich in EFA (Volkman et al. 1989). There was a clear distinction between FA compositions of both diets. The stress index (MDS) of 0.07 indicates that the configuration of objects can be considered as reliable (Quinn & Keough 2002). ANOSIM result for both diets was close to 1 ($R = 0.764$ and $p = 0.001$), indicated higher differences between diets than within diet. A food source mostly made of heterotrophs should have low levels of PUFA and EFA (Dalsgaard et al. 2003). In the present study, the fatty acids profiles of each diet showed similar proportions of PUFA (37.4-37.8 %) with 21.31-23.75 % EFA, 8.5-11.2 % EPA and 10.4-10.9 % DHA. Thus, the oligotrophic environment of HH lagoon seems to produce

PUFA and EFA (probably by picoeukaryotes) during all summer since fatty acids signature was similar to autotrophic environments. However, as the mass of total fatty acids was two times lower in ND than in MD, the absolute quantity of PUFA and EFA was then less important in ND.

ND showed higher SFA and lower MUFA levels than MD. In ND, small quantities of 15:0 (*pentadecanoate*) and 17:0 (*heptadecanoate*) were found (1.70 and 1.77 % respectively) compared to almost nothing in MD (0.50 and 0.42 %). These specific FA indicate the presence of bacteria in environment (ND) (Rajendran et al. 1993; Sargent et al. 1987; Volkman et al. 1980). As previously shown in the flux cytometry results (**Figure 10**) bacteria are present in a relatively high proportion in ND compare to MD. Low percentage values of FA biomarkers for bacteria in ND can be explain by their microscopic size (<1µm). Thus, even if there are present in a high abundance, the biomass of FA bacteria was small. The two diets were characterized with importants level of 14:0 (*myristate*) and 16:0 (*palmitate*), but in greater proportion in MD. These FA are often associated with the presence of microalgae, like diatoms (14:0 and 16:0) or ubiquitous markers³ (16:0) (Dunstan et al. 1994; Ramos et al. 2003; Volkman et al. 1998; Volkman et al. 1989). The MD diet was composed of *Eustigmatophyceae* (*Nannochloropsis ssp*), *Prymnesiophyceae* (*Isochrysis galbana*) and *Pavlovophyceae* (*Pavlova lutheri*). The most abundant SFA in these taxonomic groups are 16:0 (26.6% of TFA) in *Eustigmatophyceae*, 14:0 (25,3% of TFA) and 16:0 (19,0% of TFA) in *Prymnesiophyceae* (Dalsgaard et al. 2003) and 16:0 (11,5 % of TFA) and 14:0 (21.3% of TFA) in *Pavlovophyceae* (Volkman et al. 1989). SFA results for MD (**Table 6**) seemed in agreement with those found in literature. It is difficult to highlight FA relationship with some specific organisms in ND, but the presence of 14:0, 16:0 and 18:0 could be associated to the presence of diatoms blooms or other algal species, and are also considered as ubiquitous markers. There was also the presence of 22:0 and 24:0 (3.31 and 2.95 %) which can be liked with vascular plants (Lebreton et al. 2011). SFA

³ A FA that identify many things simultaneously.

in ND was a lot more diversified compared to MD, just like the results found in flux cytometry.

MUFA in diets differed mainly by their level in 16:1 and 18:1n9, which were present in higher proportion in MD. 16:1n7 and 18:1n9 were often present in large quantities in microalgae. Unfortunately, the detailed analysis of 16:1 was not characterized in our GC procedure. It is therefore possible to suppose that, as MD diet followed tightly literature, this FA may be 16:1n7. Further analysis should be done in order to confirm this FA details. In ND these two FA may be, again, associated with some microalgae blooms or qualified as ubiquitous markers (Sargent et al. 1987).

Results of flow cytometry showed important picoeukaryotes concentrations at each sampling date and fatty acids indicate large proportion of PUFA and EFA in the food available for mussels in HH lagoon. Trottet (2007; 2008a; 2008b) and Roy (1991) already reported that food for bivalves in HH lagoon is mainly provided by heterotrophs associated to a microbial loop. Phytoplankton is the major source of PUFA for consumers in marine ecosystems (Biandolino et al. 2008; Lee et al. 1998). The PUFA and EFA, found in HH lagoon (ND) might come from some autotrophic species since only microalgae cells can synthesize and accumulate them. Therefore, our results suggest that concentration of picoeukaryotes in HH lagoon could be the source of EFA to consumers like mussels. However, the mass of total fatty acids in ND was half that in MD. Thus the quantity of PUFA and EFA available was less important in natural diet than in microalgal diet and could cause a deficiency in EFA, particularly if filtration efficiency of mussels is limited for ingestion of picoeukaryotes. *Mytilus edulis* is a secondary producer that consumes a wide quantity of food from bacteria to copepods (Cartier et al. 2004; Davenport et al. 2000; Kreeger & Newell 2001; Lehane & Davenport 2002; Seed & Suchanek 1992) but with different retention efficiencies.

Mussels fed ND (poor in EFA) exhibited similar VO_2 and CR as those fed with EFA rich diet (MD) at all sampling dates covering spawning cycle. These results do not support the hypothesis that mussels fed with ND have a lower physiological condition than those

fed with the EFA-rich MD. The seston content (TPM) of MD was adjusted to be similar to ND and it remained high throughout the experiment (between 3.4 and 5.1 mg l⁻¹). (Bayne et al. 1993; Fearman et al. 2009; Galimany et al. 2011; Hawkins et al. 1996; Riisgard & Mohlenberg 1979; Widdows et al. 1979). It is possible that comparable metabolism of the mussels fed with the two diets could be simply the result of the similar amount of total particular matter (TPM) offered to them. Differences in diets composition (mainly size of plankton and bacteria concentration) seem to be not big enough (particularly with their similar level of PUFA) in inducing physiological changes. These results could also suggest that mussels from HH lagoon are able to filter efficiently picoplankton and bacteria found in high concentration in water. Some previous studies have already reported that mussels can eat particles as small as picoplankton (Cucci et al. 1985; Jorgensen 1981; Mohlenberg & Riisgard 1978).

VO₂ and CR of mussels varied among the sampling periods spanning from early June to mid October. Many factors like temperature and/or reproduction process may explain these observed variations (Myrand et al. 2000; Tremblay et al. 1998a; Tremblay et al. 1998c; Worrall & Willows 1984). Another explanation for the seasonal variation in CR is a possible seasonal variation in food utilization by the mussel (Cranford 1999). However, this could be dismissed since the composition of the MD diet was similar at each date.

Lipids composition of mussel gills was mainly made of phospholipids (**Table 5**). These results are in concordance with those of Pernet et al. (2007) showing that mussels gills contained more structural than energetic lipids reserves. Neither ND nor MD mussels seemed to be deficient in EFA. The fatty acids in mussel's gills had similar profiles between mussels of two-year-old fed with the two diets while there were slight differences in one-year-old mussels in relation to diet. One-year-old mussels fed ND had approximately 1.2 % more EFA in their gills than mussels fed MD with values around 14.67 and 13.40 %. These results seem low relatively to values reported in literature. Pernet et al (2007) found about 33% EFA in mussel's gills of *Mytilus edulis* sampled in winter and fed with a mix of microalgae culture. However, PUFA results in mussels gills where in a

range of 57.39 % and 54.10% for ND and MD mussels respectively. These results are more similar to the ones obtain by Pernet (2007) which showed a total of 60% PUFA in mussels gills. Mantle of *M. galloprovincialis* also showed PUFA levels around 50% and over 30% EFA (Redmond et al. 2010; Ventrella et al. 2008) while Shin et al. (2008) observed over 50% PUFA in the mantle *Perna veridi*. Thus, it is possible that EFA "deficit" observed even with the MD diet is related to a sub-optimum choice of microalgae species in this diet (*Nannochloropsis oculata*, *Isochrysis galbana* and *Pavlova lutheri*). Some of these microalgae species could be hard to digest for the mussels. Robert (1998) has demonstrated that *Nannochloropsis atomus* was normally indigested or weakly digested in oyster larvae, *C. Gigas*. General selective retention for all EFA in gills of mussels fed with both diets was observed as the levels of these fatty acids were near one or over two times higher in the gills than in the ones in the food (**Figure 16**). Lower ratios like EPA in MD could suggest some EFA deficit for mussels. However, without samples with higher level of EFA in the gills it is difficult to confirm a nutritional deficit. When EFA are in short supply, molluscs like mussels can extend some precursors to obtain EFA in substitution, commonly called NMID (Klingensmith 1982; Zhukova 1991; Zhukova & Svetashev 1986). In the present study no NMID were found in mussels gills and that could suggest no physiological deficit in EFA. The higher level of EFA in gills could reflect only the normal physiological retention process of these tissues. Furthermore, even if mussels spawned somewhere during the first sampling periods (**Figure 11**) it seemed that the FA content in their gills was not disturbed. This is another element reinforcing the idea that actually HH lagoon is providing good food quality in lipids terms for mussels.

There were slight changes in FA composition of the mussels gills fed with both diets but there were no physiological changes. It was also hypothesized that EFA abundance in membranes of mussels gills is possibly related to their CR and VO_2 as predicted by Hulbert's theory of membranes as possible pacemaker of metabolism (Hulbert 2007). Membranes polyunsaturation would increase molecular activity of many membrane-bound proteins and, thus, impact specific membrane leak-pump cycles and cellular metabolic activity (Hulbert & Else 1999). This theory was first developed for endotherm species but

was also applied to ectotherm species like mussels (Pernet et al. 2007). This hypothesis could not be validated in the present study because no comparison was possible due to lack of differences in EFA mussel's content, and in their physiological parameters measurements.

A five day acclimatising time to a new diet is possibly too short to create changes in mussel tissues. As mussel digestion takes 6-15 hours (Hawkins et al. 1990; Shin et al. 2008; Wong & Cheung 2003) it seemed highly unlikely that some initial food particles eaten from the lagoon water (ND) would still be present in mussels gut after five days, so another diet could have exert an influence from this point. Knowing this, a second diet FA print (like MD) may then have a subsequent influence on tissues FA, including gills. Therefore it seemed that it was not the case. The actual effects of food quality on FA in mussel's tissues composition could need more than five acclimatization days that were used in the present study. That may explain why DPA found in ND mussel would still be found in MD mussels (0.1% in MD); their diet only differed for a period of five days prior measurements. Only the polar lipids fraction was used for FA analysis in this study. As these lipids contribute to the structural composition of membranes, maybe more time is needed to observe changes in tissues compared to the neutral lipids fraction which is used as energetic reserves. It would be important to get a better idea about time needed before seeing diet effects on FA signature in mussel tissues. Apparently, the response is faster in the digestive gland compared to gills (Shin et al. 2008). For that reason it is difficult to answer the last hypothesis about the effect of EFA on mussel's physiological condition. In contrast to what was expected, ND and MD mussel's gills contained more or approximately the same EFA proportions. Therefore, it becomes difficult to compare the impact of EFA content in mussels on their physiological condition.

In conclusion, HH lagoon is oligotrophic because of a limited external supply of nutrients. This lagoon is host to a specific microfauna resulting from a microbial loop and the presence of abundant bacteria and picoeukaryote cells. It appeared that HH lagoon is a diversified marine environment (in microorganisms) which could provide enough PUFA

and EFA quantities for mussel's well-being. These FA are important for growth and survival of mussels. No NMID were found in mussel's gills probably for that reason. This natural diet (ND) was compared to a microalgae diet (MD). Diets differed according to their contents in some lipids classes and fatty acids, but mainly in SFA and MUFA. In this study, diet composition seemed to have only little effect, or no effect on mussel gills composition. It may take more long acclimatizing time with a specific diet to engender a change in lipids and FA mussels' gills composition. As a result, no significant differences were found on physiological parameters (VO_2 and CR) of mussels according to their diet.

1.6 ACKNOWLEDGEMENTS

I would like to thank all the staff of Centre d'innovation de l'aquaculture et des pêches du Québec (MERINOV) for the boat and laboratory facilities as well as for their generous contribution to the project. Thanks also to Nathalie Gauthier and Marie-Louise Chabot for algal count analysis (Counter Coulter) and to Erwann Fraboulet and Bernadette Lagacée from Nutrocéan for the microalgal supply and information. Thanks to Claude Belzile, Pascal Rioux and Richard St-Louis from ISMER for flux cytometry, nutrients and fatty acids analyses. Thanks to Michel Fournier and Alain Huet for mussel supply (Moules de culture des Iles Inc.). Finally, thanks to Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC-CRSNG) strategic project grants programs (AquaMan team), Réseau Aquacole du Québec (RAQ), Madeli-Aide foundation and UQAR foundation for their financial support

CHAPITRE 2

CONCLUSION

M. edulis influence grandement le milieu qui l'entoure, mais elle est elle-même influencée à son tour par son environnement dont les éléments microscopiques qui s'y trouvent et qui constituent des sources potentielles de nourriture pour elle. La moule bleue, en filtrant la colonne d'eau, peut ingérer une multitude de particules de taille variable, vivantes ou non. Ces éléments contiennent des proportions plus ou moins importantes d'éléments nutritifs, essentiels pour elle. Les lipides, et plus précisément les acides gras, font partie des divers éléments nutritifs qui servent d'indicateurs pour en évaluer la qualité nutritionnelle. Ainsi, de nombreux travaux ont été effectués pour caractériser la composition lipidique et en acides gras des organismes marins. Les microalgues font partie des espèces ayant des fortes teneurs en acides gras polyinsaturés (PUFA) et elles possèdent même certains acides gras essentiels (EFA).

La lagune de Havre-aux-Maisons (HAM) est caractérisée par des faibles concentrations de sels nutritifs (faibles apports exogènes) essentiels pour la croissance et la survie de plusieurs espèces microscopiques telles que le phytoplancton. Le vent, constamment présent sur l'archipel, aidé des communautés bactériennes contribue au recyclage des éléments nutritifs enfouis dans les sédiments. Ainsi, le re-largage de certains éléments benthiques, bien que probablement sporadique, de certains éléments nutritifs contribuerait peut-être à de brefs épisodes de croissance phytoplanctonique, surtout durant la saison estivale.

Des analyses lipidiques et en acides gras ont été faites sur le seston de la lagune d'HAM et sur un cocktail riche en microalgues, bien décrit comme étant riche en acides gras essentiels. Les résultats obtenus ont été pour le moins surprenant. Contrairement à ce

qui avait été stipulé dans une des hypothèses de recherche le seston de la lagune d'HAM ne semble pas déficitaire en EFA. Des quantités intéressantes d'EFA, bien que plus faibles que celles retrouvées d'un cocktail de microalgues, ont été observées dans la lagune. Ces observations laissent supposer que la lagune contiendrait des espèces de taille assimilables par les moules, en quantité considérable et suffisante pour la croissance et la survie des ces dernières.

Toutefois, les signatures en acides gras fournissent malheureusement des informations peu précises sur les espèces présentes. Parfois, un acide gras peut servir à identifier plusieurs groupes d'espèces à la fois. Ces résultats renseignent donc sur la présence de certains acides gras, dont des EFA, mais il reste difficile d'identifier correctement les organismes en cause. Une solution aurait été de compléter cette technique d'identification avec une autre, du moins pour les espèces de plus de 20µm. Pour les espèces plus petites que 20µm, le plus souvent assimilées par *M. edulis*, la cytométrie de flux a été utilisée. On a observé une forte abondance de bactéries et la présence de cellules phytoplanctoniques de taille diversifiée pour le seston d'HAM (ND), contrairement au cocktail (MD) de microalgues qui était plutôt caractérisé par une forte abondance de cellules phytoplanctoniques de tailles similaires et peu de bactéries. Il aurait été intéressant d'utiliser la technique par épifluorescence ou l'identification au microscope pour voir la composition pour la fraction comprise entre 20 et 177µm (limite supérieure du tamis), particules qui peuvent également être assimilées par la moule. Ainsi, malgré un manque d'information sur les assemblages de la fraction supérieure du seston (>20µm), il est néanmoins possible de constater que le seston d'HAM n'est pas déficient en EFA et diversifié en termes d'espèces phytoplanctoniques comprises entre 0,2-20 µm. Les moules de culture de la lagune d'HAM ont donc eu accès des sources riches de nourriture, du moins du mois de juin au mois d'octobre 2009, qui auront été favorables à leur croissance et à leur survie. De plus amples travaux échelonnés sur plusieurs saisons et plusieurs années pourraient permettre de déterminer si la situation observée en 2009 était normale ou un cas particulier. Cette situation peut toutefois être rassurante pour les mytiliculteurs de la lagune d'HAM; les moules y sont bien nourries!

Des mesures physiologiques ont été faites sur les moules de la lagune d'HAM avant même de connaître la composition en acides gras du seston de la lagune, le régime alimentaire naturel. L'effet du régime alimentaire riche en microalgues (cocktail) comparé avec le régime alimentaire naturel, en termes de lipides et d'acides gras, a été testé sur des moules provenant de la lagune d'HAM. Toujours basée sur l'hypothèse que le régime alimentaire naturel serait déficient en EFA, une deuxième hypothèse a été posée. Les moules nourries avec un régime alimentaire en microalgues devraient avoir une meilleure condition physiologique que les moules nourries avec un régime alimentaire naturel. La consommation en oxygène et le taux de filtration ont servi à l'estimation de la condition physiologique de la moule. Idéalement, il aurait été intéressant de pouvoir calculer le potentiel de croissance (Scope For Growth) des moules provenant des deux régimes alimentaires. C'est ce qui était prévu initialement mais plusieurs valeurs négatives ont été obtenues pour le taux d'assimilation (facteur essentiel pour le calcul du SFG) probablement à cause du manque de précision de la balance et la masse trop petite de fécès récoltées. Il aurait été très intéressant de pouvoir comparer le potentiel de croissance des moules provenant des deux régimes alimentaires...Cependant, il a été possible de se baser sur la consommation en oxygène (VO_2) et sur le taux de filtration (CR) pour estimer la condition physiologique des moules. Aucune différence significative n'a pu être mise en évidence entre les moules alimentées avec les deux régimes alimentaires, et ce, pour les deux groupes d'âge (1 et 2 ans). Les moules soumises à deux régimes alimentaires contenant une quantité similaire d'EFA ont, bien-sûr une condition physiologique semblable. Les différences significatives, se situaient au niveau des périodes d'échantillonnage pour le VO_2 et le CR, et entre les mesures pour les moules de 1 an et 2 ans pour le CR seulement. Il pourrait être intéressant d'étudier un peu plus les facteurs (autres que nutritionnels) susceptibles de faire varier la physiologie des moules durant cette période.

Selon l'hypothèse d'Hulbert (2007), les membranes cellulaires pourraient agir comme des pacemakers du métabolisme. Leur composition en PUFA et EFA pourrait avoir une influence sur l'activité des protéines membranaires et donc une influence plus ou moins directe sur le métabolisme global de l'individu. Ainsi, la condition physiologique, *i.e.* le

VO₂ et le CR, de la moule serait influencée par la composition en PUFA (EFA), dans ce cas-ci, de ses branchies. Une troisième hypothèse en lien avec la théorie avancée par Hulbert peut être mise en évidence. Il pourrait y avoir des différences significatives entre les mesures du VO₂ et du CR des moules qui ont été nourries avec un régime alimentaire en microalgues, plus riche en PUFA (EFA) comparativement à d'autres nourries avec le régime alimentaire naturel. Les analyses des acides gras présents dans les branchies des moules soumises aux des deux régimes alimentaires ont été réalisées. Des différences, petites mais significatives, ont été trouvées entre les PUFA (EFA) au niveau de la composition des branchies des moules. Les moules nourries avec le régime alimentaire naturel ont plus de PUFA dans les membranes de leurs branchies que les moules nourries avec le régime alimentaire de microalgues. Pourtant, des quantités plus grandes de PUFA ont été trouvées dans le régime alimentaire en microalgues. Le temps de conditionnement des moules soumises à un régime alimentaire en microalgues a été établi selon le temps de digestion chez la moule qui prend entre 6-15h. Selon Shin et al. (2008) il est à peu près impossible qu'il reste des particules de nourriture, d'un régime alimentaire initial x, dans le tube digestif d'une moule après 5 jours. Cependant, la réorganisation des acides gras présents dans les tissus de la moule peut prendre plus de temps. Peut-être qu'en analysant la composition en acides de gras de la glande digestive, nous aurions eu une réponse différente. Cette dernière peut peut-être être affectée plus rapidement que les branchies par un changement de nourriture. Il serait intéressant de pouvoir vérifier cet aspect, de même qu'un temps de conditionnement plus long. Toujours est-il qu'il a été difficile, voire impossible, de répondre à la troisième hypothèse pour ces raisons. La quantité de PUFA (EFA) équivalente dans les branchies des moules des deux régimes alimentaires n'a pas permis pas de faire une comparaison au niveau de l'influence de ces PUFA sur les paramètres physiologiques. Des modifications dans la méthodologie et dans le régime alimentaire seraient donc nécessaires pour répondre à cette question. Il faudrait trouver un régime alimentaire vraiment pauvre en PUFA (EFA) et y soumettre des moules pendant une longue période, ce qui permettrait de mieux répondre à cette hypothèse.

Les résultats de cette présente étude ont montré que la lagune d'HAM contient des proportions intéressantes de PUFA et d'EFA, essentiels à la survie et à la croissance des moules, du moins durant la période concernée. Les conditions nutritionnelles de la lagune sont donc propices à la culture des bivalves. Aucune différence significative n'a été trouvée entre certains paramètres physiologiques de moules nourries avec un régime alimentaire riche en microalgues et un régime alimentaire naturel (lagune). Ces résultats nous apportent donc des informations supplémentaires quant à la condition générale de ces moules de culture dans cette lagune, et elles se portent très bien! La culture des moules en mer est en pleine effervescence aux Iles-de-la-Madeleine. Il serait intéressant de pouvoir comparer certains paramètres physiologiques de ces moules avec celles de la lagune. Plusieurs facteurs connus, comme la température, ou méconnus comme la qualité de la nourriture, seraient également intéressants à vérifier pour mieux comprendre les différences de rendement observées. L'analyse des acides gras complémentée de mesures physiologiques, permet de vérifier de façon rigoureuse la « santé » des bivalves en culture de même que la qualité de leur milieu. Cette approche pourrait être utilisée pour des essais futurs quant à la recherche de nouveaux sites aquacoles pour la culture de bivalves ou autres organismes marins

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abele, D. & S. Puntarulo. 2004. Formation of reactive species and induction of antioxidant defence systems in polar and temperate marine invertebrates and fish. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A-Molecular & Integrative Physiology* **138**: 405-415.
- Abraham, E. R. 1998. The generation of plankton patchiness by turbulent stirring. *Nature* **391**: 577-580.
- Albentosa, M., M. J. Fernandez-Reiriz, A. Perez-Camacho & U. Labarta. 1999. Growth performance and biochemical composition of *Ruditapes decussatus* (L.) spat fed on microalgal and wheatgerm flour diets. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **232**: 23-37.
- Albentosa, M., U. Labarta, M. J. Fernandez-Reiriz & A. Perez-Camacho. 1996. Fatty acid composition of *Ruditapes decussatus* spat fed on different microalgae diets. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A-Molecular & Integrative Physiology* **113**: 113-119.
- Aminot, A. & M. Chaussepied. 1983. Manuel des analyses chimiques en milieu marin. CNEXO, BNDO.
- Archambault, P., C. W. Mckindsey & E. Bourget. 1999. Large-scale shoreline configuration influences phytoplankton concentration and mussel growth. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **49**: 193-208.
- Arifin, Z. & L. I. Bendell-Young. 2001. Cost of selective feeding by the blue mussel (*Mytilus trossulus*) as measured by respiration and ammonia excretion rates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **260**: 259-269.
- Armstrong, F. A. J., C. R. Sternes & J. D. H. Strickland. 1967. The measurement of upwelling and subsequent biological processes by means of the Technicon AutoAnalyzer and associated equipment. *Deep Sea Research* **14**: 381-389.
- Asmus, H. & R. M. Asmus. 2005. Significance of suspension-feeder systems on different spatial scales, p. 199-219. *In* R. F. Dame & S. Olenin [eds.], *Comparative Roles of*

Suspension-Feeders in Ecosystems. NATO Science Series IV Earth and Environmental Sciences.

- Auel, H., M. Harjes, R. Da Rocha, D. Stubing & W. Hagen. 2002. Lipid biomarkers indicate different ecological niches and trophic relationships of the Arctic hyperiid amphipods *Themisto abyssorum* and *T-libellula*. *Polar Biology* **25**: 374-383.
- Barnathan, G. 2009. Non-methylene-interrupted fatty acids from marine invertebrates : Occurrence, characterization and biological properties. . *Biochimie* **91**: 671-678.
- Bayne, B. L. 1993. Feeding physiology of bivalves : time-dependence and compensation for changes in food availability, p. 1-24. *In* R. F. Dame [ed.], *Bivalve filter feeders in estuarine and coastal ecosystem processes*. NATO ASI series. Springer-Verlag.
- Bayne, B. L. 2004. Comparisons of measurements of clearance rates in bivalve molluscs. *Marine Ecology-Progress Series* **276**: 305-306.
- Bayne, B. L., A. J. S. Hawkins & E. Navarro. 1987. Feeding and digestion by the mussel *Mytilus edulis* L. (Bivalvia: mollusca) in mixtures of silt and algal cells at low concentrations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **111**: 1-22.
- Bayne, B. L., A. J. S. Hawkins, E. Navarro & I. P. Iglesias. 1989. Effects of seston concentration on feeding, digestion and growth in the mussel *Mytilus Edulis*. *Marine Ecology-Progress Series* **55**: 47-54.
- Bayne, B. L., J. I. P. Iglesias, A. J. S. Hawkins, E. Navarro, M. Heral & J. M. Deslous-Paoli. 1993. Feeding behaviour of the mussel, *Mytilus edulis* : responses to variations in quantity and organic content of the seston. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **73**: 813-829.
- Beiras, R., A. P. Camacho & M. Albentosa. 1994. Comparison of the scope for growth with the growth performance of *Ostrea edulis* seed reared at different food concentration in an open-flow system. *Marine Biology* **119**: 227-233.
- Belzile, C., S. Brugel, C. Nozais, C. Gratton & S. Demers. 2008. Variations of the abundance and nucleic acid content of heterotrophic bacteria in Beaufort Shelf waters during winter and spring. *Journal of Marine Systems* **74**: 946-956.
- Beninger, P. G. 1984. Seasonal variations of the major lipid classes in relation to the reproductive activity of two species of clams raised in a common habitat: *Tapes decussatus* L. (Jeffreys, 1863) and *T. philippinarum* (Adams & Reeve, 1850). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **79**: 79-90.
- Biandolino, F., E. Prato & C. Caroppo. 2008. Preliminary investigation on the phytoplankton contribution to the mussel diet on the basis of fatty acids analysis.

- Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom **88**: 1009-1017.
- Bierbaum, R. & S. E. Shumway. 1988. Filtration and oxygen consumption in mussels, *Mytilus edulis*, with and without pea crabs, *Pinnotheres Maculatus*. Estuaries **11**: 264-271.
- Brazao, S., S. Morais, D. Boaventura, P. Re, L. Narciso & S. J. Hawkins. 2003. Spatial and temporal variation of the fatty acid composition of *Patella* spp. (Gastropoda : Prosobranchia) soft bodies and gonads. Comparative Biochemistry and Physiology. Part B-Biochemistry and Molecular Biology **136**: 425-441.
- Budge, S. M., C. C. Parrish & C. H. McKenzie. 2001. Fatty acid composition of phytoplankton, settling particulate matter and sediments at a sheltered bivalve aquaculture site. Marine Chemistry **76**: 285-303.
- C.S.M.O.P.M & S.O.D.I.M. 2005. Guide de démarrage d'une entreprise maricole.
- Caers, M., P. Coutteau & P. Sorgeloos. 1999. Dietary impact of algal and artificial diets, fed at different feeding rations, on the growth and fatty acid composition of *Tapes philippinarum* (L.) spat. Aquaculture **170**: 307-322.
- Callier, M. D., M. Richard, C. W. Mckindsey, P. Archambault & G. Desrosiers. 2009. Responses of benthic macrofauna and biogeochemical fluxes to various levels of mussel biodeposition: An in situ "benthocosm" experiment. Marine Pollution Bulletin **58**: 1544-1553.
- Cannuel, R., P. G. Beninger, H. McCombie & P. Boudry. 2009. Gill development and Its functional and evolutionary implications in the blue mussel *Mytilus edulis* (Bivalvia: Mytilidae). Biological Bulletin **217**: 173-188.
- Cartier, S., J. Pellerin, M. Fournier, E. Tamigneaux, L. Girault & N. Lemaire. 2004. Use of an index based on the blue mussel (*Mytilus edulis* and *Mytilus trossulus*) digestive gland weight to assess the nutritional quality of mussel farm sites. Aquaculture **241**: 633-654.
- Chu, F. L. E. & J. Greaves. 1991. Metabolism of palmitic, linoleic and linolenic acids in adult oyster, *Crassostrea virginica*. Marine Biology **110**: 229-236.
- Claereboudt, M. R., J. Cote, J. C. Bonardelli & J. H. Himmelman. 1995. Seasonal variation in abundance and size structure of phytoplankton in Baie des Chaleurs, southern Gulf of St-Lawrence, in relation to physical oceanographic conditions Hydrobiologia **306**: 147-157.

- Clynick, B. G., C. W. Mckindsey & P. Archambault. 2008. Distribution and productivity of fish and macroinvertebrates in mussel aquaculture sites in the Magdalen Islands (Quebec, Canada). *Aquaculture* **283**: 203-210.
- Conover, R. J. 1966. Assimilation of organic matter by zooplankton, p. 338-345. *Limnology and oceanography*.
- Copeman, L. A. & C. C. Parrish. 2003. Marine lipids in a cold coastal ecosystem: Gilbert Bay, Labrador. *Marine Biology* **143**: 1213-1227.
- Coughlan, J. 1969. The estimation of filtering rate from the clearance of suspensions. *Marine Biology* **2**: 356-358.
- Cranford, P. J. 1999. Seasonal variation of food utilization by sea scallops and blue mussels. *Journal of Shellfish Research* **18**: 299.
- Cucci, T. L., S. E. Shumway, R. C. Newell, R. Selvin, R. R. L. Guillard & C. M. Yentsch. 1985. Flow cytometry : a new method for characterization of differential ingestion, digestion and egestion by suspension feeders. *Marine Ecology Progress Series* **24**: 201-204.
- D'amours, O., P. Archambault, C. W. Mckindsey & L. E. Johnson. 2008. Local enhancement of epibenthic macrofauna by aquaculture activities. *Marine Ecology-Progress Series* **371**: 73-84.
- Dalsgaard, J., M. St John, G. Kattner, D. Muller-Navarra & W. Hagen. 2003. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment, p. 225-340. *Advances in Marine Biology*, Vol 46.
- Das, U. N. 2006. Essential fatty acids - A review. *Current Pharmaceutical Biotechnology* **7**: 467-482.
- Davenport, J., R. Smith & M. Packer. 2000. Mussels *Mytilus edulis*: significant consumers and destroyers of mesozooplankton. *Marine Ecology-Progress Series* **198**: 131-137.
- Delaporte, M., P. Soudant, C. Lambert, M. Jegaden, J. Moal, S. Pouvreau, L. Degremont, P. Boudry & J. F. Samain. 2007. Characterisation of physiological and immunological differences between Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) genetically selected for high or low survival to summer mortalities and fed different rations under controlled conditions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **353**: 45-57.
- Delaporte, M., P. Soudant, J. Moal, E. Giudicelli, C. Lambert, C. Segueineau & J. F. Samain. 2006. Impact of 20 : 4n-6 supplementation on the fatty acid composition

- and hemocyte parameters of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Lipids* **41**: 567-576.
- Delaporte, M., P. Soudant, J. Moal, E. Kraffe, Y. Marty & J. F. Samain. 2005. Incorporation and modification of dietary fatty acids in gill polar lipids by two bivalve species *Crassostrea gigas* and *Ruditapes philippinarum*. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A-Molecular & Integrative Physiology* **140**: 460-470.
- Delaunay, F., Y. Marty, J. Moal & J. F. Samain. 1993. The effect of monospecific algal diets on growth and fatty acid composition of *Pecten maximus* (L.) larvae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **173**: 163-179.
- Dunstan, G. A., H. J. Baillie, S. M. Barrett & J. K. Volkman. 1996. Effect of diet on the lipid composition of wild and cultured abalone. *Aquaculture* **140**: 115-127.
- Dunstan, G. A., J. K. Volkman, S. M. Barrett, J.-M. Leroi & S. W. Jeffrey. 1994. Essential polyunsaturated fatty acids from 14 species of diatom (*Bacillariophyceae*). *Phytochemistry* **35**: 155-161.
- Dupuy, C., A. Vaquer, T. Lam-Hoi, C. Rougier, N. Mazouni, J. Lautier, Y. Collos & S. Le Gall. 2000. Feeding rate of the oyster *Crassostrea gigas* in a natural planktonic community of the Mediterranean Thau Lagoon. *Marine Ecology-Progress Series* **205**: 171-184.
- El-Sabaawi, R. W., A. R. Sastri, J. F. Dower & A. Mazumder. 2010. Deciphering the seasonal cycle of copepod trophic dynamics in the strait of Georgia, Canada, using stable isotopes and fatty acids. *Estuaries and Coasts* **33**: 738-752.
- Emmett, B., K. Thompson & J. D. Popham. 1987. The reproductive and energy storage cycles of two populations of *Mytilus edulis* (Linne) from British Columbia. *Journal of Shellfish Research* **6**: 29-36.
- Falk-Petersen, S., T. M. Dahl, C. L. Scott, J. R. Sargent, B. Gulliksen, S. Kwasniewski, H. Hop & R. M. Millar. 2002. Lipid biomarkers and trophic linkages between ctenophores and copepods in Svalbard waters. *Marine Ecology-Progress Series* **227**: 187-194.
- Fearman, J. A., C. J. S. Bolch & N. A. Moltschaniwskij. 2009. Energy storage and reproduction in mussels, *Mytilus galloprovincialis* : the influence of diet quality. *Journal of Shellfish Research* **28**: 305-312.

- Fernandez-Reiriz, M. J., U. Labarta, M. Albentosa & A. Perezcamacho. 1998. Effect of microalgal diets and commercial wheatgerm flours on the lipid profile of *Ruditapes decussatus* spat. *Comparative Biochemistry and Physiology* **119A**: 369-377.
- Filgueira, R., U. Labarta & M. J. Fernandez-Reiriz. 2006. Flow-through chamber method for clearance rate measurements in bivalves: design and validation of individual chambers and mesocosm. *Limnology and Oceanography* **4**: 284-292.
- Findlay, R. H., M. B. Trexler, J. B. Guckert & D. C. White. 1990. Laboratory study of disturbance in marine sediments - Reponse of a microbial community. *Marine Ecology-Progress Series* **62**: 121-133.
- Folch, J., M. Lees & G. H. Sloane-Stanley. 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *Journal of Biological Chemistry* **226**: 497-509.
- Fréchette, M. & E. Bourget. 1987. Significance of small-scale spatio-temporal heterogeneity in phytoplankton abundance for energy flow in *Mytilus edulis*. *Marine Biology* **94**: 231-240.
- Frost, B. W. 1972. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. *Limnology and Oceanography* **17**: 805-815.
- Galap, C., P. Netchitaïlo, F. Leboulenger & J. P. Grillot. 1999. Variations of fatty acid contents in selected tissues of the female dog cockle (*Glycymeris glycymeris* L., Mollusca, Bivalvia) during the annual cycle. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A : Molecular and Integrative Physiology* **122**: 241-254.
- Galimany, E., M. Ramón & I. Ibarrola. 2011. Feeding behavior of the mussel *Mytilus galloprovincialis* (L.) in a Mediterranean estuary: A field study. *Aquaculture* **314**: 236-243.
- Gao, Q. F., P. K. S. Shin, G. H. Lin, S. P. Chen & S. G. Cheung. 2006. Stable isotope and fatty acid evidence for uptake of organic waste by green-lipped mussels *Perna viridis* in a polyculture fish farm system. *Marine Ecology-Progress Series* **317**: 273-283.
- Geller, J. B. 2007. Encyclopedia of tidepools & rocky shore, p. 673. In M. W. Denny & S. D. Gaines [eds.], *Encyclopedia of the natural world*. University of California Press.
- Gilabert, J. 2001. Seasonal plankton dynamics in a Mediterranean hypersaline coastal lagoon: the Mar Menor. *Journal of Plankton Research* **23**: 207-217.

- Gilek, M., M. Tedengren & N. Kautsky. 1992. Physiological performance and general histology of the blue mussel, *Mytilus edulis* L, from the Baltic and North seas. Netherlands Journal of Sea Research **30**: 11-21.
- Glencross, B. D. 2009. Exploring the nutritional demand for essential fatty acids by aquaculture species. Reviews in Aquaculture **1**: 71-124.
- Graeve, M., G. Kattner & W. Hagen. 1994. Diet induced changes in the fatty acid composition of arctic herbivorous copepods - Experimental evidence of trophic markers. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **182**: 97-110.
- Graeve, M., G. Kattner & D. Piepenburg. 1997. Lipids in Arctic benthos: Does the fatty acid and alcohol composition reflect feeding and trophic interactions? Polar Biology **18**: 53-61.
- Grasshoff, K., M. Ehrhardt, K. Kremling & T. Almgren. 1983. Methods of seawater analysis, p. 419. In K. Grasshoff, M. Ehrhardt & K. Kremling [eds.]. Verlag chemie.
- Guschina, I. A. & J. L. Harwood. 2006. Lipids and lipid metabolism in eukaryotic algae. Progress in Lipids Research **45**.
- Guyondet, T., S. Roy, V. G. Koutitonsky, J. Grant & G. Tita. 2010. Integrating multiple spatial scales in the carrying capacity assessment of a coastal ecosystem for bivalve aquaculture. Journal of Sea Research **64**: 341-359.
- Hall, J. M., C. C. Parrish & R. J. Thompson. 2002. Eicosapentaenoic acid regulates scallop (*Placopecten magellanicus*) membrane fluidity in response to cold. Biological Bulletin **202**: 201-203.
- Hawkins, A. J. S. & B. L. Bayne. 1992. Physiological interrelations, and the regulation of production. , p. 171-222. In E. Gosling [ed.], The mussel *Mytilus*: ecology, physiology, genetics and culture. Developments in Aquaculture and Fisheries Science. Elsevier.
- Hawkins, A. J. S., B. L. Bayne, R. F. C. Mantoura & C. A. Llewellyn. 1986. Chlorophyll degradation and absorption throughout the digestive system of the blue mussel *Mytilus edulis* L. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **96**: 213-223.
- Hawkins, A. J. S., E. Navarro & J. I. P. Iglesias. 1990. Comparative allometries of gut-passage time, gut content and metabolic faecal loss in *Mytilus edulis* and *Cerastoderma edule*. Marine Biology **105**: 197-204.

- Hawkins, A. J. S., R. F. M. Smith, B. L. Bayne & M. Héral. 1996. Novel observations underlying the fast growth of suspension-feeding shellfish in turbid environments : *Mytilus edulis*. Marine Ecology Progress Series **131**: 179-190.
- Hazel, J. R. 1995. Thermal adaptation in biological-membranes: Is homeoviscous adaptation the explanation. Annual Review of Physiology **57**: 19-42.
- Helson, J. G. & J. P. A. Gardner. 2007. Variation in scope for growth: a test of food limitation among intertidal mussels. Hydrobiologia **586**: 373-392.
- Henderson, R. J. & D. R. Tocher. 1987. The lipid composition and biochemistry of freshwater fish. Progress in Lipid Research **26**: 281-347.
- Hobson, K. A. 1990. Stable isotopes analysis of marbled murrelets - evidence for freshwater feeding and determination of trophic level. Condor **92**: 897-903.
- Holm, S. 1979. A simple sequentially rejective multiple test procedure. Scandinavian Journal of Statistics **6**: 65-70.
- Howard, R. W. & D. W. Stanley. 1999. The tie that binds: Eicosanoids in invertebrate biology. Annals of the Entomological Society of America **92**: 880-890.
- Hulbert, A. 2007. Membrane fatty acids as pacemakers of animal metabolism. Lipids **42**: 811-819.
- Hulbert, A. J. & P. L. Else. 1999. Membranes as possible pacemakers of metabolism. Journal of Theoretical Biology **199**: 257-274.
- Hulbert, A. J. & P. L. Else. 2005. Membranes and the setting of energy demand. Journal of Experimental Biology **208**: 1593-1599.
- Iglesias, J. I. P., M. B. Urrutia, E. Navarro & I. Ibarrola. 1998. Measuring feeding and absorption in suspension-feeding bivalves: an appraisal of the biodeposition method. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **219**: 71-86.
- Incze, L. S., R. A. Lutz & L. Watling. 1980. Relationships between effects of environmental temperature and seston on growth and mortality of *Mytilus edulis* in a temperate northern estuary. Marine Biology **57**: 147-156.
- Jorgensen, B. C. 1976. Growth efficiencies and factors controlling size in some Mytilid Bivalves, especially *Mytilus edulis* L. : review and interpretation. Ophelia **15**: 175-192.

- Jorgensen, B. C. 1981. Feeding and cleaning mechanisms in the suspension feeding bivalve *Mytilus edulis*. *Marine Biology* **65**: 159-163.
- Joseph, J. D. 1982. Lipid composition of marine and estuarine invertebrates. Part II: Mollusca. *Progress in Lipid Research* **21**: 109-153.
- Kaiser, M. J., M. J. Attrill, S. Jennings, D. N. Thomas, D. K. A. Barnes, A. S. Brierley, N. V. C. Polunin, D. G. Raffaelli & P. J. B. Williams. 2005. Marine ecology, processes, systems, and impacts, p. 557. *In* O. U. Press [ed.].
- Kemp, P. F., S. Y. Newell & C. Krambeck. 1990. Effects of filter-feeding by the ribbed mussel *Geukensia Demissa* on the water column microbiota of a *Spartina alterniflora* saltmarsh. *Marine Ecology-Progress Series* **59**: 119-131.
- Kharlamenko, V. I., S. I. Kiyashko, A. B. Imbs & D. I. Vyshkvartzev. 2001. Identification of food sources of invertebrates from the seagrass *Zostera marina* community using carbon and sulfur stable isotope ratio and fatty acid analyses. *Marine Ecology-Progress Series* **220**: 103-117.
- Kharlamenko, V. I., N. V. Zhukova, S. V. Khotimchenko, V. I. Svetashev & G. M. Kamenev. 1995. Fatty acids as markers of food sources in a shallow-water hydrothermal ecosystem (Kraternaya Bight, Yankich Island, Kurile Island) *Marine Ecology-Progress Series* **120**: 231-241.
- Klingensmith, J. 1982. Distribution of methylene and nonmethylene-interrupted dienoid fatty acids in polar lipids and triacylglycerols of selected tissues of the hardshell clam (*Mercenaria mercenaria*). *Lipids* **17**: 976-981.
- Kluytmans, J. H., J. H. Boot & R. C. H. M. Oudejans. 1985. Fatty acid synthesis in relation to gametogenesis in the mussel *Mytilus edulis* L. *Comparative Biochemistry and Physiology* **81B**: 959-963.
- Kooijman, S. 2001. Quantitative aspects of metabolic organization: a discussion of concepts. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **356**: 331-349.
- Koutitonsky, V. G., N. Navarro & D. Booth. 2002. Descriptive physical oceanography of Great-Entry Lagoon, Gulf of St. Lawrence. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **54**: 833-847.
- Kraffe, E., J. Grall, M. Le Duff, P. Soudant & Y. Marty. 2008. A striking parallel between cardiolipin fatty acid composition and phylogenetic belonging in marine bivalves: A possible adaptive evolution? *Lipids* **43**: 961-970.

- Kraffe, E., P. Soudant & Y. Marty. 2004. Fatty acids of serine, ethanolamine, and choline plasmalogens in some marine bivalves. *Lipids* **39**: 59-66.
- Kreeger, D. A. & R. I. E. Newell. 2001. Seasonal utilization of different seston carbon sources by the ribbed mussel, *Geukensia demissa* (Dillwyn) in a mid-Atlantic salt marsh. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **260**: 71-91.
- Labarta, U., M. J. Fernández-Reiriz & J. M. F. Babarro. 1997. Differences in physiological energetics between intertidal and raft cultivated mussels *Mytilus galloprovincialis*. *Marine Ecology Progress Series* **152**: 167-173.
- Langdon, C. & M. J. Waldock. 1981. The effect of algal and artificial diets on the growth and fatty acid composition of *Crassostrea gigas* spat. *Journal of Marine Biological Association United Kingdom* **61**: 431-448.
- Langdon, C. J. & R. I. E. Newell. 1990. Utilization of detritus and bacteria as food sources by 2 bivalve suspension feeders, the oyster *Crassostrea virginica* and the mussel *Geukensia demissa*. *Marine Ecology-Progress Series* **58**: 299-310.
- Le Gall, S., M. B. Hassen & P. Le Gall. 1997. Ingestion of a bacterivorous ciliate by the oyster *Crassostrea gigas*: protozoa as a trophic link between picoplankton and benthic suspension-feeders. *Marine Ecology-Progress Series* **152**: 301-306.
- Lebreton, B., P. Richard, R. Galois, G. Radenac, C. Pflieger, G. Guillou, F. Mornet & G. F. Blanchard. 2011. Trophic importance of diatoms in an intertidal *Zostera noltii* seagrass bed: Evidence from stable isotope and fatty acid analyses. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **92**: 140-153.
- Lee, S. J., B. D. Yoon & H. M. Oh. 1998. Rapid method for the determination of lipid from the green alga *Botryococcus braunii*. *Biotechnology Techniques* **12**: 553-556.
- Legendre, L. & R. B. Rivkin. 2005. Integrating functional diversity, food web processes, and biogeochemical carbon fluxes into a conceptual approach for modeling the upper ocean in a high-CO₂ world. *Journal of geophysical research* **110**: 17.
- Lehane, C. & J. Davenport. 2002. Ingestion of mesozooplankton by three species of bivalve; *Mytilus edulis*, *Cerastoderma edule* and *Aequipecten opercularis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **82**: 615-619.
- Lemaire, N., J. Pellerin, M. Fournier, L. Girault, E. Tamigneaux, S. Cartier & E. Pelletier. 2006. Seasonal variations of physiological parameters in the blue mussel *Mytilus* spp. from farm sites of eastern Quebec. *Aquaculture* **261**: 729-751.

- Lesser, M. P., M. A. Bailey, D. G. Merselis & J. R. Morrison. 2010. Physiological response of the blue mussel *Mytilus edulis* to differences in food and temperature in the Gulf of Maine. *Comparative Biochemistry and Physiology A-Molecular & Integrative Physiology* **156**: 541-551.
- Lodish, H., A. Berk, P. Matsudaira, C. A. Kaiser, M. Krieger, M. P. Scott, L. Zipursky & J. Darnell. 2005. *Biologie moléculaire de la cellule*, Third ed. De Broeck University.
- Lonsdale, D. J., R. M. Cerrato, R. Holland, A. Mass, L. Holt, R. A. Schaffner, J. Pan & D. A. Caron. 2009. Influence of suspension-feeding bivalves on the pelagic food webs of shallow, coastal embayments. *Aquatic Biology* **6**: 263-279.
- Lubzens, E., A. Marko & A. Tietz. 1985. De novo synthesis of fatty acids in the rotifer, *Brachionus plicatilis*. *Aquaculture* **47**: 27-37.
- M.A.P.A.Q. 2002. État de la mariculture au Québec, p. 39. MAPAQ, SODIM, RMQ, Emplois Québec, Comité sectoriel de main-d'oeuvre des pêches maritimes.
- M.P.O. 2004-2005. Industrie canadienne de l'aquaculture, chiffres clefs. URL : <http://dfompo.gc.ca/aquaculture/ref/kf0405-fra.htm>
- Mallet, A. L., C. E. A. Carver & K. R. Freeman. 1990. Summer mortality of the blue mussel in eastern Canada - spatial, temporal, stock and age variation. *Marine Ecology-Progress Series* **67**: 35-41.
- Mansour, M. P., J. K. Volkman, A. E. Jackson & S. I. Blackburn. 1999. The fatty acid and sterol composition of five marine dinoflagellates. *Journal of Phycology* **35**: 710-720.
- Marty, Y., F. Delaunay, J. Moal & J. F. Samain. 1992. Changes in the fatty acid composition of *Pecten maximus* (L) during larval development. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **163**: 221-234.
- Milke, L. M., V. M. Bricelj & C. C. Parrish. 2006. Comparison of early life history stages of the bay scallop, *Argopecten irradians*: Effects of microalgal diets on growth and biochemical composition. *Aquaculture* **260**: 272-289.
- Mohlenberg, F. & H. U. Riisgard. 1978. Efficiency of particle retention in 13 species of suspension feeding bivalves. *Ophelia* **17**: 239-246.
- Murphy, J. & J. P. Riley. 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytical Chimica Acta* **27**: 31-36.

- Myrand, B., H. Guderley & J. H. Himmelman. 2000. Reproduction and summer mortality of blue mussels *Mytilus edulis* in the Magdalen Islands, southern Gulf of St. Lawrence. *Marine Ecology-Progress Series* **197**: 193-207.
- Myrand, B., R. Tremblay & J.-M. Sévigny. 2002. Selection against blue mussels (*Mytilus edulis* L.) homozygotes under various stressful conditions. *The journal of Heredity* **93**: 238-248.
- Myrand, B., R. Tremblay, J.-M. Sévigny, H. Guderley & J. H. Himmelman. 1999. What did we learn about summer mortality of suspension-cultured mussels in the Magdalen Islands, Québec. *Bulletin Aquaculture Association Canada* **99-2**: 9-13.
- Myrand, B., R. Tremblay & J. M. Sevigny. 2009a. Decreases in multi-locus heterozygosity in suspension-cultured mussels (*Mytilus edulis*) through loss of the more heterozygous individuals. *Aquaculture* **295**: 188-194.
- Myrand, B., R. Tremblay & J. M. Sevigny. 2009b. Impact of suspension culture using mesh sleeves on genetic characteristics of *Mytilus edulis* L. in Canada. *Aquaculture* **291**: 147-153.
- Napolitano, G. E., R. G. Ackman & M. A. Silvaserra. 1993. Incorporation of dietary sterols by the sea scallop *Placopecten magellanicus* (Gmelin) fed on microalgae. *Marine Biology* **117**: 647-654.
- Napolitano, G. E., R. J. Pollero, A. M. Gayoso, B. A. Macdonald & R. J. Thompson. 1997. Fatty acids as trophic markers of phytoplankton blooms in the Bahia Blanca estuary (Buenos Aires, Argentina) and in Trinity Bay (Newfoundland, Canada). *Biochemical Systematics and Ecology* **25**: 739-755.
- Napolitano, G. E., W. M. N. Ratnayake & R. G. Ackman. 1988. Fatty acid components of larval *Ostrea edulis* (L.): importance of triacylglycerols as a fatty acid reserve. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part B : Biochemistry and Molecular Biology* **90**: 875-883.
- Navarro, E., J. I. P. Iglesias, A. Perez Camacho, U. Labarta & R. Beiras. 1991. The physiological energetics of mussels (*Mytilus galloprovincialis* Lmk) from different cultivation rafts in the Ria de Arosa (Galicia, N.W. Spain). *Aquaculture* **94**: 197-212.
- Navarro, J. M. & R. J. Thompson. 1994. Comparison and evaluation of different techniques for measuring absorption efficiency in suspension feeders. *Limnology and Oceanography* **39**: 159-164.

- Newell, C. R. & S. E. Shumway. 1993. Grazing of natural particulates by bivalves molluscs: a spatial and temporal perspective, p. 85-148. *In* R. F. Dame [ed.], Bivalve filter feeders in estuarine and coastal ecosystem processes. Springer-Verlag.
- Nisbet, R. M., E. B. Muller, K. Lika & S. Kooijman. 2000. From molecules to ecosystems through dynamic energy budget models. *Journal of Animal Ecology* **69**: 913-926.
- Norkko, J., C. A. Pilditch, S. F. Thrush & R. M. G. Wells. 2005. Effects of food availability and hypoxia on bivalves: the value of using multiple parameters to measure bivalve condition in environmental studies. *Marine Ecology-Progress Series* **298**: 205-218.
- Okumus, I. & H. P. Stirling. 1998. Seasonal variations in the meat weight, condition index and biochemical composition of mussels (*Mytilus edulis* L.) in suspended culture in two Scottish sea lochs. *Aquaculture* **159**: 249-261.
- Page, H. M. & D. M. Hubbard. 1987. Temporal and spatial patterns of growth in mussels *Mytilus edulis* on an offshore platform: relationships to water temperature and food availability. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **111**: 159-179.
- Parent, G. J., F. Pernet, R. Tremblay, J. M. Seigny & M. Ouellette. 2008. Remodeling of membrane lipids in gills of adult hard clam *Mercenaria mercenaria* during declining temperature. *Aquatic Biology* **3**: 101-109.
- Parrish, C. C. 1987. Separation of aquatic lipid classes by chromarod thin-layer chromatography with measurement by Iatroscan flame ionisation detection. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **44**: 722-731.
- Parrish, N. M., F. P. Kuhajda, H. S. Heine, W. R. Bishaib & J. D. Dicka. 1999. Antimycobacterial activity of cerulenin and its effects on lipid biosynthesis *Journal of Antimicrobial Chemotherapy* **43**: 219-226.
- Pazos, A. J., C. Ruiz, O. Garciamartin, M. Abad & J. L. Sanchez. 1996. Seasonal variations of the lipid content and fatty acid composition of *Crassostrea gigas* cultured in El Grove, Galicia, NW Spain. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part B-Biochemistry and Molecular Biology* **114**: 171-179.
- Pérez Camacho, A., M. Albentosa, M. J. Fernández-Reiriz & U. Labarta. 1998. Effect of microalgal and inert (cornmeal and cornstarch) diets on growth performance and biochemical composition of *Ruditapes decussatus* seed. *Aquaculture* **160**: 89-102.
- Pernet, F., J. Barret, C. Marty, J. Moal, P. Le Gall & P. Boudry. 2010. Environmental anomalies, energetic reserves and fatty acid modifications in oysters coincide with an exceptional mortality event. *Marine Ecology-Progress Series* **401**: 129-146.

- Pernet, F., R. Tremblay, L. Comeau & H. Guderley. 2007. Temperature adaptation in two bivalve species from different thermal habitats: energetics and remodelling of membrane lipids. *Journal of Experimental Biology* **210**: 2999-3014.
- Pernet, F., R. Tremblay, I. Redjah, J. M. Sévigny & C. Gionet. 2008. Physiological and biochemical traits correlate with differences in growth rate and temperature adaptation among groups of the eastern oyster *Crassostrea virginica*. *Journal of Experimental Biology* **211**: 969-977.
- Petersen, J. K. 2004. Methods for measurement of bivalve clearance rate - hope for common understanding. *Marine Ecology-Progress Series* **276**: 309-310.
- Phillips, K. L., G. D. Jackson & P. D. Nichols. 2003a. Temporal variations in the diet of the squid *Moroteuthis ingens* at Macquarie Island: stomach contents and fatty acid analyses. *Marine Ecology-Progress Series* **256**: 135-149.
- Phillips, K. L., P. D. Nichols & G. D. Jackson. 2003b. Size-related dietary changes observed in the squid *Moroteuthis ingens* at the Falkland Islands: stomach contents and fatty-acid analyses. *Polar Biology* **26**: 474-485.
- Pieters, H., J. H. Kluytmans, D. I. Zandee & G. C. Cadée. 1980. Tissue composition and reproduction of *Mytilus edulis* in relation to food availability. *Netherlands Journal of Sea Research* **14**: 349-361.
- Pirini, M., M. P. Manuzzi, A. Pagliarani, F. Trombetti, A. R. Borgatti & V. Ventrella. 2007. Changes in fatty acid composition of *Mytilus galloprovincialis* (Lmk). fed on microalgal and wheat germ diets. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part B-Biochemistry and Molecular Biology* **147**: 616-626.
- Previati, M., A. Scinto, C. Cerrano & R. Osinga. 2010. Oxygen consumption in Mediterranean octocorals under different temperatures. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **390**: 39-48.
- Prins, T. & V. Escaravage. 2005. Can bivalve suspension-feeders affect pelagic food web structure, p. 31-51. *In* R. F. Dame & S. Olenin [eds.], *Comparative Roles of Suspension-Feeders in Ecosystems*. NATO Science Series IV Earth and Environmental Sciences.
- Quinn, G. P. & M. J. Keough. 2002. Experimental design and data analysis for biologists, p. 537. *In* C. U. press [ed.]. Cambridge University Press.
- Rajendran, N., Y. Suwa & Y. Urushigawa. 1993. Distribution of phospholipid ester-linked fatty-acid biomarkers for bacteria in the sediment of Ise Bay, Japan. *Marine Chemistry* **42**: 39-56.

- Ramos, C. S., C. C. Parrish, T. A. O. Quibuyen & T. A. Abrajano. 2003. Molecular and carbon isotopic variations in lipids in rapidly settling particles during a spring phytoplankton bloom. *Organic Geochemistry* **34**: 195-207.
- Redmond, K. J., T. Magnesen, P. K. Hansen, O. Strand & S. Meier. 2010. Stable isotopes and fatty acids as tracers of the assimilation of salmon fish feed in blue mussels (*Mytilus edulis*). *Aquaculture* **298**: 202-210.
- Reuss, N. & L. K. Poulsen. 2002. Evaluation of fatty acids as biomarkers for a natural plankton community. A field study of a spring bloom and a post-bloom period off West Greenland. *Marine Biology* **141**: 423-434.
- Richard, M., P. Archambault, G. Thouzeau & G. Desrosiers. 2006. Influence of suspended mussel lines on the biogeochemical fluxes in adjacent water in the Iles-de-la-Madeleine (Quebec, Canada). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **63**: 1198-1213.
- Richard, M., P. Archambault, G. Thouzeau & G. Desrosiers. 2007a. Summer influence of 1 and 2 yr old mussel cultures on benthic fluxes in Grande-Entree lagoon, Iles-de-la-Madeleine (Quebec, Canada). *Marine Ecology-Progress Series* **338**: 131-143.
- Richard, M., P. Archambault, G. Thouzeau, C. W. Mckindsey & G. Desrosiers. 2007b. Influence of suspended scallop cages and mussel lines on pelagic and benthic biogeochemical fluxes in Havre-aux-Maisons lagoon, Iles-de-la-Madeleine (Quebec, Canada). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **64**: 1491-1505.
- Riisgard, H. U. 2004. Intercalibration of methods for measurement of bivalve filtration rates - a turning point. *Marine Ecology-Progress Series* **276**: 307-308.
- Riisgard, H. U. & F. Mohlenberg. 1979. An improved automatic recording apparatus for determining the filtration rate of *Mytilus edulis* as a function of size and algal concentration. *Marine Biology* **52**: 61-67.
- Robert, R. 1998. Nutritional inadequacy of *Nannochloropsis atomus* and *Stichoccus bacillaris* for the Oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) larvae. *Haliotis* **27**: 28-34.
- Rodhouse, P. G., C. M. Roden, G. M. Burnell, M. P. Hensey, T. McMahon, B. Ottway & T. H. Ryan. 1984. Food resource, gametogenesis and growth of *Mytilus edulis* on the shore and in suspended culture: Killary Harbour, Ireland. *Journal of Marine Biological Association of United Kingdom* **64**: 513-529.

- Romanuk, T. N. 2005. Stable isotope analysis of trophic position and terrestrial vs. marine carbon sources for juvenile Pacific salmonids in nearshore marine habitats. *Fisheries Management and Ecology* **12**: 113-121.
- Roy, S., P. Mayzaud & P. Souchu. 1991. Environnement physico-chimique et trophique d'un site mytilicole aux Îles-de-la-Madeleine (Québec) : II. Matière particulaire, composition biochimique et productivité primaire. *Bulletin Canadien des Sciences Halieutiques et Aquatiques* **113**: 219-230.
- Ruiz, C., M. Abad, F. Sedano, L. O. Garcia-Martin & J. L. S. López. 1992. Influence of seasonal environmental changes on the gamete production and biochemical composition of *Crassostrea gigas* (Thunberg) in suspended culture in El Grove, Galicia, Spain. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **155**: 249-262.
- Sara, G. & A. Pusceddu. 2008. Scope for growth of *Mytilus galloprovincialis* (Lmk., 1819) in oligotrophic coastal waters (Southern Tyrrhenian Sea, Italy). *Marine Biology* **156**: 117-126.
- Sargent, J. R., R. J. Parkes, I. Mueller-Harvey & R. J. Henderson. 1987. Lipids biomarkers in marine ecology, p. 119-138. *In* M. A. Sleight [ed.], *Microbes in the Sea*. Ellis Horwood limited.
- Seed, R. & T. H. Suchanek. 1992. Population and community ecology of *Mytilus*, p. 87-169. *In* E. Gosling [ed.], *The mussel Mytilus : ecology, physiology, genetics and culture*. Developments in aquaculture and fisheries science. Elsevier.
- Shek, L. & H. B. Liu. 2010. Oxygen consumption rates of fecal pellets produced by three coastal copepod species fed with a diatom *Thalassiosira pseudonana*. *Marine Pollution Bulletin* **60**: 1005-1009.
- Shin, P. K. S., K. M. Yip, W. Z. Xu, W. H. Wong & S. G. Cheung. 2008. Fatty acid as markers to demonstrating trophic relationships among diatoms, rotifers and green-lipped mussels. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **357**: 75-84.
- Shumway, S. E., T. L. Cucci, R. C. Newell & C. M. Yentsch. 1985. Particle selection, ingestion, and absorption in filter-feeding bivalves. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **91**: 77-92.
- Simandle, E. T., R. E. Espinoza, K. E. Nussear & C. R. Tracy. 2001. Lizards, lipids, and dietary links to animal function, p. 625-640. *The University of Chicago Press*.

- Sinensky, M. 1974. Homeoviscous adaptation-A Homeostatic. Process that regulates the viscosity of membrane lipids in *Escherichia coli*. Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America **71**: 522-525.
- Smaal, A. C. & A. P. M. A. Vonck. 1997. Seasonal variation in C, N and P budgets and tissue composition of the mussel *Mytilus edulis*. Marine Ecology Progress Series **153**: 167-179.
- Souchu, P. & P. Mayzaud. 1991. Inorganic nutrients in precipitations over the Magdalen Islands area (Quebec, Canada) and their impact on the primary productivity of the lagoons. Atmospheric Research **26**: 543-554.
- Soudant, P., F. L. Chu & J. F. Samain. 2000. Lipids requirements in some economically important marine bivalves. Journal of Shellfish Research **19**: 605.
- Stanley-Samuelson, D. W. 1994. The biological significance of prostaglandins and other eicosanoids in invertebrates. American Zoologist **34**: 589-598.
- Statistique-Canada. 2008. Statistiques d'Aquaculture. In C. 23-222-X [ed.]. www.statcan.gc.ca. Ministre de l'industrie.
- Stejskal, V., J. Kouril, O. Valentova, J. Hamackova & T. Policar. 2009. Size-related oxygen consumption and ammonia excretion of Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) reared in a recirculating system. Aquaculture Research **41**: 135-142.
- Tremblay, R., B. Myrand & H. Guderley. 1998a. Thermal sensitivity of organismal and mitochondrial oxygen consumption in relation to susceptibility of blue mussels, *Mytilus edulis* (L.), to summer mortality. Journal of Shellfish Research **17**: 141-152.
- Tremblay, R., B. Myrand & J.-M. Sévigny. 1998b. Genetic characterization of wild and suspension-cultured blue mussels (*Mytilus edulis* Linnaeus, 1758) in the Magdalen Islands (Southern Gulf of St. Lawrence, Canada). Journal of Shellfish Research **17**: 1191-1202.
- Tremblay, R., B. Myrand, J. M. Sevigny, P. Blier & H. Guderley. 1998c. Bioenergetic and genetic parameters in relation to susceptibility of blue mussels, *Mytilus edulis* (L.) to summer mortality. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **221**: 27-58.
- Trottet, A., S. Roy, E. Tamigneaux & C. Lovejoy. 2007. Importance of heterotrophic planktonic communities in a mussel culture environment: the Grande Entree lagoon, Magdalen Islands (Quebec, Canada). Marine Biology **151**: 377-392.

- Trottet, A., S. Roy, E. Tamigneaux, C. Lovejoy & R. Tremblay. 2008a. Impact of suspended mussels (*Mytilus edulis* L.) on plankton communities in a Magdalen Islands lagoon (Quebec, Canada): A mesocosm approach. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **365**: 103-115.
- Trottet, A., S. Roy, E. Tamigneaux, C. Lovejoy & R. Tremblay. 2008b. Influence of suspended mussel farming on planktonic communities in Grande-Entree Lagoon, Magdalen Islands (Quebec, Canada). *Aquaculture* **276**: 91-102.
- Valverde, J. C., M. D. Hernandez, F. Aguado-Gimenez & B. G. Garcia. 2009. Oxygen consumption in spider crab (*Maja brachydactyla*): Effect of weight, temperature, sex, feeding and daily light-dark cycle. *Aquaculture* **298**: 131-138.
- Ventrella, V., M. Pirini, A. Pagliarani, F. Trombetti, M. P. Manuzzi & A. R. Borgatti. 2008. Effect of temporal and geographical factors on fatty acid composition of *M. galloprovincialis* from the Adriatic sea. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part B-Biochemistry and Molecular Biology* **149**: 241-250.
- Virtue, P., P. D. Nichols, S. Nicol, A. Mcminn & E. L. Sikes. 1993. The lipid composition of *Euphausia superba* Dana in relation to the nutritional value of *Phaeocystis pouchetii* (Hariot) Lagerheim. *Antarctic Science* **5**: 169-177.
- Voet, D. & J. G. Voet. 1998. Biochimie, p. 1361. *In* D. B. University [ed.], Biochimie. De Broeck University.
- Volkman, J. K., S. M. Barrett, S. I. Blackburn, M. P. Mansour, E. L. Sikes & F. Gelin. 1998. Microalgal biomarkers: A review of recent research developments. *Organic Geochemistry* **29**: 1163-1179.
- Volkman, J. K., S. W. Jeffrey, P. D. Nichols, G. I. Rogers & C. D. Garland. 1989. Fatty acid and lipid composition of 10 species of microalgae used in mariculture. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **128**: 219-240.
- Volkman, J. K., R. B. Johns, F. T. Gillan & C. J. Perry. 1980. Microbial lipids of an intertidal sediment. I. Fatty acids and hydrocarbons. *Geochimica and Cosmochimica Acta* **44**: 1133-1143.
- Von Elert, E. & T. Wolffrom. 2001. Supplementation of cyanobacterial food with polyunsaturated fatty acids does not improve growth of *Daphnia*. *Limnology and Oceanography* **46**: 1552-1558.
- Waldock, M. J. & D. L. Holland. 1984. Fatty acid metabolism in young oysters, *Crassostrea gigas*: Polyunsaturated fatty acids. *Lipids* **19**: 332-336.

- Ward, J. E. & S. E. Shumway. 2004. Separating the grain from the chaff: particle selection in suspension- and deposit-feeding bivalves. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **300**: 83-130.
- Weise, A. M., C. J. Cromey, M. D. Callier, P. Archambault, J. Chamberlain & C. W. Mckindsey. 2009. Shell fish-DEPOMOD: Modelling the biodeposition from suspended shellfish aquaculture and assessing benthic effects. *Aquaculture* **288**: 239-253.
- Widdows, J., P. Fieth & C. M. Worrall. 1979. Relationships between seston, available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis*. *Marine Biology* **50**: 195-207.
- Widdows, J. & D. Johnson. 1988. Physiological energetics of *Mytilus edulis* : scope for growth. *Marine Ecology-Progress Series* **46**: 113-121.
- Williams, P. 1981. Detritus utilization by *Mytilus edulis*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **12**: 739-746.
- Wong, W. H. & S. G. Cheung. 2003. Site-related differences in the feeding physiology of the green mussel *Perna viridis*: a reciprocal transplantation experiment. *Marine Ecology-Progress Series* **258**: 147-159.
- Wong, W. H. & J. S. Levinton. 2005. Consumption rates of two rotifer species by zebra mussels *Dreissena polymorpha*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* **38**: 149-157.
- Wong, W. H. & J. S. Levinton. 2006. The trophic linkage between zooplankton and benthic suspension feeders: direct evidence from analyses of bivalve faecal pellets. *Marine Biology* **148**: 799-805.
- Wong, W. H., J. S. Levinton, B. S. Twining, N. S. Fisher, B. P. Kelaher & A. K. Alt. 2003. Assimilation of carbon from a rotifer by the mussels *Mytilus edulis* and *Perna viridis*: a potential food-web link. *Marine Ecology-Progress Series* **253**: 175-182.
- Worrall, C. M. & J. Willows. 1984. Investigation of factors influencing mortality in *Mytilus edulis* L. *Marine Biology Letters* **5**: 85-97.
- Zandee, D. I., J. H. Kluytmans, W. Zurburg & H. Pieters. 1980. Seasonal variations in biochemical composition of *Mytilus edulis* with reference to energy metabolism and gametogenesis. *Netherlands Journal of Sea Research* **14**: 1-29.

- Zeldis, J., K. Robinson, A. Ross & B. Hayden. 2004. First observations of predation by New Zealand greenshell mussels (*Perna canaliculus*) on zooplankton. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **311**: 287-299.
- Zhukova, N. V. 1991. The pathway of the biosynthesis of non-methylen-interrupted dienoic fatty-acids in mollusks. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part B-Biochemistry and Molecular Biology* **100**: 801-804.
- Zhukova, N. V. 2000. Fatty acid components of two species of barnacles, *Hesperibalanus hesperius* and *Balanus rostratus* (Cirripedia), as indicators of food sources. *Crustaceana* **73**: 513-518.
- Zhukova, N. V. & N. A. Aizdaicher. 1995. Fatty acid composition of 15 species of marine microalgae. *Phytochemistry* **39**: 351-356.
- Zhukova, N. V. & V. I. Kharlamenko. 1999. Sources of essential fatty acids in the marine microbial loop. *Aquatic Microbial Ecology* **17**: 153-157.
- Zhukova, N. V. & V. I. Svetashev. 1986. Non-methylene-interrupted dienoic fatty acids in molluscs from the Sea of Japan. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part B-Biochemistry and Molecular Biology* **83**: 643-646

