



**HAL**  
open science

**Interactions entre les huitres perlières en élevage  
(Pinctada margaritifera) et les communautés  
d'épibiontes, et influence de l'association sur les flux de  
matière dans les lagons de Polynésie française**

Élise Lacoste

► **To cite this version:**

Élise Lacoste. Interactions entre les huitres perlières en élevage (*Pinctada margaritifera*) et les communautés d'épibiontes, et influence de l'association sur les flux de matière dans les lagons de Polynésie française. Sciences agricoles. Université de la Polynésie Française, 2014. Français. NNT : 2014POLF0001 . tel-01482780

**HAL Id: tel-01482780**

**<https://theses.hal.science/tel-01482780v1>**

Submitted on 3 Mar 2017

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

## Thèse de Doctorat

*Discipline* : Biologie des populations et écologie

*Spécialité* : Océanologie biologique

Interactions entre les huîtres perlières en élevage (*Pinctada margaritifera*) et les communautés d'épibiontes, et influence de l'association sur les flux de matière dans les lagons de Polynésie française.



**Élise Lacoste**

Présentée et soutenue publiquement le **17 avril 2014** devant un jury composé de :

**Philippe Archambault**, Professeur, Université du Québec à Rimouski

*Rapporteur*

**Philippe Gouletquer**, Cadre de recherche, Ifremer Nantes

*Rapporteur*

**Laurent Barillé**, Professeur, Université de Nantes

*Examineur*

**Gilles Le Moullac**, Cadre de recherche, Ifremer Polynésie

*Examineur*

**Nabila Gaertner-Mazouni**, Professeur, Université de la Polynésie française

*Directrice*

**Yannick Gueguen**, Cadre de recherche, Ifremer Polynésie

*Directeur*



## Résumé

Le développement de l'aquaculture de bivalves peut entraîner d'importantes modifications du fonctionnement des écosystèmes (*eg* flux de nutriments, production primaire), qui contraignent en retour la production aquacole. En particulier, les structures d'élevage constituent autant de supports qui sont abondamment colonisés par des communautés épibiontes (*ie* biofouling). L'objectif général de cette thèse est d'analyser les interactions entre les élevages d'huîtres perlières (*Pinctada margaritifera*) et l'environnement lagonaire en Polynésie française, à partir d'une approche originale consistant à considérer les élevages dans leur ensemble, soit les bivalves en élevage, mais également les communautés épibiontes associées. La problématique du biofouling est ainsi abordée avec une vision holistique, considéré simultanément comme une contrainte pour la perliculture et comme un forçage biologique pour l'écosystème (associé à la perliculture).

Dans un premier temps, les interactions au sein des assemblages (huîtres perlières et épibiontes) sont appréhendées. Il s'agit notamment d'élucider la nature des relations trophiques entre les huîtres perlières et les communautés de filtreurs, et conjointement, les conséquences pour la survie, la croissance et la reproduction des huîtres perlières. À partir de différentes approches complémentaires (cytométrie de flux, isotopes stables, biométrie), nous démontrons l'absence de compétition trophique entre les huîtres perlières et les communautés épibiontes considérées. Nos résultats montrent notamment que les espèces d'ascidies étudiées (*Herdmania momus*, *Didemnum* sp.) ne sont pas sélectives vis-à-vis de la nourriture, et que leurs taux de filtration ( $0.16 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$  poids humide) sont nettement inférieurs comparativement à ceux rapportés pour les huîtres perlières. Par ailleurs, la survie, la croissance et la reproduction des huîtres perlières ne sont pas négativement affectés par le développement du biofouling. En revanche, certaines pratiques de nettoyage pourraient constituer une source de stress pour les huîtres perlières, inhibant notamment l'apparition des femelles.

L'analyse de l'influence des élevages sur la dynamique des flux de nutriments à l'interface « élevages – colonne d'eau » a été réalisée *in situ*, dans plusieurs lagons (îles de Ahe, Mangareva, Tahiti). Ces travaux sont complétés par l'étude des flux à l'interface « eau – sédiments » dans le lagon d'Ahe, permettant de comparer la contribution des flux pélagiques et benthiques à la régénération des nutriments dans les zones exploitées. Les flux de nutriments dans la colonne d'eau sont liés au métabolisme des bivalves et des épibiontes, ainsi qu'à des processus de reminéralisation de la matière organique piégée dans les structures d'élevage. Les principaux facteurs de variabilité des flux à l'interface « élevages – colonne d'eau » sont le développement des communautés d'épibiontes et les conditions hydrobiologiques de chaque lagon. Les flux résultants de l'activité des assemblages sont 4 à 10 fois supérieurs à ceux enregistrés pour des huîtres perlières propres. La « production » d'azote dans la colonne d'eau peut satisfaire jusqu'à 70% des besoins en azote pour la production primaire, quand la reminéralisation benthique ne participe qu'à hauteur de 26%. Le fonctionnement des secteurs perlicoles dans les lagons semble principalement contrôlé par un recyclage interne de la matière, favorisé par l'activité des assemblages de filtreurs en élevage (huîtres perlières et épibiontes).

Alors qu'aucun effet négatif du biofouling n'a été décelé sur la production des huîtres perlières, son importance dans les processus à l'échelle de l'écosystème est démontrée.

**Mots clés :** Aquaculture, huître perlière, biofouling, interactions trophiques, flux de matière, Polynésie française

# **Interactions between farmed pearl oysters (*Pinctada margaritifera*) and the epibiont communities, and influence of the association on material flows in lagoons of French Polynesia.**

## **Abstract**

Bivalve aquaculture may profoundly alter the functioning of ecosystems (*eg* nutrient fluxes, primary production), which could constrain the commercial species' production. More specifically, rearing structures offer settlement sites, which are colonized by numerous epibiont species (*ie* biofouling). The aim of this thesis is to analyze the interactions between farmed pearl oysters and their environment in lagoons of French Polynesia, using an innovative approach including the role of epibionts. The problem of biofouling is addressed using a holistic approach, considering it as a constraint for pearl farming and a biological forcing for the ecosystem (associated with pearl farming).

First, interactions are investigated among assemblages of pearl oysters and epibionts. This includes clarifying the trophic relationships between pearl oysters and filter-feeding communities, together with studying consequences for survival, growth and reproduction of pearl oyster. Using several methodological approaches (flow cytometry, stable isotope, biometry), we demonstrated that no trophic competition occurs between pearl oysters and studied epibionts. Our results show that studied ascidians' species (*Herdmania momus*, *Didemnum* sp.) are not selective for food and their filtration rate ( $0.16 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$  wet weight) are much lower than those of pearl oysters. Furthermore, survival, growth, and reproduction of pearl oysters are not negatively affected by biofouling, while some cleaning methods may be stressful for pearl oysters, inhibiting the appearance of females.

Analysis of the influence of culture on nutrient fluxes dynamics, at the 'culture - water column' interface, is realized *in situ*, in several lagoons (Ahe, Mangareva, Tahiti). Further experiments are realized in Ahe at the 'water column - sediment' interface, allowing the comparison between the contribution of pelagic fluxes and that of benthic ones to nutrient regeneration in exploited areas. Nutrient fluxes in the water column are linked with bivalves and epibionts metabolism and to remineralization processes of organic matter trapped in infrastructures. The main factors of variability of nutrient fluxes at the interface 'culture - water column' are the presence of epibionts and the hydrobiological conditions prevailing at each lagoon. Fluxes from assemblages are 4 to 10 times higher than fluxes of clean pearl oysters. Nitrogen 'production' in the water column can supply 70% of the nitrogen demand for primary production while benthic remineralization only account for 26%. The functioning of farmed areas in lagoons seems to be controlled by the internal recycling of material, promoted by the activity of reared filter feeders (pearl oysters and epibionts).

While no negative impact of biofouling was observed on pearl oysters, its importance on the ecosystem processes is demonstrated.

**Keywords :** Aquaculture, pearl oyster, biofouling, trophic interactions, material flows, French Polynesia

## Avant-propos

Ce doctorat a été financé par une bourse du Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche, à l'Université de la Polynésie française.

Les différentes missions réalisées au cours de travail ont été financées dans le cadre des projets POLYPERL (ANR-AGROBIOSPHERE) et BIODIPERL (Contrat État-Pays).

La réalisation de ce travail n'aurait pas été possible sans l'aide de nombreuses personnes, sur le terrain et au laboratoire :

- Les lames d'histologie ont été réalisées avec l'aide de Peva Levy et Antoine Pellan à L'Ifremer.
- J'ai bénéficié de l'aide de Vincent Vonau et de Manaarii Sham Koua pour les mesures biométriques des huîtres perlières.
- Le travail en mer et les plongées ont été réalisées grâce au soutien de nombreuses personnes : le personnel de l'Ifremer à Vairao (Nono Tetaura, Manaarii Sham Koua, Peva Levy, Destrémau Poroi, Claude Soyez, Pierre Lionard) ; le personnel de l'antenne de la Direction des Ressources Marines à Rangiroa (Michel Wong & Jonas Tuahine) grâce à l'appui de Cédrik Lo et de Henri Leduc ; Joël Orempüller de l'IRD ; toute l'équipe de la ferme perlière de Dominique Devaux à Mangareva et tout particulièrement Mr Nakasai ; l'équipage de l'ALIS lors de la mission à Ahe et enfin Jonathan Demer et Mathieu Grellier de l'UPF lors des missions à Mangareva.
- Les analyses de nutriments ont été réalisées par Léocadie Jamet à l'IRD de Nouméa et les analyses des isotopes stables par Patrick Rimbault de l'UMR MIO à l'Université de Marseille.
- Les échantillons d'ascidies ont été identifiés par Françoise Monniot au Muséum d'histoire Naturelle à Paris, que je remercie chaleureusement par la même occasion.

J'ai eu l'occasion au cours de ma thèse, de participer à 2 congrès internationaux pour présenter mes travaux :

**Lacoste E**, Gaertner-Mazouni N, Le Moullac G, Gueguen Y (2013) Biofouling in pearl oyster culture, does it affect growth performances? Poster session. *12<sup>th</sup> Pacific Science Inter-Congress, Suva, Fiji, 8-12 July 2013.*

**Lacoste E**, Gaertner-Mazouni N, Gueguen Y, Le Moullac G, Charpy L (2012) Interactions between pearl oyster culture and water column in French Polynesia lagoons. Oral presentation. *12<sup>th</sup> International Coral Reef Symposium, Cairns, Australia, 9-13 July 2012.*

Par ailleurs, un article de vulgarisation a été publié dans le journal édité par la Direction des Ressources Marines :

Lacoste E, (2013) Le phénomène de biosalissures. *Te Reko Parau n°23, Octobre 2013.*

## Remerciements

Je tiens en premier lieu à remercier l'ensemble des membres du jury d'avoir accepté d'évaluer ce travail de doctorat. Je remercie donc vivement Messieurs Philippe Archambault et Philippe Gouletquer d'avoir accepté d'être les rapporteurs de ce manuscrit ainsi que Monsieur Laurent Barillé en tant qu'examineur.

Je souhaite également remercier mes encadrants de thèse, sans qui la réalisation de ce travail n'aurait pas été possible.

Toute ma reconnaissance va à Nabila Gaertner-Mazouni, qui m'a permis de réaliser ce doctorat dans les meilleures conditions possibles. Merci de m'avoir fait confiance il y a 3 ans et de m'avoir offert la possibilité de me lancer dans cette aventure. Du travail de terrain à la rédaction d'articles en passant par le labo et la plomberie (si si !!), j'ai beaucoup appris sous ta direction. Tu as su mettre à ma disposition tous les moyens dont j'ai eu besoin et ce n'est pas rien !

Un immense merci également à Yannick Gueguen et Gilles Le Moullac pour l'intérêt qu'ils ont porté à ce travail durant tout son déroulement. Mes passages à l'Ifremer ont toujours été constructifs et votre avis et vos conseils ont beaucoup compté pour moi, jusqu'au bout. Merci pour le soutien dans la mise en place de LA manip à Vairao. J'adresse également mes remerciements à Marc Taquet, directeur du centre Ifremer de Tahiti pour m'avoir accueillie au COP. Et encore merci à toute l'équipe des plongeurs, techniciens, etc. qui m'ont apporté une aide précieuse. Une attention particulière pour Peva, mon binôme de plongée le plus régulier pendant ces 3 ans, de Vairao à Ahe !

Parti bien trop tôt, j'ai une pensée émue pour Loïc Charpy qui comptait parmi l'équipe d'encadrement au début de cette thèse, et j'adresse toute mon amitié à Marie-José Langlade.

Je te remercie également Marie-Jo de m'avoir initié aux analyses chimiques, qui je l'avoue ne me parlait pas vraiment au début mais que j'ai fini par (presque...!) aimer ! Ce qui m'amène à remercier au CPRBI : Joël pour tout le bricolage, le matos, les plongées...Martine Rodier pour la chimie, le labo, les discussions et Sylvain Petek, chef opérateur du lyophilisateur !

J'exprime par ailleurs mes remerciements à Patrick Raimbault qui m'a aidé dans la mise en place du projet sur les isotopes stables et qui a effectué de nombreuses analyses jusqu'au dernier moment pour essayer de voir un peu plus clair dans tous ces résultats. Un grand merci à Mireille Harmelin-Vivien qui nous a rejoints sur ce projet. Vos conseils à tous les 2 ont été précieux et notre collaboration fructueuse !



Enfin, voilà le temps de remercier tous ceux qui ont contribué d'une façon ou d'une autre à l'aboutissement de ce travail, grâce à tous les moments partagés ici et ailleurs, et qui ont fait que ces 3 années ont été cette belle aventure.

À Tahiti d'abord, un grand merci à toutes les personnes qui ont partagé ce petit chapitre de vie, à la saveur si particulière sur ce beau caillou au bout du monde.

Aux copains de galère qui seuls peuvent comprendre la haine envers le créateur de Word, qui ne nous rend pas les choses faciles ! Au cru 2011, Nico M et Fanny avec qui j'ai fait mes premiers pas dans le monde du thésard (oui c'est un monde en soi...). À Tepoët, Vaimiti et Mélanie du clan CPRBI !

À la team UPF, qui m'a complètement décalé mon horloge biologique avec ses repas à 11h45...! Ceux d'là-haut, Firas, Jo, Lucie, Martin, celui d'en bas tout seul Aymeric (pardon Dr Aymeric !). A mes colocs de bureau d'un temps mais bien plus que ça, pour tous les bons moments, Nico (oiseau rare...?!), Simon capitaine hors pair! et Tiff (bwaaaa champagne piscine forever !!). Merci aux 2 ingénieurs ingénieux (ou pas...) Mathieu (merci pour le soutien cet été, et le Faugère !) et Jonathan, qui ont fait des merveilles sur le terrain à Mangareva ! Bise dans la foulée à l'équipe Ifremer de la campagne de Vairao !!

A vous tous, collègues devenus amis, supers souvenirs que les BDJ (ou BBJ.. ?), les randos (vraiment j'ai fait ça...?), plongées (ça oui !), les apéros (ça aussi...!), le vaa'a (à la grande époque..) et autres week-ends à Moorea. Pour ceux qui poursuivent la quête, tous mes encouragements pour la fin du parcours, mais vous verrez c'est facile !!

A ceux qui sont déjà docteurs : ma petite Héloïse merci pour tous ces moments passés à rire et à se défouler entre Tahiti, Moorea et Cairns (ça c'est gravé dans les tablettes !), prochaine rencontre sur un nouveau continent ! ; à Léo...que dire..., notre activité dominicale favorite va me manquer, sacré binôme !

Merci à Maya, (grande prêtresse du recto-verso) pour ta relecture et la répet ; notre collocation de bureau fût un plaisir !

Dédicace aux intérim, stagiaires etc. du bâtiment D ; Nanuk, Manuia, Gaëlle, Clara et tous ceux qui se reconnaissent dans cette définition!

Enfin pour finir à Tahiti, merci à Thérèse (& Rodrigue) pour l'accueil lors de ma première année, quand j'ai fraîchement débarqué du continent !

Traversons le Pacifique pour remonter aux sources...le Sud !

Un petit clin d'œil aux anciens du master à Villefranche pour les bons moments partagés et qui sait, peut-être sommes-nous des futurs collègues...?! À Héloïse, Aurélie, Lucie, Nacer, Nico, Samir, Martina, Jaime, Sylvia...et tous les autres, la liste serait trop longue !!

Et merci à toi Julie pour le séjour à Brisbane et tous les bons moments depuis nos aventures réunionnaises !!

Une pensée particulière pour mes 3 poulettes Camille, Sophie et Méli. On peut difficilement être plus éparpillées sur le globe, mais la distance ne saurait me faire oublier que je peux toujours compter sur vous ! Merci pour les skypes, le canap à Brisbane, les apéros lors de mes passages en France, votre visite Méli & Jorrit ! et puis pour tout le reste et surtout le meilleur à venir ! Il me tarde de rattraper tous ce temps, vous m'avez manqué !

Enfin à ceux et celles qui contribuent depuis toujours à ce que j'en arrive là, en en m'encourageant quels que soient mes choix, si bizarres soient-ils, et surtout si lointains... ! J'aurai raté des coups durs, des moments de joie, mais grâce à vous, j'en termine avec cette drôle d'aventure, je vous dois tant. Alors merci à mes grands-mères Moune & Mimo, ça y est je rentre ! à mes parents Jean et Catherine, au clan des "M", ma sœur Marie, Matthieu et la petite dernière, Maïa, et à mon frère Steph et sa petite famille Sylvie, Théo et Justin. Clin d'œil aux cousins, cousines oncles, tantes...Je vous embrasse tous!

À toi Fabien, qui m'a suivie jusqu'ici, une place à part ! Merci pour ta patience, merci pour le quotidien, si agréable à tes côtés et à notre prochaine aventure !

Pour les plus courageux, bonne lecture...

## Table des matières

<b>INTRODUCTION GÉNÉRALE</b> -----	<b>1</b>
<i>Contexte général et problématique</i> -----	2
L'aquaculture dans le monde -----	2
Interactions aquaculture – environnement -----	3
Le contexte de la perliculture en Polynésie française -----	6
Problématique et plan de la thèse -----	6
<i>Site et modèle de l'étude</i> -----	9
Caractéristiques des lagons polynésiens -----	9
Modèle biologique : l'huître perlière <i>Pinctada margaritifera</i> -----	10
 <b>PARTIE I. Revue de la problématique du biofouling, impact sur la production de bivalves et sur le fonctionnement de l'écosystème</b> -----	 <b>14</b>
 <b>Chapitre 1. Biofouling impact on production and ecosystem functioning: a review for bivalve aquaculture.</b> -----	 <b>15</b>
Introduction-----	15
Biofouling development and impact on bivalve aquaculture -----	17
Biofouling effect on ecosystem functioning -----	19
Issues for biofouling management-----	23
Conclusion-----	24
 <b>PARTIE II. Interactions entre les huîtres perlières et les communautés d'épibiontes</b> -----	 <b>26</b>
<i>Introduction</i> -----	27
 <b>Chapitre 2. Biofouling development and its effect on growth and reproduction of the farmed pearl oyster <i>Pinctada margaritifera</i>.</b> -----	 <b>30</b>
Introduction-----	30
Materials and Methods-----	31
Results -----	34
Discussion -----	42
 <b>Chapitre 3. Étude des relations trophiques entre l'huître perlière (<i>Pinctada margaritifera</i>) et ses épibiontes filtreurs par l'utilisation couplée des isotopes stables et de la cytométrie en flux.</b> -----	 <b>47</b>
Introduction-----	47
Matériels et Méthodes-----	49
Résultats-----	54
Discussion -----	60
Conclusion-----	63
<i>Synthèse de la partie</i> -----	64

---

<b>PARTIE III. Interactions entre les assemblages de filtreurs en élevage et l'environnement</b>	<b>67</b>
<i>Introduction</i>	68
<b>Chapitre 4. Influence of farmed pearl oysters and associated biofouling communities on nutrient regeneration in lagoons of French Polynesia</b>	<b>71</b>
Introduction	71
Materials and Methods	73
Results	77
Discussion	82
Conclusion	85
<b>Chapitre 5. Nutrient fluxes between water column and sediments: potential influence of the pearl oyster culture</b>	<b>87</b>
Introduction	87
Materials and Methods	88
Results and Discussion	90
Conclusion	95
<i>Synthèse de la Partie</i>	96
<b>SYNTHÈSE GÉNÉRALE &amp; PERSPECTIVES</b>	<b>99</b>
Introduction	100
Développement du biofouling	101
Interactions entre les filtreurs en élevage et l'écosystème	103
Application des résultats à la perliculture	106
<i>Liste des Tableaux &amp; Figures</i>	110
<i>Bibliographie</i>	115

---

## **INTRODUCTION GÉNÉRALE**

---

## INTRODUCTION GÉNÉRALE

L'activité d'aquaculture repose sur l'exploitation du milieu naturel, et les systèmes aquacoles sont de ce fait intégrés à l'environnement. Il en résulte de nombreuses interactions entre les organismes en élevage et le milieu, qui sont complexes et réciproques. En effet, si la production aquacole est dépendante des conditions environnementales, elle représente en retour une pression pour l'écosystème qui la soutient. L'étude et la quantification de l'ensemble de ces relations représentent un enjeu majeur de la recherche, dans un objectif d'exploitation durable et raisonnée des écosystèmes (Klinger & Naylor 2012, Diana et al. 2013).

### Contexte général et problématique

#### L'aquaculture dans le monde

L'aquaculture est le secteur de production alimentaire animale qui connaît la plus forte croissance dans le monde malgré un ralentissement observé après l'essor des années 1980-1990 (FAO 2010). D'ici peu, la moitié des produits de la mer destinés à la consommation humaine devrait être fournie par l'aquaculture (Klinger & Naylor 2012), dépassant ainsi les pêches de capture. En 2011, la production aquacole mondiale représentait 63.6 millions de tonnes, dont 19.3 tonnes étaient issues de l'aquaculture marine (FAO 2012). La production se répartit de façon inégale dans le monde, avec par exemple plus de 85% de la quantité totale de poissons fournis par seulement 10 pays, localisés notamment sur le continent asiatique qui concentre également à lui seul 91% de la production de mollusques. Quelques 600 espèces aquatiques sont produites de par le monde, parmi lesquelles les poissons d'eau douce représentent 56.4% de la production totale, suivis par les mollusques (26.3%), qui constituent les trois quarts de la production en milieu marin. Parmi les 14.2 millions de tonnes de mollusques produites en 2010, les palourdes sont le groupe d'espèces le plus produit (34%) devant les huîtres et les moules, comptant respectivement pour 32% et 13% de la production totale (FAO 2012).

La culture des mollusques bivalves est principalement développée dans les zones estuariennes et les lagunes côtières, qui figurent parmi les écosystèmes les plus productifs de la biosphère et permettent de soutenir une intense production conchylicole (Gouletquer & Héral 1997, Gouletquer & Le Moine 2002). L'activité repose essentiellement sur le captage de naissains en milieu naturel, et plus rarement sur la production de naissains en éclosier. Les naissains obtenus sont placés en culture selon des techniques d'élevage qui diffèrent en fonction des espèces et des régions. Parmi les techniques d'élevage, certaines se font au sol (*eg* couteaux,

palourdes), d'autre hors sol (*eg* moules de bouchot), et d'autres encore en pleine eau (*eg* tables, radeaux, lignes flottantes).

Quelle que soit la méthode d'élevage, le fonctionnement des systèmes de production conchylicole repose en grande partie sur l'utilisation des ressources naturelles (*eg* site d'implantation, énergie, nourriture). Dans un contexte de demande croissante des produits issus de l'aquaculture, l'évaluation de la capacité des écosystèmes à soutenir durablement une production est donc essentielle. En retour, l'exploitation d'une ressource (et/ou d'un milieu), entraîne inévitablement des conséquences pour l'environnement, qui est de ce fait rendu vulnérable. Le maintien du bon fonctionnement des écosystèmes qui hébergent une activité d'aquaculture représente donc un enjeu prioritaire afin d'assurer la continuité de la production et de conserver l'intégrité des écosystèmes. Un tel objectif passe par la compréhension des modifications liées à l'exploitation de ces écosystèmes. Ceci est d'autant plus important dans les milieux coralliens qui comptent parmi les écosystèmes les plus fragiles et menacés (Hugues et al. 2003).

## **Interactions aquaculture – environnement**

### **Influence de l'écosystème sur la production aquacole**

Les mollusques sessiles en élevage sont contraints à tolérer les conditions environnementales de leur habitat, incluant les paramètres physiques et hydrobiologiques tels que la température ou la disponibilité en nourriture (*cf* Gosling 2008), mais également la présence d'autres communautés biologiques dans l'écosystème. La coexistence avec ces communautés peut avoir des conséquences négatives pour la production aquacole si elle affecte la survie et/ou la croissance des bivalves en élevage, *via* des relations de prédation (Freites et al. 2000, Pit & Southgate 2003) ou de compétition pour la nourriture (Sequeira et al. 2008).

Par ailleurs, l'aquaculture a elle-même pour conséquence de faciliter l'installation de nombreux organismes animaux ou végétaux (*ie* biofouling), à la fois sur les infrastructures déployées dans le milieu et sur les bivalves eux-mêmes, constituant autant de supports pour la colonisation (Guenther et al. 2006, Rius et al. 2011). Ces organismes communément appelés épibiontes, sont généralement des filtreurs (Taylor et al. 1997, Leblanc et al. 2003, Rodriguez & Ibarra-Obando 2008) et peuvent contribuer de manière significative à l'appauvrissement de la biomasse phytoplanctonique à l'échelle des zones cultivées (Woods et al. 2012). Une réduction de la disponibilité en nourriture pour les bivalves en élevage peut affecter leur capacité de croissance (Claereboudt et al. 1994, de Sa et al. 2007), et/ou leur survie (Daigle & Herbingier 2009), avec pour conséquence une diminution de la production commerciale. Malgré un tel

danger, peu de travaux se sont intéressés au rôle de ces organismes dans la répartition de la ressource trophique au sein des élevages.

Au-delà des problèmes potentiels de compétition pour la ressource trophique, le biofouling représente également une contrainte technique, pouvant endommager ou alourdir les infrastructures jusqu'à causer la perte d'une partie de la récolte (Arens et al. 2011). De plus, certains épibiontes peuvent dégrader les coquilles des espèces commerciales ou encore représenter un risque sanitaire pour les espèces cultivées (cf Fitridge et al. 2012 pour une revue complète). La présence de ces organismes, qui semble inévitable, représente donc généralement une contrainte importante pour la production aquacole et induit des coûts qui peuvent être substantiels, notamment liés à l'élimination régulière du biofouling (Lane & Willemsen 2004, Willemsen 2005, Adams et al. 2011). Certaines estimations indiquent que la manutention liée au biofouling peut représenter jusqu'à 30% du coût total des opérations de l'industrie aquacole (Claereboudt et al. 1994, Watson et al. 2009). Il faut cependant noter que les impacts du biofouling varient considérablement d'un site à un autre, en fonction des systèmes de production, des espèces cultivées et évidemment des espèces constituant le biofouling. Des connaissances spécifiques sont donc nécessaires pour comprendre l'effet du biofouling sur la production aquacole et mettre en œuvre des mesures de gestion appropriées.

### **Impacts environnementaux de l'aquaculture**

L'aquaculture intensive de poissons en cage ou la crevetticulture, qui nécessitent des apports de matière organique (nourriture), sont responsables d'un enrichissement nutritif des milieux exploités, pouvant causer de sérieux dommages environnementaux (Barg 1992, Naylor et al. 1998). Bien qu'il soit couramment accepté que les impacts environnementaux de l'aquaculture de bivalves soient moins conséquents que ceux mesurés pour les poissons ou les crevettes, l'introduction d'importantes biomasses pour la production commerciale peut profondément altérer la dynamique des échanges au sein de l'écosystème (Cranford et al. 2003, Newell 2004).

L'effet le plus évident de la culture des bivalves sur l'écosystème est l'appauvrissement du milieu en matière particulaire *via* la filtration, exerçant un contrôle sur la production primaire et sur la composition des communautés planctoniques (Officer et al. 1982, Souchu et al. 2001, Newell 2004, Cranford et al. 2007). Ce contrôle peut parfois avoir pour effet d'atténuer l'apparition des symptômes de l'eutrophisation, comme en témoignent les travaux de Cerco & Noel (2007) dans la baie de Chesapeake, ou encore ceux de Xiao et al. (2007) en Chine. Au-delà d'un certain seuil, la pression de prédation sur le compartiment phytoplanctonique peut cependant conduire à un dépassement de la capacité de charge de l'écosystème, définissant selon Odum (1983) la limite au-dessus de laquelle la production primaire ne peut plus soutenir la croissance des bivalves introduits pour l'élevage.



En contrepartie, les bivalves contribuent à la dynamique des flux de nutriments dans l'écosystème *via* l'excrétion de matière particulaire et dissoute, exerçant ainsi un rétrocontrôle positif sur la production primaire.

Les biodépôts rejetés par les bivalves sont rapidement transférés vers le compartiment benthique, contribuant à accélérer l'accumulation de matière organique au niveau de celui-ci (Grant et al. 1995, Cranford et al. 2009). La dégradation de cette matière organique (*ie* reminéralisation) favorise la libération d'éléments nutritifs, qui sont ainsi rendus à nouveau disponibles au système. Dans de nombreux écosystèmes semi-fermés exploités pour l'aquaculture, ce processus d'intensification du couplage benthopélagique contribue à alimenter le réservoir de nutriments et constitue un moteur de la production primaire (Nizzoli et al. 2005, Giles et al. 2006). Dans certains cas toutefois, une stimulation trop importante du couplage benthopélagique peut conduire à épuiser progressivement l'oxygène au niveau des couches superficielles du sédiment, altérant ainsi la structure et le fonctionnement des communautés benthiques (Chivilev & Ivanov 1997, Stenton-Dozey 2001).

Plus directement, l'excrétion dissoute de nutriments (notamment d'azote) liée au métabolisme des bivalves, permet également d'accélérer le renouvellement du phytoplancton et la production primaire au niveau du compartiment pélagique (Yamamuro & Koike 1993, Pietros & Rice 2003). Alors que ce recyclage peut jouer un rôle important pour la productivité des écosystèmes, notamment lorsque les bivalves sont cultivés en suspension dans la colonne d'eau, peu d'études se sont attachées à quantifier ce processus (Mazouni et al. 1998, Richard et al. 2007, Sara 2007).

Par ailleurs, l'impact de l'aquaculture sur l'environnement est souvent réduit à l'analyse des effets des espèces cultivées, sans tenir compte de l'ensemble des communautés présentes sur les structures d'élevage. Or, le développement du biofouling engendre la création d'assemblages multispécifiques complexes, incluant les bivalves en élevage et les communautés épibiontes (Mazouni et al. 2001, Jansen et al. 2011). La création de ces assemblages favorise également l'accumulation de matière organique, générant progressivement la création d'un compartiment sédimentaire au sein même de la colonne d'eau, et interagissant de manière forte avec celle-ci (Mazouni et al. 2001, Richard et al. 2007, Nizzoli et al. 2011). Ces auteurs décrivent notamment un rôle important de ce compartiment dans la régénération des nutriments, *via* l'activité métabolique des filtreurs mais également *via* des processus de reminéralisation de la matière organique piégée dans ces assemblages. Le biofouling, associé aux bivalves en élevage pourrait donc contribuer à favoriser la production primaire au niveau de la colonne d'eau dans les systèmes de culture où les bivalves sont élevés en suspension (Leblanc et al. 2003). Cette vision écosystémique du biofouling reste cependant limitée à quelques rares travaux, concernant des

zones tempérées. Il apparaît important d'étendre ces études à d'autres types d'environnements, afin de mieux comprendre le rôle de ces communautés dans le fonctionnement des écosystèmes exploités.

### **Le contexte de la perliculture en Polynésie française**

L'activité d'aquaculture en Polynésie française repose sur l'exploitation de l'huître perlière *P. margaritifera*, cultivée dans 26 îles et atolls pour la production de ses perles noires. Après une série d'expérimentations, la perliculture a pris son essor dans les années 1970 et s'est développée de façon spectaculaire à partir de la fin des années 1980. Depuis, cette activité est devenue essentielle à la Polynésie, contribuant non seulement au maintien des populations dans les îles, mais également à la pérennisation d'une activité économique dans ces zones. La perle est le premier produit d'exportation de la Polynésie française (8 millions de perles exportées en 2012) et constitue la deuxième ressource économique du pays (7.1 milliards de F.CFP en 2012) (Talvard 2014). Depuis les années 2000, ce secteur traverse cependant une crise importante et est en proie à de nombreuses difficultés. Le prix de la perle entre 2005 et 2012 a chuté de 2500 F.CFP à moins de 900 F.CFP (Talvard 2014). Ces difficultés sont notamment d'ordre économique, mais pourraient également être liées à une exploitation non responsable des lagons, engendrée par le succès de la perliculture. Le développement de la perliculture a effectivement entraîné le déplacement d'importantes biomasses d'huîtres perlières du compartiment benthique vers le compartiment pélagique où elles sont cultivées en suspension, modifiant les interactions au sein de l'écosystème, et affectant potentiellement la productivité biologique des lagons. L'étendue de ces modifications est peu connue à ce jour (Andrefouët et al. 2012).

### **Problématique et plan de la thèse**

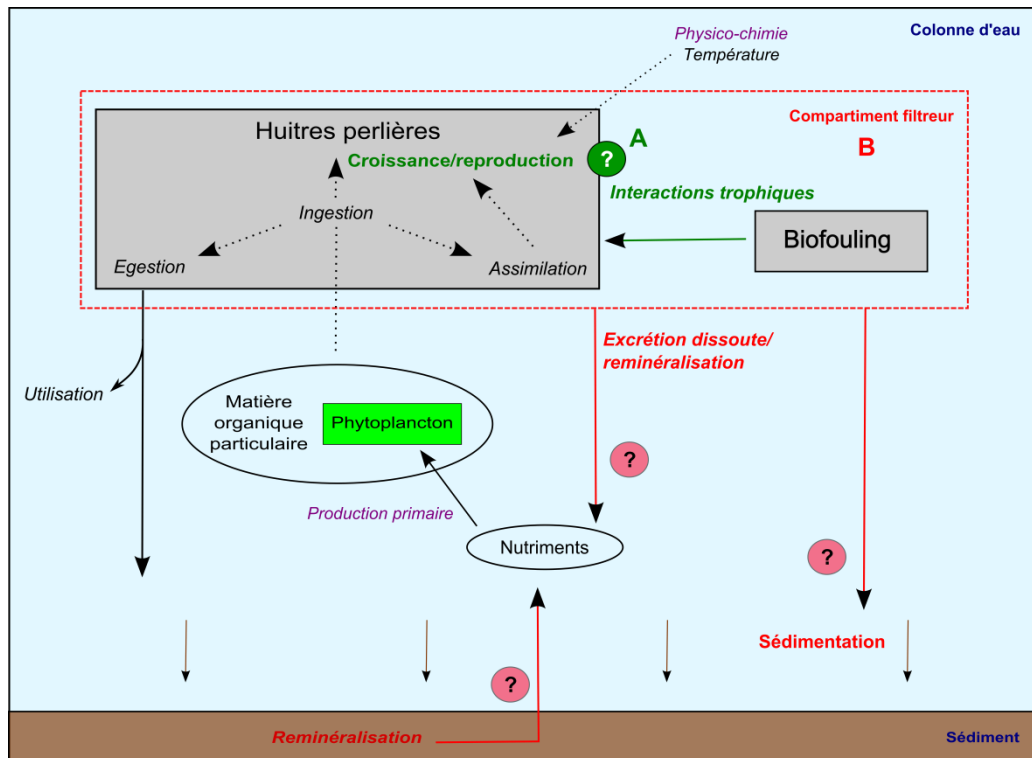
Dans ce contexte, l'objectif de ce travail de thèse est d'approfondir les connaissances concernant les interactions entre les élevages perlicoles et l'environnement lagonaire en Polynésie française. Pour la première fois, le compartiment « filtreurs en élevage » sera considéré dans son intégralité, incluant les huîtres perlières mais également les communautés épibiontes.

L'originalité de ce travail repose sur l'approche holistique de la problématique du biofouling, considéré simultanément comme une contrainte pour la perliculture, et comme un forçage biologique (associé à la perliculture) pour l'écosystème.

D'un point de vue appliqué, les résultats de ces travaux devraient permettre de proposer des perspectives quant à la gestion du biofouling.

Deux grandes interrogations sous-tendent ainsi la problématique de ce travail, qui sont illustrées à partir de la Figure 0.1 :

- A** Le biofouling affecte-t-il la production d'huîtres perlières, *via* des relations de type compétition trophique ?
- B** Les filtreurs en élevage (huîtres perlières et épibiontes) affectent-ils la dynamique des flux nutritifs dans la colonne d'eau et/ou le couplage benthopélagique ? Et quelles sont les conséquences pour le fonctionnement de l'écosystème planctonique ?



**Fig. 0.1.** Différentes interactions entre les huîtres perlières, les communautés du biofouling et l'environnement lagunaire. L'impact du biofouling sur la perliculture sera étudié à l'échelle des populations (flèches vertes) et à l'échelle de l'écosystème (flèches rouges).

Afin de répondre à ces interrogations, ce manuscrit débute par une présentation des caractéristiques principales de la zone d'étude et du modèle biologique puis s'organise ensuite en 5 chapitres, correspondant à autant de publications (acceptée, soumise ou en préparation). Les chapitres sont organisés autour de 3 parties, abordant chacune une problématique spécifique.

La **Partie I** présente, sous la forme d'un seul chapitre (**Chapitre 1**), une synthèse bibliographique permettant de situer nos travaux dans un contexte international de recherche sur les problématiques liées au biofouling en aquaculture. De nouvelles hypothèses de travail y sont proposées, qui ont été testées au travers d'expérimentations présentées dans les parties II & III de cette thèse.

La **Partie II** aborde les interactions entre les huîtres perlières et les communautés composant le biofouling. Les 2 chapitres de cette partie présentent successivement des travaux décrivant l'impact du développement du biofouling sur les fonctions de croissance et de reproduction de l'huître perlière (**Chapitre 2**), puis une étude des interactions trophiques entre les huîtres perlières et certaines espèces d'épibiontes (**Chapitre 3**).

La **Partie III** propose une analyse des interactions entre les assemblages en élevage (huîtres perlières + épibiontes + matière organique) et l'écosystème lagunaire. Le **Chapitre 4** présente des résultats concernant les flux de nutriments au sein de la colonne d'eau tandis que le **Chapitre 5** traite de l'influence de la perliculture sur le couplage benthopélagique.

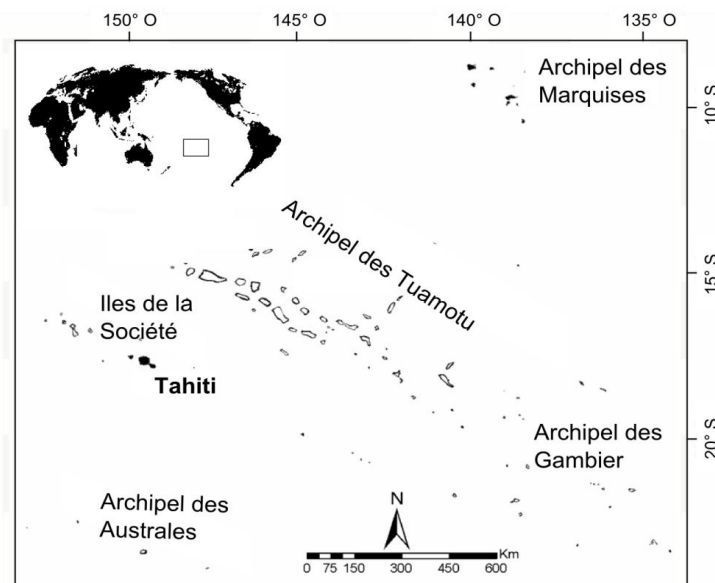
Enfin, la **Synthèse Générale** expose l'apport de ces travaux de recherche à la compréhension des interactions entre les cultures de bivalve et l'environnement grâce à l'étude des élevages perlicoles, et propose des perspectives de travail.

*Afin de faciliter la lecture du manuscrit, les Parties II et III sont précédées d'une introduction générale en français, permettant de restituer les acquis scientifiques sur les problématiques abordées et d'exposer les objectifs. Les éléments clés de discussion des chapitres sont également synthétisés en français à la fin de chaque partie.*

## Site et modèle de l'étude.

### Caractéristiques des lagons polynésiens

La Polynésie française se situe en plein cœur du Pacifique Sud (Fig. 0.2) et s'étend sur 2.5 millions de km<sup>2</sup>, soit l'équivalent de la surface de l'Europe. L'ensemble de ses 117 îles, totalisant 7000 km<sup>2</sup> de lagon, se répartit sur 5 archipels (Fig. 0.2). L'archipel des Tuamotu totalise 76 atolls tandis que les archipels des Marquises, des Australes, des Gambier et de la Société comptent essentiellement des îles hautes. La perliculture est principalement développée dans l'archipel des Tuamotu, qui regroupe 345 concessions dans 20 atolls, ainsi que dans l'archipel des Gambier où 80 concessions étaient recensées en 2012 (Talvard 2014).



**Fig. 0.2.** Localisation et carte des archipels de Polynésie française. Identification de l'île principale : Tahiti.

Le fonctionnement biologique des lagons est principalement régi par la géomorphologie et l'hydrodynamisme, notamment par le temps de résidence des eaux qui contrôle la production biologique (Delesalle & Sournia 1992, Andrefouët et al. 2001, Pagès et al. 2001). Le degré d'ouverture des lagons d'atolls est ainsi négativement corrélé à la biomasse phytoplanctonique (Delesalle & Sournia 1992), tandis que les lagons d'îles hautes peuvent être enrichis par des apports terrigènes (Torréton et al. 1997). Les lagons ont une productivité biologique importante comparée à l'extrême oligotrophie des eaux océaniques avoisinantes (Hatcher 1997, Charpy & Blanchot 1998). Les mesures les plus récentes estiment la production primaire dans les lagons d'atolls à environ 3.0 mg C m<sup>-3</sup> h<sup>-1</sup> (Charpy 1996, Torréton et al. 2002, Lefebvre et al. 2012). La production est attribuée à 50% au phytoplancton de taille < 2 µm (*Synechococcus* spp.,

*Prochlorococcus* spp. et picoeucaryotes), qui domine également les communautés planctoniques en terme d'abondance (> 80%) (Charpy 1996).

Les concentrations ambiantes en nutriment dans les lagons sont très faibles, avec des ratios N: P (azote: phosphate) compris entre 3 et 11 (Dufour et al. 2001, Charpy et al. 2012), soit des valeurs très inférieures au rapport de Redfield (N: P=16, Redfield et al. 1983), indiquant que la croissance phytoplanctonique est principalement contrainte par l'azote. Dans ces conditions nutritives limitantes, la croissance du phytoplancton et les niveaux de production primaire observés nécessitent l'utilisation de sources d'azote extérieures par les producteurs primaires (Charpy et al. 2012). Les eaux océaniques, dont les concentrations en nutriment sont de l'ordre de  $0.02 \mu\text{mol l}^{-1}$  pour l'azote et  $0.21 \mu\text{mol l}^{-1}$  pour le phosphate (Dufour et al. 1999), ne constituent pas une source importante d'azote pour les lagons (Charpy-Roubaud et al. 1990). Les principales sources d'azote pourraient alors être la fixation au niveau du compartiment benthique (*ie* diazotrophie) (Charpy-Roubaud et al. 2001), des turbulences verticales au niveau de la barrière récifale, enrichissant les eaux de surface (Charpy-Roubaud et al. 1990), ou encore la reminéralisation benthique (Charpy-Roubaud et al. 1996). La contribution du recyclage des nutriments lié au développement de l'activité perlicole, au bilan d'azote dans les lagons, sera abordée pour la première fois au travers de cette thèse.

## Modèle biologique : l'huître perlière *Pinctada margaritifera*

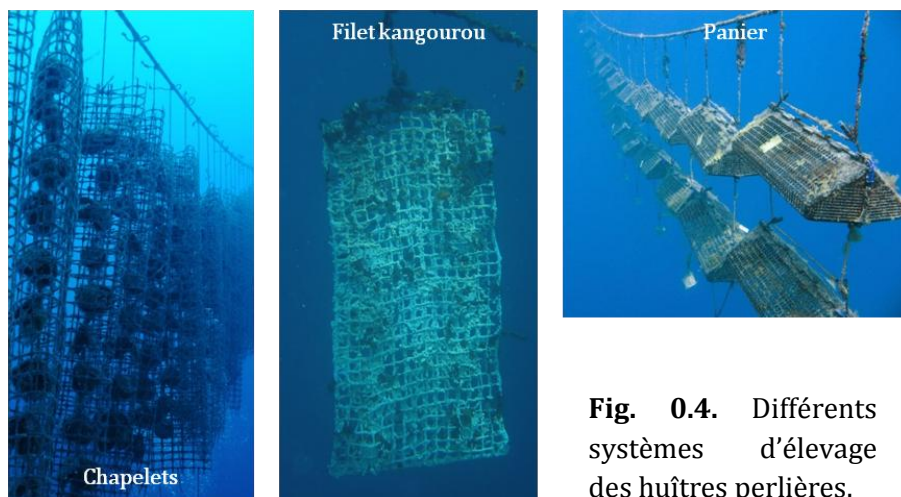
### Généralités, méthode de culture

L'huître perlière à lèvres noires *P. margaritifera* var. *cumingii* (Fig. 0.3) appartient à la famille des *Pteriidae*. Elle se distingue par la coloration noire des extrémités de sa coquille et de son manteau. Sa distribution géographique est assez large puisqu'on la retrouve depuis le Golfe de Californie jusqu'en Australie, en passant par la Mer Rouge ou la Méditerranée (Gervis & Sims 1992). C'est dans la zone Pacifique qu'elle est néanmoins la plus abondante, aux îles Cook et surtout dans les atolls de l'est de la Polynésie Française (Tuamotu-Gambier). Elle se rencontre dans les lagons principalement, entre 0 et 50 m de profondeur, sur des substrats rocheux.



**Fig. 0.3.** Huître perlière adulte. Vue externe de la coquille (gauche) et parties charnues (droite).

Le cycle de vie des huîtres perlières commence par une phase pélagique d'environ 3 semaines, jusqu'au développement complet des larves (Doroudi & Southgate 2003). A la fin de leur croissance, les larves développent un pied qui va leur permettre de se fixer au substrat, c'est le début de la vie benthique. C'est cette étape de fixation qui permet d'initier la culture pour la production des perles. Des substrats artificiels (collecteurs) sont déployés dans les lagons, permettant de collecter les individus sauvages. Après leur fixation, les naissains se développent sur les collecteurs pendant environ 6 mois avant d'être transférés sur d'autres systèmes d'élevages (*eg* chapelets, paniers, filets). Lorsqu'elles ont atteint une taille suffisante (environ 90 mm, variable selon les fermes) les huîtres perlières sont greffées puis remises en culture dans le lagon pendant environ 18 mois avant que les perles ne puissent être récoltées. Après la récolte, les huîtres perlières en bonne santé peuvent être sur-greffées pour produire une nouvelle perle.



**Fig. 0.4.** Différents systèmes d'élevage des huîtres perlières.

Dès leur fixation sur les collecteurs et tout au long de la période d'élevage, les huîtres perlières sont colonisées par une multitude d'organismes épibiontes. La méthode appliquée dans la plupart des fermes pour gérer le biofouling consiste à l'éliminer régulièrement (tous les 3 à 6 mois) afin de stopper son développement. Les méthodes de nettoyage varient selon l'étape de culture, les sites et les moyens (grattage, surpresseurs, bains d'eau douce, etc.). Le nettoyage des filières en pleine eau peut s'avérer problématique, favorisant la dissémination des épibiontes dans les lagons (*eg* anémones, ascidies). Par ailleurs, ces pratiques sont basées sur des connaissances empiriques, puisqu'aucune étude n'a été publiée démontrant un réel impact positif sur la croissance et/ou la survie des huîtres perlières, ou encore sur la formation des perles. En revanche, il a été démontré que des nettoyages trop fréquents peuvent faciliter la recolonisation par les épibiontes au cours du temps, en raison d'une dégradation plus rapide du périostracum (Mao Che et al. 1996). L'absence de périostracum facilite le recrutement d'espèces endolithiques (*eg* cyanobactéries), qui favorisent elles-mêmes la colonisation par des espèces

plus préjudiciables, pouvant notamment détériorer les coquilles (*eg Cliona* sp.) (Mao Che et al. 1996).

### **Croissance et reproduction**

La croissance de l'huître perlière se caractérise par une première phase active au cours des 3 premières années, suivie d'un ralentissement, jusqu'à atteindre une taille maximale (Pouvreau & Prasil 2001). Ce type de croissance peut-être décrit par le modèle de Von Bertalanffy (1938) selon lequel l'évolution du taux d'accroissement d'un organisme diminue avec l'âge.

La croissance des bivalves est contrôlée par plusieurs facteurs environnementaux, parmi lesquels la température et la ressource trophique sont les plus importants. Dans les lagons polynésiens, les températures élevées et les faibles variations annuelles font que ce paramètre n'a qu'une faible influence sur la croissance des huîtres perlières. Des températures inférieures à 20°C ou se rapprochant de 30°C semblent cependant avoir un effet négatif sur la croissance (Pouvreau et al. 2000a, Linard 2011). L'optimum thermique pour cette espèce se situerait aux alentours de 27°C (Doroudi et al. 1999, Yukihiro et al. 2000). L'impact des variations de la ressource trophique sur la croissance de *P. margaritifera* a été peu décrit en milieu naturel. Le Moullac et al. (2012) ont montré une relation positive entre la croissance de *P. margaritifera* et les valeurs de chlorophylle-*a* dans l'archipel des Gambier. Pouvreau & Prasil (2001) ont observé un taux de croissance plus important dans les lagons d'îles hautes que dans les atolls, ces derniers étant généralement caractérisés par des quantités plus faibles de matière organique particulaire que dans les îles hautes. Toutefois, au cours de la même étude, les taux de croissance les plus importants ont été observés en plein océan, où les conditions sont encore plus oligotrophes que dans les lagons d'atolls (Charpy et al. 1997).

L'huître perlière *P. margaritifera* est une espèce hermaphrodite protandre. La majorité des individus est mâle durant les premières années puis le sexe-ratio s'équilibre, atteignant 1:1 pour des individus à partir de 8 ans (Chavez-Villalba et al. 2011). Dans les populations en élevage, le sexe-ratio reste biaisé en faveur des mâles, avec seulement 25% de femelles chez des individus âgés de 3 ans (Pouvreau et al. 2000b, Le Moullac et al. 2012,). La maturité complète des individus serait atteinte à partir de la fin de la première année, pour une hauteur d'environ 40 mm (Pouvreau et al. 2000b). Comme chez d'autres bivalves tropicaux, la gamétogénèse est relativement continue avec plusieurs épisodes d'émissions de gamètes au cours de l'année, souvent associés à des températures extrêmes ou à des changements de saison (Thielley 1993, Pouvreau et al. 2000b). Les récents travaux de Fournier et al. (2012b) ont également mis en évidence une relation étroite entre la gamétogénèse et la richesse trophique du milieu. Les pics de concentration en plancton ont une influence positive sur la maturation, ce qui favorise la



synchronisation des émissions de gamètes, alors qu'un fort asynchronisme est en général observé au sein des populations.

### **Utilisation de la ressource trophique par l'huître perlière**

L'huître perlière est un organisme filtreur suspensivore. Elle se nourrit d'une large gamme de taille de particules (5 à 60  $\mu\text{m}$ ) avec des taux de rétention de près de 100% pour des particules d'une taille supérieure à 5  $\mu\text{m}$  (Pouvreau et al. 1999). En revanche, elle retient très mal les organismes d'une taille inférieure à 1  $\mu\text{m}$ , en raison de l'absence de cils latéraux frontaux sur ses filaments branchiaux (Pouvreau et al. 1999). Une analyse des contenus stomacaux a permis de préciser le régime alimentaire des huîtres perlières, principalement composé de petits flagellés autotrophes (Cryptophytes, Prymnesiophytes) et de dinoflagellés (Loret et al. 2000). Bien que le plancton d'une taille  $> 2 \mu\text{m}$  constitue la ressource principale des huîtres perlières (Dupuy et al. 2009), Fournier et al. (2012a) ont montré que le picoplancton ( $< 2 \mu\text{m}$ ) pouvait également représenter une part non négligeable de leur alimentation selon les conditions trophiques. L'importance de la contribution des organismes hétérotrophes (vs autotrophes) au régime alimentaire des huîtres perlières fait encore débat, notamment en raison de la difficulté à identifier rapidement ces organismes parmi le plancton et donc à estimer leur proportion retenue par les huîtres perlières.

Le déficit en nourriture dans les lagons (oligotrophie et dominance du picoplancton) serait compensé chez les huîtres perlières par des capacités de filtration importantes, parmi les plus fortes jamais décrites chez un mollusque bivalve : jusqu'à  $25 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$  (poids de chair sèche) (Pouvreau et al. 2000a, Fournier et al. 2012a). Il semblerait également que *P. margaritifera* soit mieux adaptée à des milieux de faible turbidité (Pouvreau et al. 1999, Yukihiro et al. 1999), expliquant un effet négatif du confinement des eaux sur sa croissance (Pagès et al. 2001), alors qu'un renouvellement actif des eaux autour des filières lui serait plus favorable (Pouvreau & Prasil 2001).

L'accès à la ressource trophique étant un facteur déterminant pour la croissance (Le Moullac et al. 2012, Pouvreau & Prasil 2001) et la reproduction des huîtres perlières (Fournier et al. 2012b), il est important de pouvoir déterminer le rôle des épibiontes dans la répartition de la ressource au sein des assemblages de filtreurs en élevage. Plus largement, la pression de prédation exercée par les épibiontes filtreurs sur le compartiment planctonique pourrait avoir des conséquences pour le fonctionnement de l'ensemble du réseau trophique planctonique.

---

**PARTIE I. Revue de la problématique du biofouling, impact sur la production de bivalves et sur le fonctionnement de l'écosystème**

---

---

## Chapitre 1. Biofouling impact on production and ecosystem functioning: a review for bivalve aquaculture.

---

Élise Lacoste<sup>1</sup>, Nabila Gaertner-Mazouni<sup>1</sup>

### *Reviews in Aquaculture (2014) 6: 1-10*

<sup>1</sup> *Ecosystèmes Insulaires Océaniques, UMR 241, Université de Polynésie française, BP6570, 98702 FAA'A - Polynésie française*

#### **Abstract**

Bivalve aquaculture is worldwide impacted by biofouling development. Immersed infrastructures and shells of the reared species create new substrate for a wide range of epibionts, mainly composed of suspension feeders. Biofouling development is generally considered as a plague for bivalve aquaculture, and its control results in additional costs that can represent up to 30% of total operational costs of the industry. Epibionts have not only consequences for the species they overgrow (*ie* basibiont), but they can also alter the ecological functioning of the exploited ecosystem. In this review, we point out that the assessment of the net effect of biofouling is more complex than expected, as it combines negative and positive effects on both the commercial production and the ecosystem. Furthermore, we emphasize that the removal of biofouling can be stressful and damaging for the reared species. Biofouling control should be carefully reconsidered, on the basis of a holistic approach considering: 1) the interactions between epibionts and their basibionts; 2) its impact on the final product; and 3) its contribution to the sustainability of the ecosystem.

**Keywords:** Biofouling, bivalve aquaculture, nutrient cycling, trophic interactions

#### **Introduction**

Shellfish aquaculture is a major industry worldwide, producing 14 million tonnes of molluscs in 2010, representing 23.6% of world aquaculture production (FAO 2012). Among molluscs, products are mainly clams (34%), oysters (32%) and mussels (13%) (FAO 2012). This important industry requires the introduction of *in situ* infrastructure (typically pillars, ropes, buoys, nets, etc.), which with the shells of the bivalves, create new substrate for settlement by numerous species of marine algae and animals, known as epibionts (Guenther et al. 2006, Mallet et al. 2009). Biofouling is a recurrent problem for aquaculture worldwide that may result in substantial economic loss (Willemsen 2005, Adams et al. 2011). Expenses are mainly related to the need for additional systems to cope with the weight increase of the infrastructure and/or to

limit biofouling development. Methods of biofouling control mainly consist in cleaning shells because some epibionts can reduce the marketability of the commercial bivalves, influencing their visual aspects, or overloading the price per meat content.

Direct costs generated by biofouling have been estimated to represent overall 20-30% of production costs (Claereboudt et al. 1994, Watson et al. 2009, Dürr & Watson 2010), but vary according to the commercial species or the geographical location. In tropical areas, although data is rather scarce compared with other regions, De Nys et al. (2002) estimated additional costs related to biofouling to be 30% of the total operational costs for Australian pearl oyster culture.

Development of strategies to mitigate biofouling and limit its economic impact on bivalve production therefore represents a major field of research (Nel et al. 1996, Leblanc et al. 2007, Paetzold & Davidson 2010, Switzer et al. 2011, Rolheiser et al. 2012).

In addition to the direct effect that epibionts might have on the species they overgrow (*ie* the basibiont), biofouling could also change the ecological functioning of exploited ecosystems (Mazouni et al. 2001, Nizzoli et al. 2005, Giles et al. 2006, Wahl 2008). The accumulation of epibionts leads to the development of multispecific assemblages (*ie* cultivated bivalves and epibionts) and microhabitats (de Sa et al., 2007) in which several trophic levels are represented (primary producers, filter-feeders and deposit-feeders). The creation of such assemblages alters the interactions between the basibiont and its environment and a range of biological interactions also occur within these assemblages (Stuart & Klump 1984, Petersen 2007, Wahl 2008). This may strongly affect the functioning of the whole of the surrounding communities and ecosystem. However, this field of research is largely unexplored and the contribution of epibionts to the functioning of exploited ecosystems remains poorly known. Only a few studies have highlighted a potential role of epibionts in nutrient recycling, which can promote primary production in the vicinity of exploited areas (Mazouni et al. 2001, Ross et al. 2002, Leblanc et al. 2003, Nizzoli et al. 2005, Richard et al. 2006). In this context, the aim of this review is to discuss the potential impact biofouling may have on the functioning of cultivated ecosystems, with a special focus on bivalve aquaculture. To extend a previous review on the impact and removal of biofouling (Fitridge et al. 2012), we have attempted to describe the biofouling communities, their impact on aquaculture production and their potential influence on the surrounding environment. Finally, as we found from our review that biofouling development results in a combination of positive and negative impact on cultivated bivalves and on the ecosystem, we address various issues regarding biofouling management.

## **Biofouling development and impact on bivalve aquaculture**

An inherent issue with the development of bivalve aquaculture is biofouling. Both submerged rearing structures and bivalve shells offer settlement sites for species in a marine environment where space (*ie* available substratum) is a limiting factor. Ecosystems where aquaculture is developed are thus generally characterized by a high level of biofouling.

### **Biofouling communities in aquaculture**

Biofouling occurs throughout the world and colonization is established according to well-known ecological processes (Wahl 1989). The patterns of colonization differ according to geographical location and environmental conditions, seasonal availability of colonizers' larvae or nature of the substratum, as well as life history traits or substrate defense ability (Gribben *et al.* 2006, Underwood & Chapman 2006). The extent and type of biofouling is also dependent on the rearing technique (subtidal, intertidal or suspended longlines) and could also be influenced by the depth or movement of the support (Glasby 2001, Satheesh & Godwin Wesley 2008).

Biofouling is worldwide dominated by sponges, barnacles, serpulid worms, ascidians and bryozoans, although other groups such as hydroids, algae or other bivalves may also be frequent (review in Dürr & Watson 2010). After several months of colonization, accumulation of organic matter enables other species, such as polychaetes crustaceans or echinoderms, to recruit (Mazouni *et al.* 2001, de Sa *et al.* 2007, Mallet *et al.* 2009). Epibiont communities have been accurately described for several species of reared oysters: the pacific oyster *Crassostrea gigas* (Mazouni *et al.* 2001, Royer *et al.* 2006, Rocha *et al.* 2009), the pearl oyster *Pinctada fucata* (Alagarwami & Chellam 1976, Dharmaraj *et al.* 1987) and *Pinctada margaritifera* (Leca 1992, Pit & Southgate 2003), and also for several mussel species (Khalaman & Komendantov 2007, Rius *et al.* 2011, Woods *et al.* 2012), with very different patterns of succession and differences in seasons of peak recruitment. In tropical areas, where fouling pressure may be expected to be constant throughout the year, seasonal variations in recruitment have also been observed (Dharmaraj & Chellam 1983, Leca 1992, Rodriguez & Ibarra-Obando 2008).

Quantitative studies of biofouling development are scarce, and published information on weight loads by epibionts and on colonization cycle over time are thus very limited. In Australia, Guenther *et al.* (2006) reported that total fouling cover on pearl oysters reached 45% after 16 weeks while in the Adriatic Sea, oyster stacks were 64% covered by biofouling after 7 months of experimentation (Sala & Lucchetti 2008). In French Polynesia, we estimated that *Didemnum* sp. reach a coverage percentage of 40% to 60% on pearl oysters cultivated in nets (data not published). Concerning biomass, after one year epibionts has been described as representing 10% to 20% of the total weight of reared species in the Atlantic (Royer *et al.* 2006) and 15% of the total biomass of mussel lines in a New Zealand farm (Fletcher *et al.* 2013). In Australia,

epibionts' weight may reach five times the weight of pearl oysters after 4 months of colonization and then decline after 16 weeks of monitoring (Taylor et al. 1997). Leca (1992) also recorded a regression of epibionts on pearl oyster shells after five months of colonization. Biological interactions may thus naturally control colonization and stabilization of the assemblages (*ie* reared bivalves and epibionts) may occur, as observed for natural fouling communities (Greene & Schoener 1982, Cifuentes et al. 2010).

### **Consequences for target species metabolism**

The settlement and development of epibiont organisms in aquaculture may have several kinds of negative impact on target species, thus affecting the commercial yield (Alagarswami & Chellam 1976, Claereboudt et al. 1994, Fitridge & Keough 2013).

Fouling by algae or encrusting species can be so extensive that it could obstruct water flow and/or cause physical disruption, preventing bivalves from opening and closing their valves. In these situations, biofouling reduces the amount of food and oxygen reaching the bivalves (Lodeiros & Himmelman 1996, de Sa et al. 2007), with a serious impact on bivalve respiration and feeding rate (Miyauti 1968, de Sa et al. 2007). Furthermore, epibionts can contribute to increasing the oxygen demand in farmed areas and alter the overall oxygen budget (Mazouni et al. 1998, Nizzoli et al. 2006, Ropert & Gouletquer 2000).

Other authors suggested that because they feed directly in surrounding waters, epibionts can be trophic competitors for reared bivalves if their diets overlap (Claereboudt et al. 1994, de Sa et al. 2007) and if their feeding efficiency (*eg* clearance rate, retention efficiency) is equivalent (Petersen 2007). Competition for food implies that bivalves do not access sufficient food resource to maintain good performances and they will thus need a longer period to reach marketable size. While this hypothesis (direct competition) is the main one highlighted by Fitridge et al. (2012) in their review, other studies focusing on the impact of biofouling on the growth or mortality of bivalves have pointed out that such negative effects of biofouling are not systematic, and some studies have highlighted a beneficial effect (Table 1.1). These findings raise the question of the nature of the trophic relationships between bivalves and their epibionts. Are epibionts always in competition with bivalves? Surprisingly, while biofouling is considered to have a negative impact on the aquaculture industry because of expected trophic competition, very few authors have compared the use of the available food resource by epibionts and bivalves, in order to assess the extent to which they compete for food or might share the resource. However, when looking at these studies dedicated to trophic interactions (Table 1.2), competition between cultivated species and several species of epibionts is sometimes nonexistent or at least limited to some periods, meaning that biofouling impact may not be as great as previously thought for bivalve growth, and by extension for aquaculture production.

The limitation in competition could be mainly due to the different ability of species to capture and qualitatively select among the pool of the available resource (Decottignies et al. 2007). Several studies have pointed out that bivalves are more efficient in retaining particles bigger than 4-5  $\mu\text{m}$  (Shumway et al. 1985, Riisgard 1988, Dupuy et al. 2000), whereas ascidians and sponges can also feed on smaller particles, such as picoplankton (Fiala-Médioni 1974, Ribes et al. 2005, Lesser 2006). Some authors have even proposed that positive trophic interaction occurs between ascidians and oysters as the former may embed small particles in mucus, thus becoming available for bivalves which do not retain small particles in general (Arakawa 1990, Mazouni et al. 2001, Kach & Ward 2008). To draw any general conclusions regarding the systematic occurrence of competition between bivalves and epibionts is therefore of dubious value, as trophic interactions are complex and dependent on both the bivalve and epibiont species considered and on the trophic resource (*eg* concentration, ratio, size).

### **Biofouling effect on ecosystem functioning**

Epibiont communities are dominated by filter-feeder organisms (Durr & Watson 2010), which are considered to be among the most efficient organisms at extracting and processing energy from marine ecosystems (Gili & Coma 1998, Dame 2012). They may thus strongly contribute to the dynamics of particle and energy flow in exploited marine ecosystems.

### **Grazing pressure**

Epibionts may reinforce the grazing pressure already induced by the presence of cultivated bivalves on the planktonic ecosystem (Prins et al. 1998, Pietros & Rice 2003, Forrest et al. 2009). The development of biofouling can contribute 13–18% to the total mussel farm clearance rate (Woods et al. 2012). This influence depends on the composition of the epibionts community, as an increase in the species diversity of epibionts could be correlated with an increase of the total assemblage clearance rate (Mazouni et al. 2001). The development of biofouling can also result in the consumption of other food resources, not usually consumed by bivalves. Leblanc *et al.* (2003) showed that presence of epibionts leads to consumption of organic matter by assemblages of mussels and epibionts, during periods when mussels alone did not consume it. This increase and/or alteration of the grazing pressure on the planktonic compartment may have major implications with regard to food availability for the entire biological community, including bivalves (de Montaudouin et al. 1999, Riera et al. 2002). However, to date, the grazing pressure of epibionts in cultivated ecosystems has not been taken into account, or has been considered to be in the same order of magnitude as that of bivalves. But as underlined by previous authors, working on the ‘ecotrophic’ effect of biofouling (Mazouni et al. 2001, Richard et al. 2006, Wahl 2008, Woods et al. 2012), we must consider assemblages and not only the

cultivated species when assessing the carrying capacity of an ecosystem where bivalve aquaculture has been developed.

**Table 1.1.** Different studies revealing negative, neutral or positive effect of biofouling on survival and growth of cultivated bivalves.

Effect on survival and growth	Origin of impacts	Bivalve species	Region	Authors
Negative for survival and growth	Dietary overlap	<i>Mytilus edulis</i>	Canada	Daigle & Herbinger (2009)
Neutral for survival, negative for growth	Competition for food	<i>Euvola (Pecten) ziczac</i>	Venezuela	Lodeiros & Himmelman (1996)
		<i>Pinctada margaritifera</i>	Australia	Pit & Southgate (2003)
		<i>Pinctada maxima</i>	Indonesia	Taylor et al. (1997)
		<i>Perna perna</i>	Brazil	de Sa et al. (2007)
Negative for survival, neutral for growth	Infection of the early stages, mechanical interference	<i>Argopecten purpuratus</i>	Chile	Lopez et al. (2000)
		<i>Pinctada fucata</i>	Indian Ocean	Alagarwami & Chellam (1976)
Neutral for survival and growth	Commensalism, promoted primary production by epibionts, food resource partitioning, low epibiont load	<i>Mytilus edulis</i>	Baltic sea	Laihonen & Furman (1986)
			Canada	Leblanc et al. (2003)
		<i>Perna perna</i>	New Zealand	Fletcher et al. 2013
			Brazil	Metri et al. (2002)
		<i>Perna canaliculus</i>	USA	Beristain & Malouf (1988)
		<i>Crassostrea virginica</i>	Canada	Mallet et al. (2009)
			Adriatic sea	Sala & Lucchetti (2008)
		<i>Crassostrea gigas</i>	Atlantic	Royer et al. (2006)
				de Montaudouin et al. (1999)
		<i>Crassostrea rhizophorae</i>	Venezuela	Lodeiros et al. (2007)
Positive for survival or growth	Decreased predation, mutualism, commensalism	<i>Ostrea equestris</i> Say	USA	Dalby & Young (1993)
		<i>Chlamys asperrima</i>	Australia	Chernoff (1987)
		<i>Chlamys opercularis</i>	England	Pond (1992)
		<i>Arca noae</i>	Spain	Marin & Belluga (2005)
		<i>Argopecten purpuratus</i>	Chile	Lopez et al. (2000)



**Table 1.2.** Different studies exploring experimentally trophic interactions between cultivated species and epibionts. Yakovis et al. (2012) are studies based on isotopic analysis.

Kind of interactions	Epibionts	Bivalve species	Authors
Dietary overlap	Ascidians	<i>Mytilus edulis</i>	Daigle & Herbinger (2009)
		<i>Mytilus galloprovincialis</i>	Sievers et al. (2013)
Food resource partitioning, different particle size selection, difference in feeding efficiency	Mussel, ascidians, barnacles, polychaetes, slipper limpets, bivalves	<i>Mytilus edulis</i>	Lesser et al. (1992) Petersen (2007)
		<i>Mytilus galloprovincialis</i>	LeBlanc et al. (2003)
		<i>Mytilus modiolus</i>	Sievers et al. (2013)
		<i>Crassostrea gigas</i>	<u>Yakovis et al. (2012)</u> <u>Dubois et al. (2007)</u> <u>Riera et al. (2002)</u> <u>Kang et al. (2009)</u>
		<i>Pinctada margaritifera</i>	Addressi (1999)
Food resource partitioning and/or competition depending of seston availability and composition ( <i>ie</i> season)	Slipper limpets, Cockles, polychaetes	<i>Crassostrea gigas</i>	<u>Decottignies et al. (2007)</u> <u>Lefebvre et al. (2009)</u>
Positive trophic interaction. Small phytoplankton embedded in mucus sheet of ascidians become available to oysters	Ascidians	<i>Crassostrea gigas</i>	Arakawa (1990) Mazouni et al. (2001)

### Positive feedback on nutrient

In farming areas, the direct nutrient excretion linked with bivalve metabolism has often been neglected compared with the benthic loading, because it was assumed to have a lesser impact (Sara 2007). The potential effect of epibionts on nutrient cycling is in turn almost entirely absent from the literature. This issue is still not well understood, but can be inferred from the few studies that have been conducted, on epibiont organisms, and on filter feeders assemblages in farming areas (*ie* bivalves and biofouling communities). Among epibionts, sponges for example, are known to be an important source of dissolved organic nitrogen (Jimenez & Ribes 2007, Southwell et al. 2008).

During the last decade, several authors quantified the role of biofouling communities on biogeochemical fluxes in suspended culture (Mazouni et al. 2001, Richard et al. 2006, Nizzoli et al. 2011, Jansen et al. 2011). All these studies highlighted the major contribution of epibionts, especially in nitrogen regeneration. In mussel aquaculture, epibionts can increase ammonium release from 50 to 100% according to the season (Richard et al. 2006, Leblanc et al. 2003). Jansen et al. (2011) also showed that nutrient release rates in mussel culture were mainly related to epibionts biomass in oligotrophic fjord systems. In oyster culture, epibionts' diversity

was responsible for 70% of the variations of nutrient fluxes between suspended communities and the water column in a temperate ecosystem (Mazouni et al. 2001). So in suspended culture, biofouling communities, in addition to bivalves, play a central role in stimulating primary production by maintaining rapid recycling of nitrogen, thereby increasing food availability for bivalves (Ross et al. 2002, LeBlanc et al. 2003). This is of particular importance in tropical oligotrophic areas, where nitrogen limitation is a common feature for primary production (Furnas et al. 2005, Torr eton et al. 2010). In deep atoll lagoons with pearl oyster culture, nitrogen requirements for primary production cannot be assessed only on the basis of the available nitrogen concentrations recorded in the water column or by the ocean water inputs (Charpy et al. 2012). Nor is the contribution of benthic fluxes sufficient, covering only 28% of the nitrogen requirement for primary production (Gaertner-Mazouni et al. 2012). In such systems, assemblages of cultivated bivalves and epibionts should be considered as a new potential 'source' of nutrient in the water column and both the suspended and the benthic compartments should be monitored in tandem to understand the overall nutrient cycles in the exploited ecosystem.

### **Impact on benthic-pelagic coupling**

While data on nutrient cycling by bivalves in the water column are scarce, the influence of bivalve aquaculture on sedimentation rate and benthic fluxes has been extensively described, mostly in temperate ecosystems (Dahlback & Gunnarsson 1981, Crawford et al. 2003, Mallet et al. 2006, Mitchell 2006, Nizzoli et al. 2006). The development of bivalve culture enhances the benthic–pelagic coupling which is known to control the planktonic productivity of semi-enclosed systems (Grenz et al. 2010). Most studies have focused on bivalve species, but recently attention has been focused on the influence that other organisms may have on these material fluxes. Sea squirts and sponges have thus been described as having a strong influence on vertical material fluxes and benthic fluxes (Bell 2008, Lee et al. 2012). This shows that the development of assemblages including ascidians or sponge epibionts on bivalve culture might increase the sedimentation process and/or remineralization at the water-sediment interface. In this regard, McKindsey et al. (2009) described an increase of biodeposition, enriched in organic matter, under mussel lines colonized by the ascidian *Ciona intestinalis* compared with mussel lines without epibionts. Similarly, below a mussel farm, 86% of the biodeposits were not attributable to mussels, suggesting that other sources of deposition, including epibionts, may be of major importance (Giles et al. 2006). Substantial nitrogen release from the sediment has also been observed under mussel culture including epibionts, in contrast with areas away from farm influence where benthic fluxes were lower (Nizzoli et al. 2005, Alonso-Perez et al. 2010). Knowing that benthic remineralization could account for more than 50% to 94% of the nitrogen

requirements for primary production in cultivated areas (Mazouni 2004, Giles et al. 2006), the contribution of epibionts as a source of nitrogen through benthic-pelagic coupling should be taken into account.

Attention must however be paid to an excess release of biodeposition at cultivated sites which may increase the oxygen consumption and eventually lead to anoxic conditions (Holmer et al. 2002, 2003). Anoxia of the sediment may progressively result in the degradation of the benthic communities (Chivilev & Ivanov 1997) and adversely affect the meiofaunal population in the vicinity of farms, as observed in several studies (Rodhouse & Roden 1987, Dinét et al. 1990, Ye et al. 1991). Mussel farming in particular may be environmentally damaging as it strongly stimulates the benthic metabolism through oxygen demand and nitrogen regeneration (Nizzoli et al. 2006, Alonso-Perez et al. 2010). In suspended long-line systems where the accumulation of organic matter occurs along the ropes, creating a suspended sediment compartment or microhabitat (Arakawa 1990, Mazouni et al. 2001, Richard et al. 2006, de Sa et al. 2007), impact on the benthic compartment seems limited (Crawford et al. 2003, Danovaro et al. 2004, Mallet et al. 2009).

### **Issues for biofouling management**

In the previous sections, we highlighted that the literature reported negative, neutral and sometimes positive effects of biofouling on aquaculture production. One of the main negative impact concerns the detrimental effect on the marketability of products. Degradation on the external shells (*eg* blisters, erosion, deformities) of commercial bivalves intended for consumption may be negatively perceived by the consumers and reduces the marketable value of products, leading to substantial economic loss for the farmers (Nel et al. 1996, Handley & Bergquist 1997, Campbell & Kelly 2002). Otherwise, in some cases, biofouling development has been found to impair the physiological condition of target species, mainly by competing for food (Table 1.1 & 1.2). As a consequence, biofouling is usually considered as a plague for aquaculture production and the expected risk of a deleterious impact induces farmers to remove this biofouling by various means (see review in Fitridge et al. 2012).

However, the negative impact of biofouling removal should also be considered in biofouling management decisions. Mechanical methods are often stressful for the animals and may have detrimental effects on the environment or on the bivalves themselves (Fent 2006, Locke et al. 2009, Kuchel et al. 2012). In particular, when cleaning is undertaken directly in the water, this may promote the dissemination of epibionts (Bullard et al. 2007, Paetzold & Davidson 2010, Switzer et al. 2011). Too frequent cleaning may also lead to progressive weakening of the shell (Pit & Southgate 2003, Mallet et al. 2009), and to periostracum

destruction, which results in the enhancement of the rate of colonization by epibionts over time (Mao Che et al. 1996, Guenther et al. 2006).

Furthermore, as discussed in section 2, several existing studies have emphasized that the biofouling effect on the growth or survival of bivalves is not systematically negative and may even sometimes be positive. In mussel aquaculture for example, the impact of biofouling is often restricted to fouling-related crop losses and production costs, with little demonstrated impact on mussel production (*eg* Arens et al. 2011, Fletcher et al. 2013). In a survey assessing the economic impact of biofouling for aquaculture production (Adams et al. 2011), more than 50% of respondents argued that biofouling did not affect the marketability of their products. In accordance with these findings, avoiding biofouling removal has been suggested for oyster and mussel production (Métri et al. 2002, Lodeiros et al. 2007). Special attention should however be accorded to the point of view of the consumer, for whom the visual appearance of the final product is quite important. Cleaning must thus be undertaken if biofouling is found to damage the appearance of the shell. But in some markets where the visual aesthetics of the target species is of little interest, avoiding biofouling removal would lead to great economic savings. This is for example the case in Japan, where oysters are sold unshelled, or in pearl farming, where the final product is not the mother of pearl itself but the pearl. For these systems, assessment of the impact of biofouling should focus on the final product (oyster meat or pearl). To our knowledge, no data for this aspect exist, and biofouling removal costs are still supported by farmers. Assessment of the effect of avoiding biofouling removal could constitute an interesting issue for future research.

We also propose, on the basis of our review, that biofouling management should take into account the influence of biofouling at a larger scale (*ie* the ecosystem). When associated with cultivated bivalves, epibionts are a component of a complex network of interactions. Assemblages of bivalves and epibionts would thus have a mode of functioning that can be assimilated to a micro-ecosystem in which cultivated bivalves would benefit from the advantages that epibionts may exert on the ecosystem, such as promoting primary production. The net balance between the negative effects of biofouling on bivalve production and its positive impact on the ecosystem (*eg* nutrient cycling, primary production) may not always justify the removal of biofouling.

## **Conclusion**

In this review, we have sought to emphasize that assessment of the net effect of biofouling is complex as it combines negative and positive effects, depending on the composition of the epibionts community and the scale considered. It appears that the presence of epibionts may have a less negative impact on cultivated species than has hitherto been thought, whereas their

direct impact on the ecological functioning of exploited ecosystems has been underestimated. Epibionts are able to exert strong grazing pressure on plankton populations and in turn to recycle nutrients in the cultivated areas, which are the two main processes governing the functioning of the ecosystem. Hence, because most cultivated areas maintain large numbers of epibionts, there is a real need to study their contribution to the ecosystem processes and to take them into account in the assessment of ecosystem sustainability with regard to aquaculture. No simple set of rules can be used to generalize the effect of biofouling in aquaculture as the impact is very specific to each combination of production system, final product, and biological and physical characteristics of the location, including the composition of the epibiont communities.

### **Acknowledgments**

This work has benefited from the help of the '*Agence Nationale de la Recherche*' within the framework of the program AGROBIOSHERE (ANR-11-AGRO-006). E Lacoste was supported by a PhD fellowship from the '*Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche*' at the University of French Polynesia. We are grateful to the '*Direction des Ressources Marines*' of French Polynesia and to the pearl oyster farmers for meaningful discussions. We also thank the two anonymous reviewers for their constructive comments which have helped to improve the manuscript.

---

**PARTIE II. Interactions entre les huîtres perlières et les communautés  
d'épibiontes**

---

## Introduction

L'impact du biofouling sur les bivalves est conditionné par de nombreux facteurs (*cf* Chapitre 1), et la mise en place de mesures de gestion adaptées nécessite donc une connaissance spécifique préalable du développement du biofouling, et de ses conséquences sur les performances des bivalves en élevage (*eg* survie, croissance). L'issue des résultats dépend principalement de la nature des relations trophiques entre les bivalves et les différents épibiontes filtreurs.

L'impact du biofouling sur les huîtres perlières en élevage a été étudié dans différentes zones, montrant des résultats contradictoires. Certains auteurs ont rapporté un effet négatif des épibiontes sur la croissance et/ou la survie des huîtres perlières (Alagarswami & Chellam 1976, Pit & Southgate 2003, Kripa et al. 2010), quand d'autres ont indiqué un effet neutre sur la survie (Taylor et al. 1997) ou sur la croissance (Lodeiros et al. 2002). Par ailleurs, certains auteurs ont émis l'hypothèse que le biofouling en créant un stress nutritif pour l'huître perlière, pourrait également avoir un impact sur sa reproduction (Acosta-Salmon & Southgate 2005), ce qui n'a jamais été appréhendé expérimentalement.

En Polynésie française, la présence de nombreux épibiontes filtreurs sur les filières (Leca 1992), représentant autant de compétiteurs potentiels pour les huîtres perlières, pourrait limiter l'accès à la nourriture pour *P. margaritifera*. Des premiers travaux exploratoires à Takapoto (Tuamotu) ont mis en évidence que certains bivalves (*P. maculata*, *Arca ventricosa*, *Chama* sp.) avaient les mêmes ressources alimentaires que l'huître perlière et également des taux de filtration identiques pour *P. maculata* (Addessi 1999). Au-delà d'un seuil de 20 *P. maculata* pour 1 *P. margaritifera* l'efficacité de filtration du groupe est ainsi inférieure à celle des bivalves considérés isolément. Cette étude reste la seule à ce jour à avoir exploré les relations trophiques entre les huîtres perlières et certains épibiontes (bivalves). La nature des relations trophiques avec les autres filtreurs présents sur les filières (ascidies, éponges) n'est pas connue et aucune étude n'a été publiée concernant un éventuel impact du biofouling sur la croissance, la survie ou la reproduction de *P. margaritifera*.

Dans ce contexte, 2 approches complémentaires ont été mises en place pour répondre au même objectif : décrire l'effet du biofouling sur les huîtres perlières en élevage, dans 3 lagons de Polynésie française (Tahiti, Mangareva, Ahe). La première approche a consisté à suivre l'effet du développement du biofouling sur les fonctions de croissance et de reproduction des huîtres perlières à partir de mesures biométriques (**Chapitre 2**). Parallèlement à ces suivis, des expérimentations ont été réalisées afin de préciser les relations trophiques entre les huîtres

perlières et certains épibiontes (**Chapitre 3**). Ce dernier point a également été développé avec l'intention de contribuer à la connaissance de l'environnement trophique de *P. margaritifera*.

Le **Chapitre 2** présente 2 suivis réalisés *in situ*, visant à appréhender l'effet du développement du biofouling sur la croissance et la reproduction des huîtres perlières. Les expérimentations se sont déroulées entre avril 2011 et mai 2012 à Tahiti et entre novembre 2011 et octobre 2013 à Mangareva. Plusieurs lots d'huîtres perlières ont été soumis à différents traitements vis-à-vis du biofouling. Certains lots ont été nettoyés tous les 3 mois, comme pratiqué habituellement dans les fermes (lots PO), alors que d'autres sont restés immergés pendant toute la période du suivi sans jamais être nettoyés (lots POBC). À Mangareva, des lots supplémentaires ont été nettoyés selon un calendrier différent pour analyser l'effet de la période initiale de colonisation (*ie* différentes saisons) sur la biomasse et la composition des communautés d'épibiontes. À Tahiti, la croissance et la reproduction ont été suivies mensuellement. À Mangareva, les mesures ont été réalisées tous les 6 à 8 mois.

La croissance a été estimée par plusieurs paramètres, couramment utilisés pour le suivi de la croissance chez les bivalves: hauteur et épaisseur de la coquille (DVM et Thickness), poids total (TWW) et poids de chair humide (TFWW). En outre, le taux de croissance coquillier étant représentatif de l'activité physiologique totale de l'animal, permet également chez *P. margaritifera* de fournir des informations sur le développement de la perle, puisque des corrélations existent entre la croissance de la coquille et le taux de déposition de nacre sur le nucléus (Coeroli & Mizuno 1985). Plusieurs variables ont été utilisées pour le suivi de la reproduction : l'indice de développement gonadique (GDI, Le Moullac et al. 2013), les stades de maturation des gonades ainsi que le sexe-ratio.

Dans le **Chapitre 3**, les relations trophiques entre l'huître perlière et ses épibiontes, principalement des ascidies, sont analysées à partir du couplage de 2 méthodes. La première méthode est celle des isotopes stables, actuellement considérés comme l'un des outils les plus puissants permettant d'étudier les relations trophiques et le régime alimentaire des animaux (Fry 2006, Mancinelli 2012). Des mesures des ratios isotopiques du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) de tissus d'huîtres perlières, d'ascidies ainsi que de leurs potentielles sources de nourriture ont été réalisées dans les lagons de Mangareva et de Ahe. Les sources de nourritures considérées sont 2 classes de taille de la matière organique particulaire ( $\text{MOP} < 20 \mu\text{m}$  et  $20 \mu\text{m} < \text{MOP} < 80 \mu\text{m}$ ). Deux groupes d'huîtres perlières ont été échantillonnés au cours du temps à Mangareva : un groupe régulièrement nettoyé (PO) et un groupe colonisé par les épibiontes (POBC). L'objectif étant d'établir si l'accumulation du biofouling entraîne un changement de régime alimentaire des huîtres perlières colonisées (et donc de leur signature



isotopique), signe d'une probable compétition trophique (Bolnick et al. 2010, Yakovis et al. 2012). De la même façon, les signatures isotopiques des huîtres perlières et des ascidies ont été comparées, afin de discriminer leur régime alimentaire (Dubois et al. 2007, Kang et al. 2009).

En parallèle, les 2 espèces d'ascidies les plus abondantes sur les huîtres perlières (*Didemnum* sp. et *Herdmania momus*) ont fait l'objet d'une étude détaillée visant à préciser leur régime alimentaire en conditions naturelles (Mangareva). Des mesures de filtration ont été réalisées *in situ* afin d'estimer notamment la capacité de ces organismes à retenir le picophytoplancton, ressource abondante dans les lagons et qui est peu retenue par les huîtres perlières. Dans des expériences en mésocosme, la filtration des ascidies (*clearance rate* et efficacité de rétention) pour différents groupes de phytoplancton a été mesurée, et la contribution de ces différents groupes au bol alimentaire des ascidies en termes de carbone a été calculée. Les différents groupes de phytoplancton ont été discriminés par cytométrie en flux. Cette méthode permet d'identifier et de quantifier simultanément plusieurs populations planctoniques, sur la base de leur taille et de leurs contenus pigmentaires (fluorescence).

---

## Chapitre 2. Biofouling development and its effect on growth and reproduction of the farmed pearl oyster *Pinctada margaritifera*.

---

Élise Lacoste<sup>1</sup>, Gilles Le Moullac<sup>2</sup>, Peva Levy<sup>2</sup>, Yannick Gueguen<sup>2</sup>, Nabila Gaertner-Mazouni<sup>1</sup>

*Aquaculture (sous presse, doi:10.1016/j.aquaculture.2014.07.012 )*

<sup>1</sup> Université de la Polynésie Française, Ecosystèmes Insulaires Océaniques, UMR 241, BP6570 – 98702 Faa'a – Polynésie française

<sup>2</sup> Ifremer, Ecosystèmes Insulaires Océaniques, UMR 241, BP 7004 – 98719 Taravao – Polynésie française

### Abstract

In bivalve aquaculture, dominant fouling organisms are filter feeders which can compete for food with reared bivalves, sometimes causing mortality or reducing their growth rate. This study investigated the effect of biofouling on the farmed pearl oyster *Pinctada margaritifera* in 2 lagoons of French Polynesia. Survival, growth and reproduction of 2 year-old pearl oysters were monitored with regular sampling schedules, from the initial stage of colonization up to 20 months of biofouling accumulation. Control groups of pearl oysters were kept free of biofouling as is the current practice in pearl farms. After more than a year of monitoring, no significant difference was recorded in shell growth rate between pearl oysters reared with epibionts and the control group of pearl oysters, at both sites. Mean annual shell growth rate (height) was  $30.5 \pm 9.2$  mm in Tahiti and  $24.8 \pm 7.7$  mm in Mangareva. Neither the survival nor the reproduction indices were negatively affected by biofouling. In Mangareva, where biofouling development was quantified during 1 year, the rate of colonization appeared to be high during the first 3 months before slowing down. These results raise questions about the necessity of removing biofouling at this stage of pearl oyster production (*ie* before grafting).

**Keywords:** Pearl oyster culture, *Pinctada margaritifera*, biofouling, growth, reproduction

### Introduction

Biofouling development is a key issue in bivalve aquaculture worldwide (Lacoste & Gaertner-Mazouni, 2014). The settlement and development of fouling organisms can have a range of negative impacts, including additional weight placed on infrastructure which may cause crop losses (Ramsay et al., 2008), as well as degradation of the shells of commercial species, thus decreasing their marketability (Handley & Bergquist, 1996, Nel et al. 1996, Royer et al. 2006). Another main concern regarding biofouling is the potential competition for food induced by the settlement of filter-feeder epibionts (Claereboudt et al. 1994, Daigle & Herbinger 2009, Sievers

et al. 2013). In addition, fouling by algae or by encrusting species on nets or trays can obstruct water flow, further reducing the amount of food reaching bivalves (de Sa et al. 2007). Such interferences can result in slow growth and in extreme cases to mortality of bivalves (Daigle & Herbinger 2009, de Sa et al. 2007, Lodeiros & Himmelman 1996), thus compromising aquaculture production.

In French Polynesia, aquaculture is based on the culture of pearl oysters (*Pinctada margaritifera*) for the production of black pearls. From the first rearing stages, high quantities of biofouling develop on pearl oysters' shells and on farm infrastructure (eg buoys, ropes, nets) (Mao Che 1996). In other areas where pearl culture has been developed, biofouling has been demonstrated to impact pearl oysters, reducing growth rate or causing mortality of the farmed stock (Alagarwami & Chellam 1976, Kripa et al. 2012, Pit & Southgate 2003). Reproduction is also likely to be affected by biofouling development, because of its dependence on food supply (Acosta-Salmon & Southgate 2005). In particular, a nutritive stress in this protandric species could prevent the appearance of females for which energy demand is higher than for males (Chavez-Villalba et al. 2013).

In French Polynesia, because epibionts are suspected of being trophic competitors of cultured pearl oysters, they are regularly cleaned as a precaution measure. This process is labour intensive, requires equipment and may also cause additional stress to the pearl oysters. Unfortunately, the cost-effectiveness of such mitigation strategies is unknown, as no study has ascertained the efficiency of biofouling removal on pearl oysters (eg survival, growth) in this area. Hence, this study was conducted to help fill this gap. Our objective was to determine whether accumulation of biofouling can affect shell growth rate, flesh weight (as an indicator of physiological condition) and reproduction of *P. margaritifera*. This study also aimed to identify the temporal variations of biofouling in pearl farms with the hypothesis that different patterns of colonization occur with seasons.

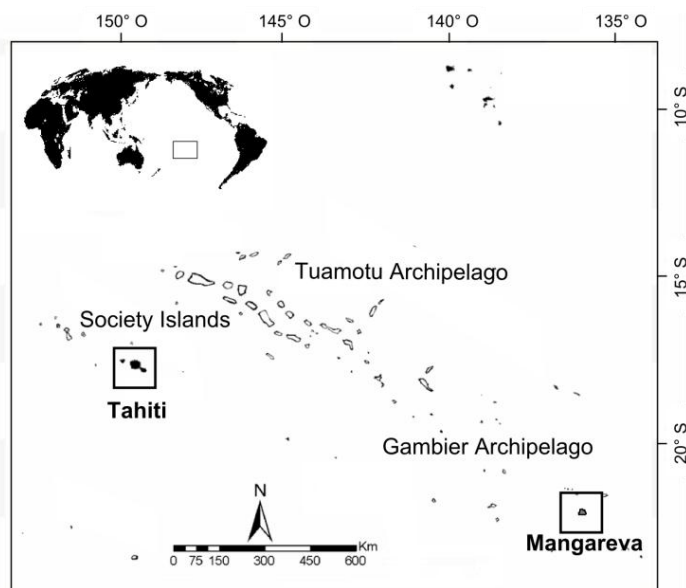
## **Materials and Methods**

### **Study sites and environment characterization**

Growth and reproduction of cultivated pearl oysters were studied at 2 sites in French Polynesia (Fig. 2.1). In Tahiti, the main island of French Polynesia, experiments took place in the south western part of the lagoon (Vairao). In the Gambier archipelago, our experiment was carried out in a pearl farm, located in the north western part of the main Island, Mangareva. In this area, pearl oyster farming is highly developed and the pearl farm used for the experiment had previously been identified as having a well-developed biofouling community. The 2 sites are

high island lagoons, with depths of about 25-30 meters and intensive exchanges with the surrounding ocean waters.

Water temperature was continuously recorded at the 2 sites, near the cultivation areas. Chlorophyll *a* (chl *a*) was sampled monthly in Vairao and during the two surveys in Mangareva by taking water samples at the long-line sites, using a Niskin bottle. Five hundred ml of water were filtered on Whatman GF/F (0.7  $\mu\text{m}$ ) to measure chl *a* contained in total phytoplankton, as a proxy of biomass. Filters were kept frozen until chl *a* was extracted with 96% ethanol during 6 h, before concentration was determined using the fluorometric procedure described in Welschmeyer (1994).



**Fig. 2.1.** Location of the two study sites in French Polynesia. Mangareva is located 1700 km south east of Tahiti, in the Gambier archipelago.

### Pearl oysters culture and fouling control

Specific sampling designs were set up on the 2 sites to meet the aims of the study. In Tahiti, the experimental population of pearl oysters was transferred from the Takapoto atoll (Tuamotu Archipelago) and reared in the lagoon at Vairao, by using the same cultivation technique as in pearl farms. Pearl oysters were 'hung' on ropes (20 pearl oysters per rope,  $n = 540$ ) on a long-line suspended at 7 m depth. At the beginning of the experiment, the initial population was divided into 2 groups. The first group was kept free of biofouling by regular cleaning (every 3 months from May 2012), as is the usual practice in pearl farms, using a pressure washer. The second group was never cleaned to assess the effectiveness of biofouling removal on growth performance and reproduction of pearl oysters over time. Pearl oysters in these 2 groups are referred to hereafter as clean pearl oysters (PO) and pearl oysters with biofouling communities (POBC). Pearl oysters were marked individually and growth and reproduction were followed monthly over 14 months of experiment (from March 2011 to May 2012). Each month,

presence/absence of macrofouling groups was recorded on the collected pearl oysters (POBC) but biofouling biomass was not quantified.

In Mangareva, our objective was to test the effect of biofouling development on pearl oyster growth rate and to identify more specifically the variations of biofouling over time. A higher time step was thus implemented and the experiment ran from November 2011 to July 2013. Pearl oysters of a same cohort were reared in a pearl farm, using 'kangaroo nets' suspended at 7 m depth. The experimental population ( $n = 240$ ) was partitioned into 5 groups, each group including 4 nets of 12 pearl oysters. All groups were immersed at the same time (November 2011), but cleaned according to different schedules, to follow biofouling development at different periods of the year (Table 2.1). Group A was never cleaned (similar as POBC in Tahiti), so colonization was initiated in November 2011 and lasted until the end of experiment. Group E was cleaned every 3 months as control (corresponding to PO group of Tahiti), using a pressure washer. Three surveys were conducted in May 2012, November 2012 and July 2013 to monitor biofouling development and pearl oyster growth rate. In July 2013, all the experimental groups were accidentally cleaned by the farmer. We thus had to stop our experiment at this date and the pearl oysters were sent to the laboratory for final measurements. For each survey, one net of each treatment was collected and epibionts were removed before being weighed and identified.

For both experimental populations, the age of the pearl oysters at the beginning of monitoring was about 2 years old. Dead pearl oysters were counted and not used in growth calculations.

## **Growth and reproduction monitoring**

### ***Growth measurement***

At the beginning of the experiments, all pearl oysters were measured for shell dimension with a caliper, to the nearest 0.1 cm. Dorso-ventral measure (DVM) and Thickness were chosen as these parameters are considered as a good indicator of shell growth performance in pearl oysters and may be related to pearl growth (Wada & Komaru 1996, Sims 1993, Bai et al. 2008). In Mangareva, all pearl oysters were also weighed (total wet weight: TWW) at the beginning of the experiments.

To document growth, 16 pearl oysters from each group were randomly collected in Tahiti ( $n = 32$ ) at monthly intervals while one net of each group was collected in Mangareva ( $n = 60$ ), for each survey (May 2012, November 2012 and July 2013). Pearl oysters were cleaned of epibionts and shell growth was measured externally. Pearl oysters were then dissected, for estimation of the total flesh wet weight (TFWW) after 5 min draining.

**Table 2.1.** Colonization periods for each group over the entire experiment in Mangareva. The experiment ran between November 2011 and July 2013 with three surveys in May and November 2012 and July 2013 (frames). Cross marks indicates that a group was cleaned whereas the period in grey corresponds to the period of colonization. Final time of colonization (months) is indicated for each group and for the 3 surveys.

Survey	2011		2012							2013											
	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J
<b>Groups</b>																					
A (POBC)							6						12								20
B				X			3						9								17
C				X			X						6								14
D				X			X		X				3								11
E (PO)				X			X		X				X				X				X

### ***Gonad development index and sex-ratio***

After growth measurement, visceral mass was separated from the rest of the flesh and put in 10% formalin for 48 h before being conserved in 70% ethanol. The visceral mass was then cut longitudinally and one half was digitized on a scanner to calculate the gonad development index (GDI) according to Le Moullac et al. (2013). The other part of the visceral mass was used for histological identification of reproductive stage and gender determination (see Fournier et al. 2012b for detail). Reproductive stages of gonad development were adapted from the description by Pouvreau et al. (2000) (Table 2.2). In Mangareva GDI and sex-ratio were only analyzed for groups A (POBC) and E (PO), in May and November 2012.

**Table 2.2.** Histological stages of gametogenesis, adapted from Pouvreau (2000b).

Stage description	Stage
Indeterminate or inactive	0
Early gametogenesis	1
Intermediate (actively developing)	2
Mature	3
Spawned	R

### **Data analysis**

Differences of growth and weight increment between the different groups of pearl oysters were assessed using ANCOVA (time as continuous variable in Tahiti) and two way ANOVA (time as discrete variable in Mangareva). Measurement errors (negative size increase) were excluded from the analysis. All data were graphically assessed for normality and homogeneity of residuals (Farraway 2002). When one of the assumptions was violated, appropriate data transformations were performed. Data relating to the shell thickness and height (DVM) were square root

transformed. Weights in Tahiti (TWW and TFWW) and TWW in Mangareva were log transformed ( $\ln(x)$ ).

In the case of significant difference after an ANCOVA/ANOVA ( $p < 0.05$ ), multiple comparison test was computed using Tukeys' 'Honest Significant Difference' method (Tukey HSD), to explore the differences between groups and date.

Differences in sex ratio between clean and covered pearl oysters for the whole period were analyzed using  $\chi^2$  test on contingency table while frequency of reproductive stages at each date was compared using Fishers' exact test. GDI were compared using ANOVA after an arc-sinus square root transformation. Correlation between GDI and environmental variables were assessed using Spearmans' rank correlation coefficient as environmental data were not normally distributed.

At a given date, the effect of the duration of colonization on biofouling biomass in Mangareva was tested using Students' *t*-Test or ANOVA (when we had more than 2 groups, as in November). For an equal colonization duration, the effect of initial colonization time was tested using Students' *t*-Test.

All analyses were performed using the R software (R Development Core Team, 2011).

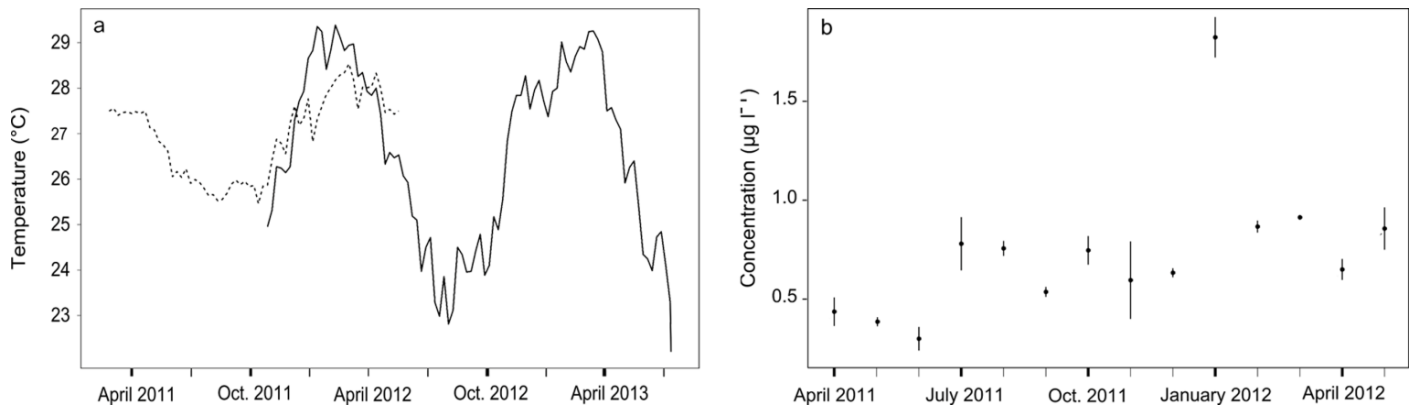
## Results

### Characterization of environmental conditions and biofouling

#### *Environment*

Water temperature in Tahiti varied between 25.5°C in August 2011 and 28.5°C in March 2012 (Fig. 2.2a). Seasons were more pronounced in Mangareva with temperatures below 23°C in July/August and up to 29.5°C in March. For both sites, lower temperatures are recorded between June and November, corresponding to the austral winter under tropical latitude.

Total chl *a* concentration in Tahiti varied between 0.3  $\mu\text{g l}^{-1}$  and 1  $\mu\text{g l}^{-1}$  except in January 2012 when a peak was recorded (1.8  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) (Fig. 2.2b). The mean concentration of total chl *a* for the entire period was 0.7  $\mu\text{g l}^{-1}$ . In Mangareva, chl *a* concentration was about 0.8  $\mu\text{g l}^{-1}$  during the 2 surveys (May and November 2012).



**Fig. 2.2.** (a) Weekly mean of water temperature at the two study sites. Dashed line: Tahiti from March 2011 to May 2012; solid line: Mangareva from November 2011 to July 2013. (b) Monthly values of chlorophyll *a* concentration ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) recorded in Tahiti during the course of the experiment. Values are mean  $\pm$  standard deviation.

### Biofouling

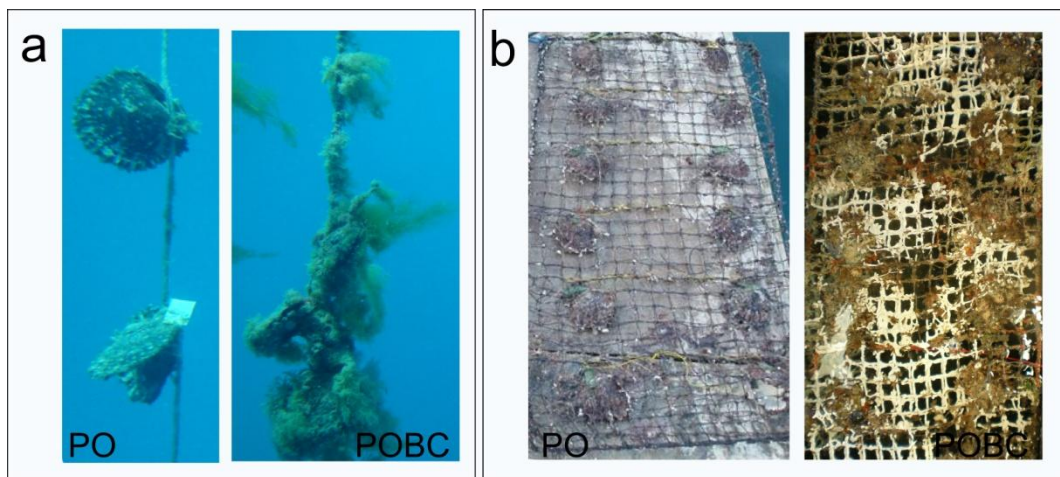
In Tahiti (Fig. 2.3a), ropes were characterized by an accumulation of organic material trapped between shells and along the ropes, especially from November 2012, after a rain event. The few macroscopic epibiont species recorded during the study were observed as soon as 3 months after immersion. Dominant classes were Bivalvia, Ascidiacea, Calcarea and Demospongia and Polychaeta, observed in at least 75% of the monthly sampling. In a few cases, non-attached organisms belonging to Malacostracea (50%), Gastropoda (50%) and Echinoidea (21%) were found, especially after 10 months of colonization. Gastropoda and Malacostracea were observed with a frequency of 80% and 60% in 2012 against 44% and 30% in 2011. This revealed the progressive creation of a complex multispecific compartment along the cultivated ropes, with the accumulation of organic matter.

In Mangareva, initial colonization was characterized by a rapid settlement of the colonial tunicate *Didemnum* sp. which spread and covered the valves of pearl oysters and the nets. Other dominant species observed belong to the class of Ascidiacea, Polychaeta, Bryozoa (several unidentified class) and Bivalvia. Anthozoa were also observed, with numerous anemones (*Aiptasia* sp.) and other associated non-sessile fauna such as crabs, amphipods, isopods (Fig. 2.3b). All the different epibiont groups were recorded at each observation, except a sponge (Demospongia) and a snail (Gastropoda) which were only recorded after 12 months of immersion of the net (group A, November 2012). The total weights of epibionts for the different groups and date in Mangareva are reported in Table 2.3. The major increase in fouling biomass occurred during the first stage of colonization (Table 2.3). For group A, biofouling accumulated at a rate of  $130 \text{ g month}^{-1}$  during the first 6 months (November 2011 to May 2012) and  $30 \text{ g month}^{-1}$  during the next 6 months (May 2012 to November 2012). For group B, weight increase



was 300 g month<sup>-1</sup> during the first 3 months (February 2012 to May 2012) and slowed down to 142 g month<sup>-1</sup> during the next 6 months (May 2012 to November 2012). Season did not affect the rate of colonization since for groups C and D the monthly rate of colonization during the austral winter was as high as that observed in summer (groups A and B); 131 g month<sup>-1</sup> between May 2012 and November 2012 and 400 g month<sup>-1</sup> between August 2012 and November 2012 for groups C and D, respectively.

Statistical analyses indicate that the duration of colonization (3 to 12 months) had no effect on the weight of epibionts removed from the nets, either in May ( $t = 0.59$ ,  $df = 3.9$ ,  $p > 0.5$ ) or in November ( $F = 0.09$ ,  $df = 1$ ,  $p > 0.5$ ). The initiation of colonization (*ie* date of last cleaning) also had also no effect on the final fouling biomass both after 3 months ( $t = -1.66$ ,  $df = 2.4$ ,  $p > 0.1$ ) or 6 months of immersion ( $t = 0.07$ ,  $df = 3.9$ ,  $p > 0.5$ ).



**Fig.2.3.** Clean (PO) and colonized (POBC) pearl oysters in (a) Tahiti and (b) Mangareva after one year of experiment.

**Table 2.3.** Total wet weight (mean  $\pm$  SD, expressed in gram) of epibionts collected for the different experimental groups in Mangareva.

Group	May 2012		November 2012			
	A	B	A	B	C	D
Colonization time (months)	6	3	12	9	6	3
Epibionts weight (g)	804 $\pm$ 300	940 $\pm$ 255	980 $\pm$ 20	1798 $\pm$ 169	786 $\pm$ 316	1197 $\pm$ 80

### Effect of biofouling on pearl oyster growth rate

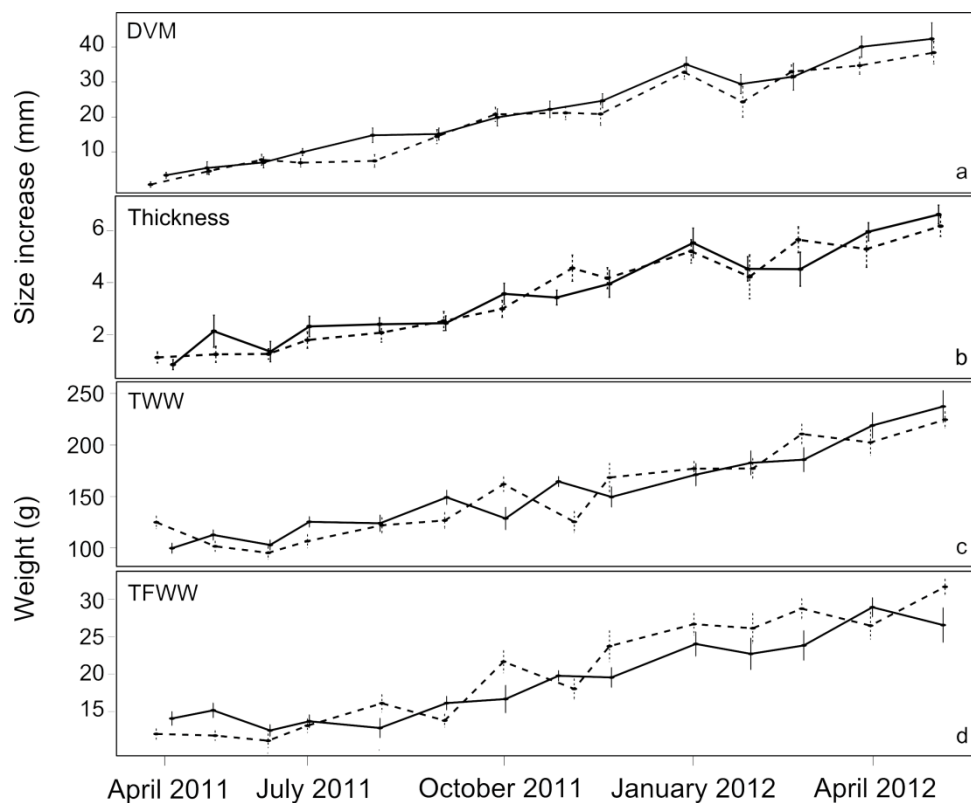
Pearl oysters' mean dimensions for each site at the beginning of experiment are reported in Table 2.4. Over the sampling period in Tahiti *P. margaritifera* shell dimensions and weight increased regularly and significantly (Fig. 2.4 & Table 2.5). A similar pattern of growth was observed for the PO and POBC groups, corresponding to the linear growth period during the first

3 years. From March 2011 to May 2012 (*ie* 423 days), mean individual size of *P. margaritifera* increased of  $30.5 \pm 9.2$  mm in height (DVM) and  $6.2 \pm 1.5$  mm in thickness. TWW reached  $230.3 \pm 42.5$  g and TFWW  $29.4 \pm 6.6$  g while the mean was  $13 \pm 3.5$  g in April 2011.

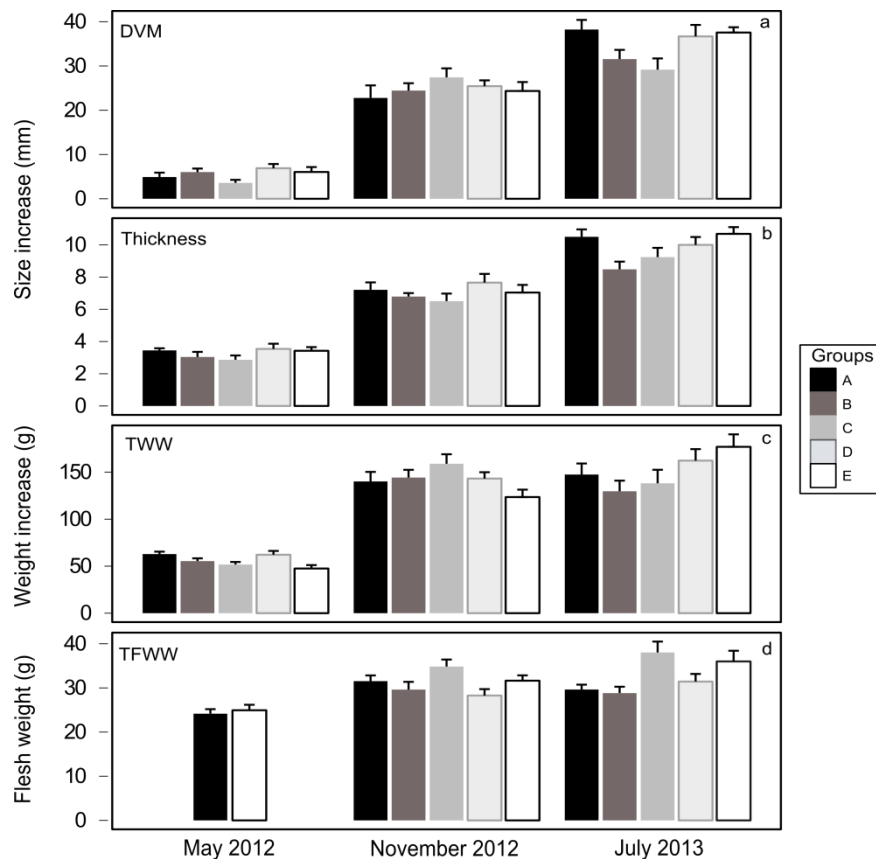
For the same duration in Mangareva (*ie* November 2011 to November 2012) mean DVM increased by  $24.8 \pm 7.7$  mm, Thickness by  $6.9 \pm 1.5$  mm and TWW of  $135.7 \pm 31.8$  g (Fig. 2.5). FWW for pearl oysters after 12 months of growth was on average  $31.2 \pm 5.4$  g. Between November 2012 and July 2013, growth was no longer significant for any of the groups and for all variables measured (Tukey HSD).

**Table 2.4.** Initial measurement (mean  $\pm$  SD) of shell dimensions (height: DVM; Thickness) and weight (total wet weight: TWW) for the whole population in Tahiti (n = 540) and Mangareva (n = 240). TWW of pearl oysters in Tahiti is from a subsample of the initial population (n = 20).

	DVM (mm)	Thickness (mm)	TWW (g)
Tahiti	80.6 $\pm$ 9.2	24.2 $\pm$ 3	85.5 $\pm$ 10
Mangareva	91.9 $\pm$ 6.2	26.1 $\pm$ 1.9	103.6 $\pm$ 18



**Fig. 2.4.** *P. margaritifera* growth in Tahiti over the 14 months of monitoring. Panels indicate: size increase (mm) for (a) shell height (DVM) and (b) shell Thickness; and (c) measured total wet weight (TWW) and (d) total flesh wet weight (TFWW). Values are mean  $\pm$  SE (n = 16). Solid line is for colonized pearl oysters (POBC) and dashed line for cleaned pearl oysters (PO).



**Fig. 2.5.** Temporal progression of *P. margaritifera* growth in Mangareva. Size increase for (a) shell height (DVM) and (b) shell Thickness, (c) weight increase for total wet weight (TWW) and (d) measured flesh wet weight (TFWW), for the five groups and the three sampling dates. Error bars indicates standard error ( $n = 12$ ). Duration of colonization for each group and each date is reported in Table 2.2.

ANCOVA indicated a significant effect of treatment on DVM in Tahiti, with a higher mean increase for PO group than for POBC group, but no significant difference was detected between the 2 groups at the same date (Tukey HSD) (Table 2.5). Treatment effect was significant on Thickness and TFWW in Mangareva (Tables 2.6). A post-hoc comparison indicated a difference between group A and groups B and C for Thickness ( $A > B, C$ ) and a difference between C and groups A and B for TFWW in July 2013 ( $C > A, B$ ). The interaction Time\*Treatment affected TFWW in Tahiti and TWW in Mangareva. For these two variables, Tukey HSD indicated no differences between groups for the same date.

During the whole experiment at the 2 sites, oyster mortality was low ( $< 5\%$ ). In Tahiti and Mangareva respectively, we recorded 3 and 2 dead pearl oysters for POBC group and 8 and 5 dead pearl oysters in PO group.

**Table 2.5.** ANCOVAs testing the effect of date, treatment and their interaction on pearl oysters size increase (height: DVM ; Thickness) and weight (total wet weight: TWW; total flesh wet weight: TFWW) in Tahiti. Significant values ( $p < 0.05$ ) are indicated in **bold**.

Source of variation	DVM				Thickness				TFWW				TWW			
	Df	MS	F	p-value	Df	MS	F	p-value	Df	MS	F	p-value	Df	MS	F	p-value
<b>Time</b>	1	500.87	663.81	<b>&lt;0.001</b>	1	80.55	366.62	<b>&lt;0.001</b>	1	34.28	459.49	<b>&lt;0.001</b>	1	25.82	433.16	<b>&lt;0.001</b>
<b>Treatment</b>	1	4.51	5.98	<b>0.015</b>	1	0.10	0.48	0.495	1	0.11	1.46	0.228	1	0.01	0.18	0.674
<b>Time*Treatment</b>	1	0.42	0.55	0.457	1	0.06	0.28	0.594	1	0.79	10.59	<b>&lt;0.005</b>	1	0.01	0.09	0.766
<b>Residuals</b>	386	0.75			361	0.22			415	0.07			415	0.06		

**Table 2.6.** Two-way ANOVAs testing the effect of date, treatment and their interaction, on pearl oysters size increase (height: DVM; Thickness) and weight (total wet weight: TWW; total flesh wet weight TFWW) in Mangareva. Significant values ( $p < 0.05$ ) are indicated in **bold**.

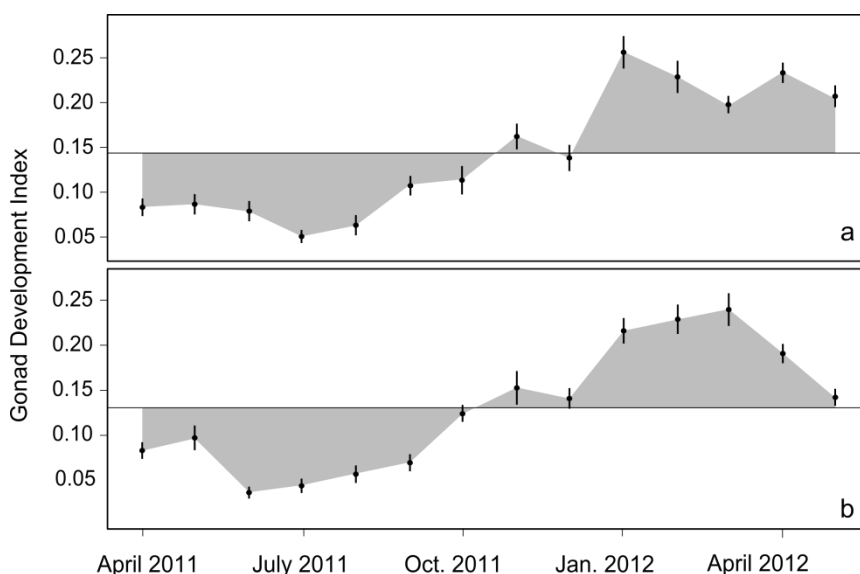
Source of variation	DVM				Thickness				TFWW				TWW			
	Df	MS	F	p-value	Df	MS	F	p-value	Df	MS	F	p-value	Df	MS	F	p-value
<b>Time</b>	2	211.45	330.28	<b>&lt;0.001</b>	2	25.66	334.89	<b>&lt;0.001</b>	2	1080.07	38.76	<b>&lt;0.001</b>	2	16.83	320.13	<b>&lt;0.001</b>
<b>Treatment</b>	4	0.89	1.405	0.236	4	0.32	4.18	<b>&lt;0.005</b>	4	238.93	8.57	<b>&lt;0.001</b>	4	0.12	2.26	0.065
<b>Time*Treatment</b>	8	1.05	1.64	0.117	8	0.04	0.53	0.778	6	44.85	1.61	0.148	7	0.17	3.18	<b>&lt;0.005</b>
<b>Residuals</b>	156	0.64			156	0.08			147	27.87			145	0.05		

### Effect of biofouling on pearl oyster reproduction

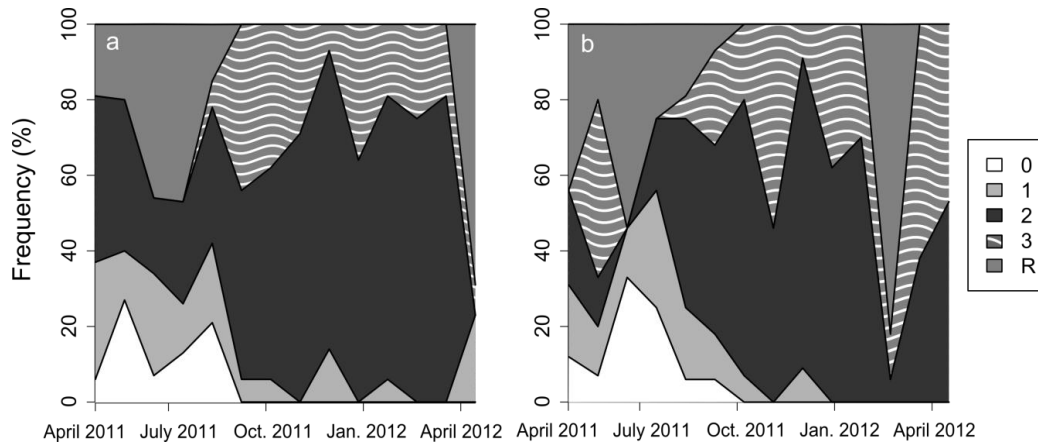
Treatment, date and the interaction of the two factors had a significant effect on GDI (Table 2.7), but after a multiple comparisons test, no differences were detected between the two groups at the same date (Tukey HSD). GDI values ranged between 0.05 in June/July 2011 and 0.25 between January and March 2012 (Fig. 2.6).

Study of the maturity stages revealed a strong asynchrony between individuals in the 2 groups (PO and POBC) (Fig. 2.7). Frequency of maturity stages were significantly different between the 2 groups only at the end of monitoring, in March and May 2012 (Fishers' test,  $p < 0.001$ ). PO group had 13 pearl oysters in (R) stages in March 2012 (0 for POBC group), whereas in May 2012 POBC group had 9 pearl oysters in (R) whereas pearl oysters of PO group were all mature (stages 2 and 3). Except for this difference, the 2 groups showed the same trends in reproduction.

Coupling the analysis of GDI and maturity stages, 3 periods could be identified. During the first period following the transfer of pearl oysters, GDI remained under the annual mean value for the 2 groups. During this period, a majority of individuals were inactive (0) and in regression (R) stages, so it corresponds to a resting period, possibly post-spawning (Fig. 2.7). Then, GDI increased continuously for the 2 groups between September and January until gained its maximum values in January 2012 for POBC and in March 2012 for PO. This corresponds to a maturation period, as indicated by the majority of stages 2 and 3 observed with the histological analysis (Fig. 2.7). From January, GDI values remained above the average value but decreased again for the two groups until the end of monitoring, when high frequency of regression stages (R) was recorded (70% to 80% individuals of each group). This could correspond to a spawning event for a major part of the population, with a slight time lag between PO and POBC groups.



**Fig. 2.6.** Gonad development index (GDI) for pearl oysters reared in Tahiti: (a) colonized pearl oysters and (b) cleaned pearl oysters. Values are mean  $\pm$  SE ( $n = 16$ ) of monthly subsample over the 14 months of monitoring. Horizontal line represents the mean value of GDI for the entire period of monitoring and colored areas above or below the continuous line indicate periods with values higher or lower than the mean.



**Fig. 2.7.** Frequency of maturity stages observed by histology during the experiment in Tahiti. (a) Pearl oysters colonized by biofouling (POBC) and (b) clean pearl oysters (PO).

**Table 2.7.** Two-ways ANOVAs testing the effect of time and treatment on gonad development index (GDI) in Tahiti and Mangareva. Significant values ( $p < 0.05$ ) are indicated in **bold**.

Source of variation	Tahiti				Mangareva			
	Df	MS	F	p-value	Df	MS	F	p-value
<b>Time</b>	13	0.43	59.24	<b>&lt;0.001</b>	1	0.29	28.81	<b>&lt;0.001</b>
<b>Treatment</b>	1	0.03	4.45	<b>0.035</b>	1	<0.01	0.04	0.947
<b>Time*Treatment</b>	13	0.02	2.38	<b>&lt;0.001</b>	1	<0.01	0.09	0.755
<b>Residuals</b>	401	0.01			37	0.01	<0.01	

Using correlation test between GDI and environmental data in Tahiti, we found positive and significant relations with both chl *a* ( $\rho = 0.61$ ,  $p < 0.05$ ) and temperature ( $\rho = 0.89$ ,  $p < 0.001$ ). For the estimation of these correlations, individuals of PO and POBC groups were pooled as no difference was detected for the same date. In Mangareva, treatment had no effect on GDI but values were higher in November ( $0.18 \pm 0.08$ ) than in May ( $0.10 \pm 0.05$ ) (Table 2.7).

Males outnumbered females at both sites. A total of 14 and 6 females were recorded in Tahiti and Mangareva respectively. In Tahiti, more females were recorded on POBC group (7%) than on PO group (3%) for the whole period, but the difference was not significant ( $\chi^2 = 2.19$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.139$ ). Females were observed from the first sampling date in the 2 groups.

## Discussion

### Development of biofouling communities

In Mangareva, from 3 to 12 months of immersion, epibionts biomass reached between 800 g and 1.8 kg wet weight on a reared net of 12 pearl oysters that may represent up to 75% of the total

weight of a reared net (net + pearl oysters + epibionts). The various cleaning schedules did not show any influence of regular cleaning on the accumulation of biofouling since the same biomass of epibionts was recorded for nets cleaned 1, 2, 3 times and those never cleaned over the course of experiment. Furthermore, no clear seasonal trend of colonization was observed for either of the two study sites. When pearl oysters were left uncleaned for more than 3 months, it seems that the rate of biofouling development could decrease. This slowing down of colonization with time was also observed by other authors (Leca 1992, Taylor et al. 1997), who argued that supplementary colonization may be inhibited by animals already settled on structures. This finding supports the hypothesis of a potential 'stabilization' of the epibiont community with time (Cifuentes et al. 2010, Greene & Schoener 1982). Unfortunately, our data cannot confirm this hypothesis because the biofouling (accumulated during 20 months) was accidentally cleaned by the pearl farmer in July 2013. Further experiments are thus needed to confirm this result.

### **Biofouling effects on pearl oyster growth rate**

The present study documented, a shell growth rate that was equivalent to that observed by Pouvreau & Prasil (2001), who found shell height increased by 29.6 mm in Tahiti and 24.8 mm in Mangareva for pearl oysters of the same size class (2 year-old) over one year of observations. Growth was continuous over the year, without apparent influence of phytoplankton biomass (chl *a*) or of temperature, whose values during experiments were in the optimum range for this species (Yukihira et al. 2000).

Biofouling here has not been shown to adversely affect the growth or survival of pearl oysters. Growth of clean (PO) and covered groups (POBC) for both sites and all measured variables were never significantly different at a given date. Biofouling removal thus did not improve the growth rate of pearl oysters in this study, even compared with pearl oysters uncleaned during 20 months. Such results differ from other studies on pearl oysters, whose authors found no effect of biofouling on survival but a negative effect on pearl oyster growth rate (Pit & Southgate 2003, Taylor et al. 1997). Taylor et al. (1997) reported that *Pinctada maxima* cleaned every 2-4 weeks had a better growth rate than pearl oysters cleaned every 8 or 16 weeks. Others studies also revealed a negative effect of biofouling on survival of pearl oysters (Alagarwami & Chellam 1976, Kripa et al. 2012). The experimental set-up of these studies differed however from that of the present research; pearl oysters were reared in lantern nets or in plastic trays and epibionts were observed to overgrow the mesh, which may have, according to the authors, 'prevented sufficient water flow to reach pearl oysters, thereby resulting in a lower food supply'. Furthermore, pearl oysters used in their experiments were mostly juveniles, so supplementary weight on their valves may have prevented their opening for filtration, more than for the adult pearl oysters used in this study. A difference of biofouling impact according to

the size class of bivalves has also been described for mussels (Fletcher et al. 2013, Sievers et al. 2013).

The absence of a measurable effect on growth and mortality reported here suggests that epibionts do not adversely affect the nature or quantity of food available to the pearl oysters under the conditions studied. Even if epibionts are empirically considered as trophic competitors for pearl oysters, no evidence of competition has been experimentally proven and the results of the present study show that even if trophic competition occurs, it is limited, as it does not alter pearl oyster growth within our study region. Such findings are in accordance with others studies reporting a neutral effect of biofouling on cultured bivalves for mussels (Laihonen & Furman 1986, Fletcher et al. 2013), oysters (Mallet et al. 2009, Royer et al. 2006) and pearl oysters (Lodeiros et al. 2002).

### **Biofouling effects on pearl oyster reproduction**

In this study, *P. margaritifera* exhibited continuous reproductive activity over the year, with an overall asynchrony between individuals among groups. This is commonly reported for *P. margaritifera* (Acosta-Salmon & Southgate 2005, Fournier et al. 2012b, Le Moullac et al. 2012) and other *Pinctada* spp. (Garcia-Dominguez et al. 1996, O'Connor 2002). Recorded values of the gonad development index (GDI) are consistent with those reported by Fournier et al. (2012b) for *P. margaritifera* in the Ahe lagoon (Tuamotu atoll), where GDI varied between 0.08 and 0.29. The observed variations of GDI matched well with histological observations. Despite the fact that maturity stages and GDI were generally asynchronous within populations, probable synchronized gamete release events (up to 80% of individuals) were observed between January and May 2012. This active period corresponded to a simultaneous increase of temperature and chl *a* concentration in our study locations. In Mangareva, the higher value of GDI also corresponded with an increase in chl *a* concentration recorded. These results confirm that temperature and trophic resource availability are key factors influencing the reproductive cycle of *Pinctada* spp. (Urban 2000, Fournier et al. 2012b).

Biofouling has been suggested to be a potential factor affecting reproduction of bivalves because it would induce nutritive stress (Acosta-Salmon & Southgate 2005, Sievers et al. 2013), and thus the energetic trade-off could be unbalanced in favor of resistance to stress instead of reproduction (Petes et al. 2008). In this study, biofouling did not appear to influence the reproductive cycle of pearl oysters. For a given site, the filling index (*ie* GDI) reached the same values for PO and POBC groups, indicating that gonad storage is apparently not disrupted by biofouling. The hypothesis of nutritive stress induced by epibionts which may affect reproduction is thus not confirmed here.



Although no statistical difference was recorded for sex-ratio, a higher proportion of females was obtained in the POBC group for the whole year in Tahiti. From this result, we propose the hypothesis that instead of being stressed by biofouling development, pearl oysters are stressed by repeated handling for cleaning. This important finding needs to be confirmed since achieving good culture conditions to produce a large proportion of females in the context of the hatchery is crucial for French Polynesia (Chavez-Villalba et al. 2011, Le Moullac et al. 2013). Further experiments will be thus implemented to better understand the parameters influencing the reproductive cycle, including biofouling and husbandry methods.

### **Implications for pearl oyster culture industry**

Very little is known about biofouling development and its impact on pearl oyster culture in French Polynesia. However, the usual practice involves regularly cleaning pearl oysters (every 3-6 months), to prevent any detrimental effect on production. Several studies reporting results of the impact of biofouling on pearl oyster growth, advocated that fouling should be regularly removed to maximize growth and reduce the risk of shell deformities. Taylor et al. (1997) suggested monthly removal while Kripa et al. (2012) recommended monthly or fortnightly removal depending on the season. Here, we showed that despite high biofouling development, cleaning appears unnecessary as it did not improve the growth rate of pearl oysters during the period of experimentation. Furthermore, some cleaning treatment has been described as negatively affecting pearl oysters. Too frequent cleaning may damage pearl oysters' shells which may progressively degrade the periostracum, leading to facilitation of recolonization over time (Mao Che 1996, Pit & Southgate 2003, Guenther et al. 2006). Some cleaning methods are also stressful for pearl oysters (Kuchel et al. 2012), suggesting that this could be a problem, as suspected here for reproduction.

Potential negative effects of biofouling removal, with the absence of measurable negative effect on pearl oysters, is therefore in favor of avoiding cleaning treatment during this stage of cultivation (*ie* before grafting), so time and money invested in cleaning could be saved. Similar experiments should however be conducted on more stages of cultivation and in other farming areas in French Polynesia, since biofouling is very specific to each geographical area. Moreover, further experiments are needed to confirm the absence of negative impact of biofouling on the final product: the pearl. We showed here that energy requirements for growth and reproduction are met despite the presence of epibionts. But after the graft, pearl oysters need additional energy for pearl formation. It is thus necessary to ensure that epibiont presence does not impair this stage of culture in order to obtain good quality pearls. The next step of this work will in fact be to study the shell biomineralization processes under conditions of biofouling.

### **Acknowledgements**

This study received financial support from the Agence Nationale de la Recherche within the framework of the program AGROBIOSPHERE (ANR-11-AGRO-006). Financial support was also received from the French Government and the government of French Polynesia (project Biodiperl 2011-2013). E. Lacoste was supported by a PhD fellowship from the Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche at the University of French Polynesia. We express our gratitude to the Ifremer staff for their efficient help during sample collection. We are also grateful to D. Devaux for his interest in our research and to all the technical staff present at his farm, for their effective and kind assistance in Mangareva. We would like to address special thanks to Dr S. Nakasai for all his assistance and collaboration for field measurements.

---

## Chapitre 3. Étude des relations trophiques entre l'huître perlière (*Pinctada margaritifera*) et ses épibiontes filtreurs, par l'utilisation couplée des isotopes stables et de la cytométrie en flux.

---

Élise Lacoste<sup>1</sup>, Patrick Raimbault<sup>2</sup>, Mireille Harmelin-Vivien<sup>3</sup>, Nabila Gaertner-Mazouni<sup>1</sup>

*(En préparation)*

<sup>1</sup>Université de la Polynésie Française, BP 6570, 98702 FAA'A, Tahiti, Polynésie française

<sup>2</sup>Aix Marseille Université, CNRS, Université de Toulon, IRD, MIO UM 110, 13288, Marseille, France

<sup>3</sup>Aix Marseille Université, CNRS, Université de Toulon, IRD, MIO UM 110, Station Marine d'Endoume, 13007 Marseille, France

### Résumé

Les relations trophiques entre les bivalves en élevage et les communautés d'épibiontes sont déterminantes pour la production aquacole, et restent pourtant très peu étudiées. A partir de 2 approches méthodologiques différentes, nous avons appréhendé dans ce travail la répartition de la ressource entre l'huître perlière *Pinctada margaritifera* et ses épibiontes en Polynésie française. Les isotopes stables (<sup>13</sup>C et <sup>15</sup>N) ont été utilisés pour définir les variations inter- et intraspécifiques des signatures isotopiques entre les huîtres perlières et 2 espèces d'ascidies (*Herdmania momus* et *Didemnum* sp.). Le régime alimentaire de ces 2 ascidies a également pu être précisé à partir de mesures de filtration en mésocosme. Les résultats ont montré des signatures isotopiques différentes du carbone entre les huîtres perlières et les ascidies (-21‰ pour les ascidies et -18‰ pour les huîtres perlières en moyenne), indiquant une contribution différente des sources de matière organique au régime alimentaire de ces organismes. Les mesures de filtration ont permis de montrer que les ascidies consomment une plus grande proportion de plancton de petite taille (picophytoplancton) comparativement aux huîtres perlières. Il est suggéré que l'absence de variation de la signature isotopique d'huîtres perlières en présence ou en absence d'épibiontes, témoigne d'une faible interférence pour la nourriture entre ces organismes. Les épibiontes étudiés au cours de ce travail ne représentent pas des compétiteurs trophiques des huîtres perlières.

**Mots clés :** Huîtres perlières, biofouling, interactions trophiques, isotopes stables, cytométrie en flux

### Introduction

L'aquaculture de bivalves contribue au transfert et à l'établissement de nombreuses espèces qui cohabitent ainsi avec les populations en élevage (Cranford et al. 2003, Rius et al. 2011, Smyth &

Roberts 2010). Les infrastructures aquacoles, ainsi que les coquilles des animaux, supportent un grand nombre d'organismes associés, collectivement appelés épibiontes (Guenther & De Nys 2006, Smyth & Roberts 2010, Woods et al. 2012). Le développement de ces organismes (*ie* biofouling) représente le plus souvent une contrainte importante pour l'aquaculture (Willemsen 2005, Adams et al. 2011). Les épibiontes filtreurs notamment (*eg* ascidies, bivalves), peuvent affecter la production aquacole, ce mode de nutrition faisant d'eux de potentiels compétiteurs trophiques des bivalves en élevage (Claereboudt et al. 1994, Lopez et al. 2000, Pit & Southgate 2003). Pourtant, et en dépit des conséquences importantes qu'une telle compétition peut représenter (cf review Fitridge et al. 2012), les études concernant les relations trophiques entre les bivalves cultivés et les communautés du biofouling restent rares, et à notre connaissance absentes en ce qui concerne la perliculture. De plus, les résultats de ces travaux ne permettent pas de statuer clairement sur l'existence ou non d'une compétition entre les bivalves et les épibiontes. Certains travaux font état d'une compétition trophique, entre les moules et les ascidies notamment (Petersen 2007, Daigle & Herbingier 2009, Sievers et al. 2013), quand d'autres auteurs mettent en évidence des mécanismes de répartition de la ressource entre les différents groupes de filtreurs, permettant leur coexistence (Riera et al. 2002, Kang et al. 2009). Lesser et al. (1992) et Petersen (2007) soulignent également que la compétition reste faible en condition de richesse ou de diversité nutritive du milieu. Finalement, certains auteurs ont proposé une complémentarité entre les différents groupes de filtreurs, voire des interactions trophiques positives (Mook 1981, Arakawa 1990, Mazouni et al. 2001).

En Polynésie Française, d'importantes infrastructures d'élevage d'huîtres perlières sont déployées dans les lagons. Ces structures sont immergées tout au long de l'année et représentent, avec les nombreuses huîtres perlières en élevage, autant de supports potentiels pour la colonisation par les épibiontes. Les principaux groupes d'épibiontes associés aux huîtres perlières sont des mollusques bivalves, des ascidies, des bryozoaires ou encore des spongiaires (Leca 1992). Dans les lagons oligotrophes de Polynésie, l'abondance du phytoplancton est largement dominée par des pico-particules (Charpy & Blanchot 1998, Dupuy et al. 2009), qui ne sont pas efficacement retenues par les huîtres perlières (Loret et al. 2000, Fournier et al. 2012a), limitant ainsi la ressource disponible pour ces dernières. La présence de grandes quantités d'organismes filtreurs associés aux élevages pourrait donc représenter une contrainte importante pour la production perlicole, si ceux-ci sont effectivement des compétiteurs trophiques de l'huître perlière. Dans ce contexte, il apparaît essentiel de pouvoir caractériser la nature des interactions trophiques entre les différents organismes au sein des assemblages de filtreurs en élevage.

L'analyse des isotopes stables est de plus en plus utilisée pour identifier le régime alimentaire des organismes et leurs sources de nourriture (Fry 2006). Cette méthode a également permis de progresser dans l'étude des relations trophiques entre les bivalves exploités et leurs compétiteurs potentiels, en discriminant leurs régimes alimentaires (Dubois et al. 2007, Lefebvre et al. 2009, Kang et al. 2009). La composition en isotopes du carbone et de l'azote des tissus d'un consommateur est fonction des ratios  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  ( $\delta^{15}\text{N}$ ) de ses sources de nourriture, de la proportion de chaque source assimilée et du fractionnement isotopique. Ainsi, des différences interspécifiques des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  chez les consommateurs peuvent être interprétées comme un indicateur de l'absence de compétition trophique, et inversement (Dubois et al. 2007, Deccottignies et al. 2007, Miranda & Perissinotto 2012). De la même façon, des variations intraspécifiques du régime alimentaire d'un consommateur en présence ou absence d'un compétiteur, sont le signe d'une probable compétition trophique (Haken & Batzli 1996, Bolnick et al. 2010), et une variation des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  chez des bivalves avec ou sans épibiontes pourrait donc être révélateur d'une compétition trophique entre ces organismes (Kang et al. 2009, Yakovis et al. 2012).

A partir de ces hypothèses, l'objectif de cette étude est d'utiliser l'analyse des isotopes stables pour étudier les interactions trophiques entre l'huître perlière *Pinctada margaritifera* et 2 espèces d'ascidies (*Herdmania momus* et *Didemnum* sp.) en Polynésie française. En complément de ces analyses, la cytométrie en flux a été utilisée afin de préciser les capacités de filtration des ascidies (ie efficacité de rétention et *clearance rate*) en milieu naturel, et d'estimer l'origine du carbone ingéré par ces organismes. L'intérêt est notamment de pouvoir estimer la contribution des particules de petite taille (picoplancton) au régime alimentaire des ascidies.

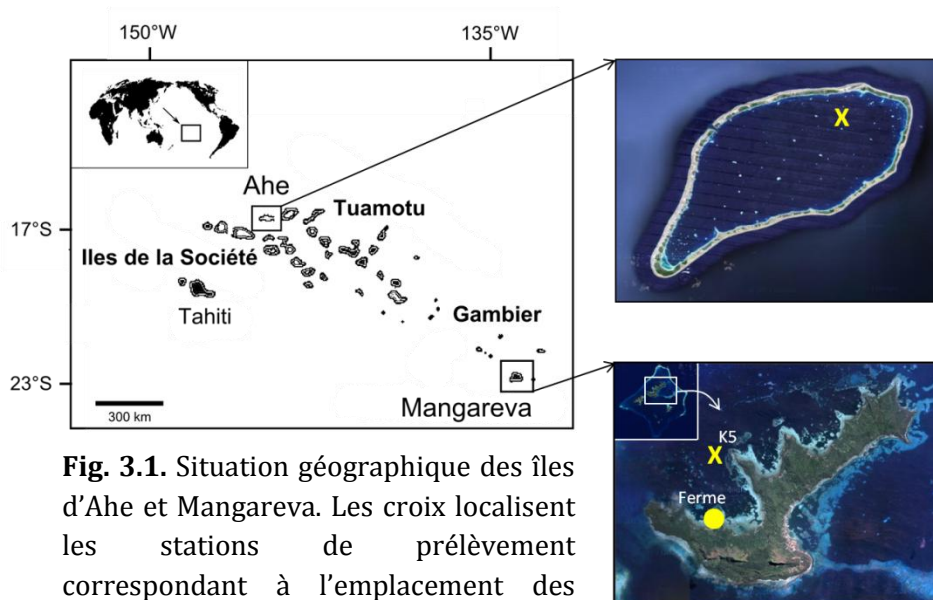
A notre connaissance, l'analyse des interactions trophiques entre des bivalves cultivés et leurs épibiontes n'a jamais été réalisée à partir du couplage de ces 2 méthodes.

## Matériels et Méthodes

L'expérimentation principale a consisté en un suivi temporel (20 mois) sur le site de Mangareva dans l'archipel des Gambier, visant à appréhender l'effet de l'accumulation du biofouling sur la nature des interactions trophiques entre les huîtres perlières et les épibiontes filtreurs. Parallèlement à cette expérimentation, des prélèvements ponctuels ont été réalisés dans l'atoll de Ahe, autre site important au regard de la perliculture, et présentant également des niveaux de biofouling élevé.

### Stratégie d'échantillonnage

L'île haute de Mangareva se situe dans l'archipel des Gambier, à 1700 km au sud-est de l'île de Tahiti (Fig. 3.1). Elle est l'île principale de l'archipel qui en compte 14 au total, réparties dans un lagon de 500 km<sup>2</sup> largement ouvert sur l'océan. L'activité perlicole y est très développée. En 2011, 102 fermes perlières étaient recensées, réparties sur une surface de 1260 hectares (Talvard 2011). Le site étudié se trouve dans la baie de Gatavake, au niveau de la partie Ouest de l'île (Fig. 3.1). En novembre 2011, 2 lots expérimentaux d'huîtres perlières de 2 ans ont été installés sur une filière (station K5, Fig. 3.1) à une profondeur de 7 m, dans des filets « kangourou ». Un des 2 lots a été nettoyé tous les 3 mois, comme pratiqué usuellement dans les fermes perlières, alors que le second lot n'a jamais été nettoyé pendant le déroulement de l'expérience, permettant l'installation d'une communauté d'épibiontes sur les huîtres perlières et les filets. Ces 2 lots sont référencés par la suite comme PO (huîtres perlières nettoyées) et POBC (huîtres perlières et communautés du biofouling).



**Fig. 3.1.** Situation géographique des îles d'Ahe et Mangareva. Les croix localisent les stations de prélèvement correspondant à l'emplacement des filières d'huîtres perlières.

Trois échantillonnages ont été réalisés selon le calendrier du Tableau 3.1. Suite à une erreur dans le planning de nettoyage de la ferme, le lot POBC a été nettoyé en juillet 2013, stoppant le développement du biofouling après 20 mois. A cette date, un filet d'huîtres perlières de chaque lot PO et POBC a été envoyé au laboratoire par avion pour permettre une analyse isotopique des organismes. Pour toutes les autres dates, les sources potentielles de nourriture des huîtres perlières et des ascidies ont été également échantillonnées, en même temps qu'ont été réalisées des expériences visant à caractériser l'alimentation des ascidies. Les 2 espèces d'ascidies étudiées sont *Didemnum* sp. (coloniale) et *Herdmania momus* (solitaire), toutes 2 présentes en grande quantité sur les filets.

Les prélèvements sur le site de Ahe dans l'archipel des Tuamotu (Fig. 3.1) ont été réalisés en mai 2013. Cet atoll semi-fermé est éloigné de l'île de Mangareva de plus de 8° de latitude vers le nord. Une passe active est localisée vers le nord-ouest de la couronne récifale et environ 11% de la surface du lagon est occupée par des concessions d'élevage. Les organismes prélevés sur ce site pour les analyses isotopiques provenaient d'une ferme perlière dans le nord de l'atoll (Fig. 3.1), dans laquelle les huîtres perlières sont suspendues en chapelet et nettoyées tous les 3 à 6 mois par le perliculteur.

**Tableau 3.1.** Dates d'échantillonnage et durée de colonisation (mois) du lot jamais nettoyé (POBC) sur le site de Mangareva.

Date	Novembre 2011	Mai 2012	Novembre 2012	Juillet 2013	Octobre 2013
Durée de colonisation	T0	6	12	20	3

### Caractérisation du biofouling

Le développement du biofouling à Mangareva a été quantifié entre novembre 2011 et novembre 2012 (lot POBC). Les épibiontes ont été récoltés et identifiés afin de calculer un poids d'épibiontes par filet, et des photographies ont permis d'estimer la surface de recouvrement des filets par *Didemnum* sp. à l'aide du logiciel ImageJ®.

Les huîtres perlières prélevées à Ahe étaient issues d'un lot non nettoyé depuis 4 mois (POBC). Les épibiontes ont été identifiés et le poids total estimé pour un chapelet comprenant 12 huîtres perlières.

### Analyse des isotopes stables

Pour les analyses isotopiques, 5 à 10 huîtres perlières de chacun des 2 lots (PO et POBC) ont été collectées à chaque échantillonnage et sur chaque site, ainsi que selon leur abondance sur les filets, 10 à 15 *H. momus* et plusieurs colonies de *Didemnum* sp., répartis en 3 échantillons. Après rinçage à l'eau de mer filtrée (0.2 µm), les tissus ont été congelés avant d'être lyophilisés.

Dans les lagons polynésiens, la matière organique particulaire en suspension (MOP) est la principale source de nourriture disponible pour les huîtres perlières et les ascidies. Les échantillonnages des sources ont été réalisés au niveau de la station K5 où se situait notre filière expérimentale à Mangareva et dans le nord de l'atoll d'Ahe (Fig. 3.1). Afin d'identifier la contribution du plancton en fonction de sa taille au bol alimentaire des huîtres perlières et des ascidies, 2 fractions de MOP ont été échantillonnées. La MOP > 20µm a été prélevée au filet à plancton. Après avoir écarté la MOP > 80 µm, la matière a été récoltée sur des filtres GF/F précalcinés (4 h à 500°C). Pour la fraction < 20 µm, 20 l d'eau de mer ont été prélevés à l'aide

d'une bouteille Niskin, préfiltrés à 20 µm et enfin filtrés sur GF/F. Cette fraction correspond donc au plancton d'une taille comprise entre 0.7 µm et 20 µm. Les prélèvements d'eau ont été réalisés entre 10 et 15 m, correspondant à la profondeur à laquelle sont déployées les filières d'huîtres perlières. Trois répliquats ont été récoltés pour chacune des fractions, et les filtres ont été congelés avant d'être lyophilisés.

Pour les analyses isotopiques, une masse d'échantillon de 1 à 5 mg a été placée dans une capsule en étain puis acidifiée avec 100 µl d'acide sulfurique 0.25N afin d'éliminer toute trace de carbone inorganique. L'échantillon était ensuite séché à 60°C. La détermination de la composition isotopique  $\delta^{15}\text{N}$  et  $\delta^{13}\text{C}$  a été réalisée avec un spectromètre de masse INTEGRA CN (Sercon) assurant une combustion des échantillons à 1000°C. La valeur du ratio isotopique est calculée selon la formule  $\delta X = [(R_{\text{échantillon}}/R_{\text{standard}}) - 1] \times 10^3$ , avec  $X = {}^{13}\text{C}$  ou  ${}^{15}\text{N}$ , et  $R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$  ou  ${}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}$ . Elle est exprimée en ‰ par rapport à des standards internationaux, le  $\text{N}_2$  atmosphérique pour l'azote et un standard artificiel, le Vienna-Pee Dee Belemnite (V-PDB) pour le carbone. Deux standards organiques ont été utilisés pour calibrer l'appareil tous les 10 échantillons : glycine ( $\delta^{15}\text{N} = 2.2\text{‰}$ , et  $\delta^{13}\text{C} = -44\text{‰}$ ) et caséine ( $\delta^{15}\text{N} = 6\text{‰}$ , et  $\delta^{13}\text{C} = -25\text{‰}$ ). Des références certifiées (NIST-certified IAEA) permettent de valider la calibration (caséine :  $\delta^{15}\text{N} = 6\text{‰}$ , et  $\delta^{13}\text{C} = -25.3\text{‰}$  ; caféine :  $\delta^{15}\text{N} = 1\text{‰}$ , et  $\delta^{13}\text{C} = -27.8\text{‰}$  ; acide glutamique :  $\delta^{15}\text{N} = -4.6\text{‰}$ , et  $\delta^{13}\text{C} = -26.4\text{‰}$ .) La précision obtenue sur des répliquats est de 0.3‰ pour l'azote et de 0.2‰ pour le carbone. Les pourcentages de carbone (%C) et d'azote (%N) ont été obtenus en même temps que les valeurs isotopiques et ont servi à calculer le ratio C/N des échantillons.

Les quantités de matière recueillies sur les filtres ont été utilisées pour calculer les quantités de carbone et d'azote particulaire (COP et NOP) dans la colonne d'eau, en fonction du volume filtré à chaque échantillonnage.

L'effet du temps et du traitement (PO vs POBC) ou du type d'organisme (huîtres perlières vs épibiontes) sur la signature isotopique en C et N a été testée statistiquement par ANOVA. La normalité des données a été vérifiée avec le test de Shapiro et l'homogénéité des variances par le test de Bartlett. La distribution des résidus a été vérifiée graphiquement. En cas de différence significative, le test de comparaison multiple de Tukey (Tukey HSD) a été utilisé pour explorer les différences entre les moyennes.

### **Expériences de filtration en mésocosme**

Parallèlement aux prélèvements pour les analyses isotopiques, des expériences ont été réalisées à Mangareva ayant pour objectif de donner des premières indications sur la consommation de différents types de phytoplancton par les ascidies. Les ascidies ont été prélevées directement au



niveau de la filière expérimentale, lors des 3 échantillonnages. Lors des expériences, les ascidies étaient placées dans des mésocosmes de 1 à 2 litres d'eau de mer directement prélevée dans le milieu. Les conditions d'expérience ont donc reflété pour chaque date, les conditions nutritionnelles du milieu naturel. Pour chaque expérience, un mésocosme contrôle, sans organisme, a été utilisé afin de suivre les variations naturelles de la concentration en phytoplancton (Coughlan 1969). Les mésocosmes étaient ouverts, permettant de prévenir un appauvrissement en oxygène et de créer un léger courant d'eau. Pendant 30 min à 1 h, la concentration en phytoplancton était suivie dans chaque mésocosme en prélevant 5 ml à intervalle de 15 min, permettant ainsi d'estimer la consommation par les ascidies au cours du temps. Les échantillons étaient fixés au formol à une concentration finale de 1% et conservés au frais avant les analyses, réalisées au plus tard dans la demi-heure suivant le prélèvement.

Les concentrations en phytoplancton ont été déterminées par cytométrie en flux, permettant d'isoler plusieurs populations simultanément dans un seul échantillon. L'appareil utilisé est un cytomètre CyFlow®SL (Partec) équipé d'un laser argon 488 nm. Les analyses ont été effectuées en déclenchant le signal de fluorescence rouge (chlorophylle-*a*) afin d'écarter les détritiques. L'analyse des procaryotes hétérotrophes qui nécessite des marquages fluorescents n'a pas pu être réalisée. Avant chaque expérience, l'appareil a été calibré en utilisant des billes fluorescentes de 3 µm (Partec, Europe), permettant la comparaison des différentes populations phytoplanctoniques. Les cellules phytoplanctoniques ont été discriminées et énumérées selon leur propriétés à diffuser la lumière à angle droit (FSC, fonction de la taille des cellules), angle latéral (SSC, plus ou moins fonction de la taille) et selon leur fluorescence orange (560-620 nm) et rouge (>670 nm), liées aux pigments phycoérythrine (FL3) et chlorophylle (FL3) respectivement. La concentration des différentes populations distinguées a été calculée avec le système intégré de comptage volumétrique absolu (logiciel FloMax®).

Les *clearance rates* (CR) des ascidies ont été calculés selon la méthode de Coughlan (1969) et standardisés en divisant par le poids humide des organismes. L'efficacité des ascidies à retenir les différents types de particules (efficacité de rétention, ER) a été calculée en faisant la différence entre la concentration initiale (C0) et finale (Ct) dans les mésocosmes :

$$ER (\%) = 100 \times \frac{C0 - Ct}{C0}.$$

La quantité de carbone ingérée par les ascidies pour chaque type de population phytoplanctonique a été calculée en multipliant CR par la quantité de carbone contenue dans chaque type de cellules et selon les concentrations dans le milieu des différentes populations. Les teneurs en carbone des différents types de plancton sont issues de l'étude de Dupuy et al.

(2009) :  $1.2 \times 10^{-7} \mu\text{g C cell}^{-1}$  pour les cyanobactéries,  $8.4 \times 10^{-7} \mu\text{g C cell}^{-1}$  pour le picophytoplancton et  $4.7 \times 10^{-6} \mu\text{g C cell}^{-1}$  pour le nanophytoplancton. La rétention de carbone des différents types de plancton a ensuite été exprimée en pourcentage, donnant ainsi une vision de l'apport relatif en carbone des différentes populations phytoplanctoniques au régime alimentaire des ascidies.

## Résultats

### Développement du biofouling

La composition des communautés épibiontes observées sur les filets à Mangareva a montré une évolution temporelle (Fig. 3.2). La colonisation initiale a été marquée par l'installation de l'ascidie coloniale *Didemnum* sp. recouvrant les filets ainsi que les coquilles des huîtres perlières (Fig. 3.2). Le recouvrement a atteint 57% de la surface totale du filet au bout de 6 mois puis a régressé jusqu'à 24% de recouvrement au bout d'un an. Au-delà d'un an de colonisation *Didemnum* sp. a presque totalement disparu des filets, ne permettant pas d'échantillonnage. *Didemnum* sp. a été progressivement remplacé par l'ascidie solitaire *H. momus*. Après 6 mois de colonisation (novembre 2011 → mai 2012), le poids d'épibiontes sur un filet était de 800 g. Au bout d'un an de colonisation, ce poids a atteint 980 g soit une accumulation de 180 g en 6 mois (mai 2012 → novembre 2012).

A Ahe, les assemblages étaient dominés par de petits bivalves (*Pinctada maculata*, *Isognomon* sp., *Saccostrea* sp.). Des ascidies solitaires étaient également présentes (*H. momus*), en revanche *Didemnum* sp. n'a été que peu observé. Le poids d'épibiontes après 4 mois de colonisation sur 12 huîtres perlières (équivalent à 1 filet à Mangareva) était de 410 g environ.



**Fig. 3.2.** Évolution de la colonisation sur les filets d'huîtres perlières colonisées (POBC). Les nombres indiquent la durée de colonisation finale pour chaque date d'échantillonnage.

### Ratios isotopiques

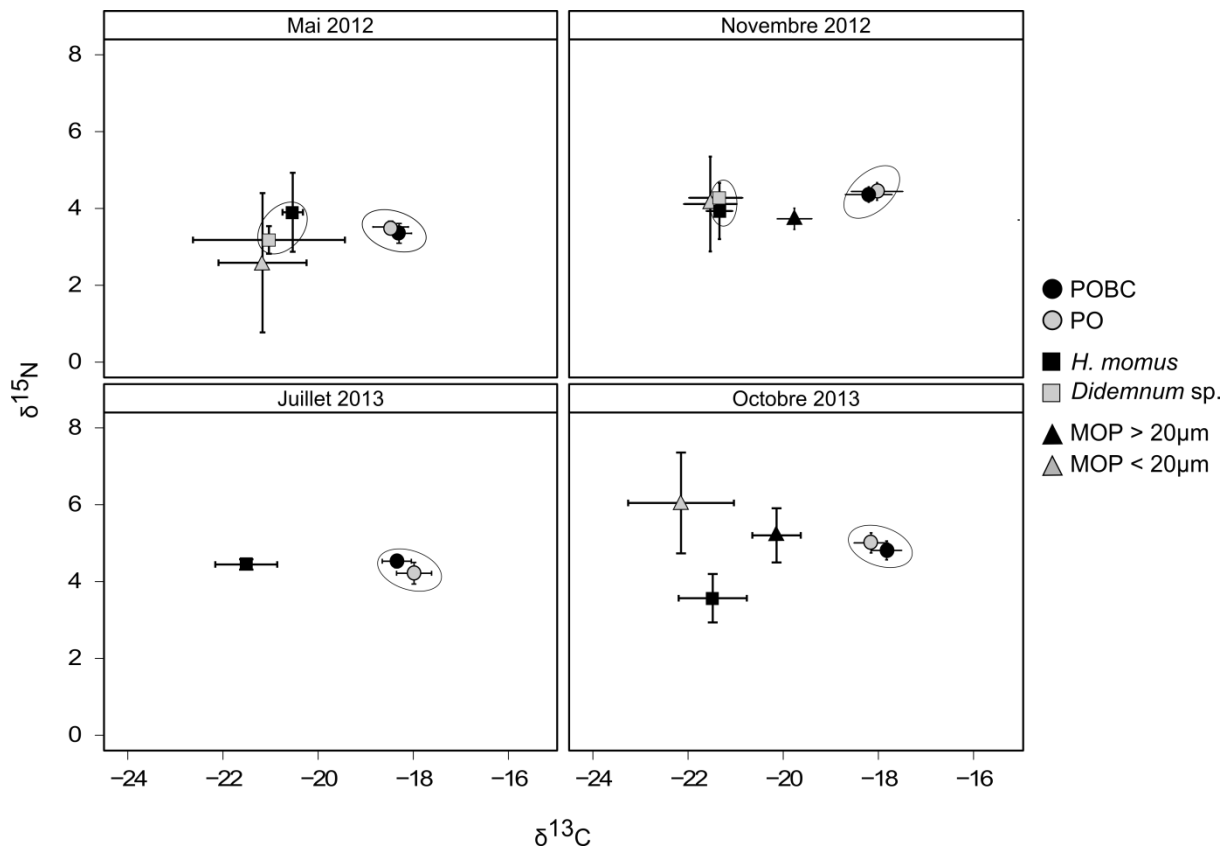
Les ratios C/N des 2 fractions de MOP varient entre 5 et 7, pour les 2 sites (Tableau 3.2). La fraction < 20 $\mu$ m représente toujours plus de 95% de la quantité de MOP totale (COP et NOP). Le mois d'octobre 2013 aux Gambier est marqué par une augmentation de la quantité COP et de NOP, multipliée par 2 pour la fraction < 20 $\mu$ m et par 3 pour la fraction > 20 $\mu$ m, par rapport à novembre 2012. Les concentrations de matière sont 3 à 4 fois plus importantes à Ahe qu'aux Gambier pour la fraction > 20 $\mu$ m.

**Tableau 3.2.** Informations sur les sources de nourriture dans le milieu. Carbone et azote organique particulaire (COP et NOP en  $\mu$ g l<sup>-1</sup>) et ratio carbone/azote (C/N) pour les 2 fractions de matière organique particulaire (MOP) sur les 2 sites et aux différentes dates (n = 3).

Site	Date	MOP < 20 $\mu$ m			MOP > 20 $\mu$ m		
		NOP	COP	C/N	NOP	COP	C/N
Gambier	Mai 2012	7.85 $\pm$ 0.023	36.15 $\pm$ 6.66	6.12 $\pm$ 1.03		-	
	Novembre 2012	5.71 $\pm$ 2.62	32.42 $\pm$ 10.81	6.97 $\pm$ 1.14	0.023 $\pm$ 0.01	0.11 $\pm$ 0.01	5.86 $\pm$ 1.12
	Octobre 2013	10.69 $\pm$ 3.46	62.08 $\pm$ 17.45	6.58 $\pm$ 0.66	0.06 $\pm$ 0.03	0.35 $\pm$ 0.15	6.24 $\pm$ 0.56
Ahe	Mai 2013	7.98 $\pm$ 1.5	47.63 $\pm$ 13.98	6.87 $\pm$ 0.78	0.25 $\pm$ 0.15	1.12 $\pm$ 0.71	5.26 $\pm$ 0.37

La signature isotopique des huîtres perlières et des ascidies montre une relative stabilité au cours du temps, avec une variabilité interspécifique plus importante que la variabilité intraspécifique (Fig. 3.3, Tableau 3.3). Les huîtres perlières ont une signature en azote qui varie entre 3.5 et 5.5‰ et une signature en carbone de l'ordre de -18‰. Les ascidies sont appauvries en carbone par rapport aux huîtres perlières avec une signature  $\delta^{13}\text{C}$  d'environ -21‰ ; leur signature  $\delta^{15}\text{N}$  varie entre 3‰ et 4‰. La fraction de la MOP > 20 $\mu$ m est enrichie en carbone-13 par rapport à la fraction MOP < 20 $\mu$ m. Pour les 4 dates d'échantillonnage, la signature des groupes POBC et PO n'a pas montré de différence significative ni pour le carbone, ni pour l'azote (Tableau 3.4). Pour ces 2 groupes, la signature en  $\delta^{13}\text{C}$  ne varie pas au cours du temps, alors que celle en  $\delta^{15}\text{N}$  évolue significativement avec la saison (Tukey HSD : octobre > novembre > mai).

A chacune des dates, les huîtres perlières sont significativement enrichies en carbone par rapport aux 2 espèces d'ascidies (Tableau 3.5). Leur signature en  $\delta^{15}\text{N}$  est en revanche identique pour une même date, sauf en octobre 2013 où les huîtres perlières sont enrichies en azote par rapport aux ascidies (Tukey HSD).



**Fig. 3.3.** Ratios isotopiques moyens ( $\delta^{15}\text{N}$  vs  $\delta^{13}\text{C}$  en ‰) des huîtres perlières, des ascidies et de leurs sources de nourriture potentielles, aux Gambier. Les barres d'erreurs représentent l'écart-type (MOP :  $n = 3$  ; POBC & PO :  $n = 5$  ; *H. momus* & *Didemnum* sp.  $n = 3$ ). Les groupes d'organismes pour lesquels les signatures ( $\delta^{15}\text{N}$  et  $\delta^{13}\text{C}$ ) ne sont pas statistiquement différentes sont entourés.

**Tableau 3.3.** Signatures  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  de la matière organique particulaire (MOP) par classe de taille et des organismes échantillonnés aux Gambier aux différentes dates (MOP :  $n = 3$  ; POBC & PO :  $n = 5$  ; *H. momus* & *Didemnum* sp.:  $n = 3$ ).

	Mai 2012		Novembre 2012		Juillet 2013		Octobre 2013	
	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
<b>MOP &gt; 20<math>\mu\text{m}</math></b>			-19.74±0.35	3.66±0.36			-20.03±0.65	5.23±0.72
<b>MOP &lt; 20<math>\mu\text{m}</math></b>	-21.14±0.65	2.94±1.77	-21.6±0.65	3.76±1.24			-22.13±0.82	6.15±0.78
<b>POBC</b>	-18.27±0.24	3.37±0.24	-18.14±0.46	4.43±0.26	-18.28±0.28	4.63±0.2	-17.84±0.3	4.75±0.32
<b>PO</b>	-18.43±0.34	3.59±0.20	-17.97±0.51	4.53±0.3	-17.94±0.34	4.22±0.24	-18.14±0.34	5.01±0.34
<b><i>H. momus</i></b>	-20.53±0.21	3.9±1.03	-21.34±0.27	3.93±0.73	-21.51±0.65	4.45±0.13	-21.48±0.72	3.57±0.63
<b><i>Didemnum</i> sp.</b>	-21.03±1.6	3.18±0.36	-21.42±0.56	4.28±0.02				

**Tableau 3.4.** ANOVA testant l'effet du traitement (POBC vs PO), du temps (date) et de l'interaction des 2, sur la signature isotopique des huîtres perlières en carbone et en azote aux Gambier.

Source de variation	df	$\delta^{13}\text{C}$			$\delta^{15}\text{N}$		
		MS	F	Pr(>F)	MS	F	Pr(>F)
Traitement	3	0.22	1.74	0.167	0.06	0.83	0.484
Date	3	0.36	2.86	<0.05	6.60	81.36	<0.001
Traitement * date	2	0.29	2.27	0.111	5.45	5.45	<0.001
Résidus	68	0.13			0.08		

**Tableau 3.5.** ANOVA testant l'effet du lot (huître perlière vs épibiontes), du temps (date) et de l'interaction des 2, sur la signature isotopique en carbone et en azote aux Gambier.

Source de variation	df	$\delta^{13}\text{C}$			$\delta^{15}\text{N}$		
		MS	F	Pr(>F)	MS	F	Pr(>F)
Lot	3	2.89	13.43	<0.001	14.27	23.82	<0.001
Date	1	177.81	826.93	<0.001	4.44	22.27	<0.001
Lot * date	3	1.05	4.87	<0.05	5.25	8.76	<0.001
Résidus	97	0.21			19.36		

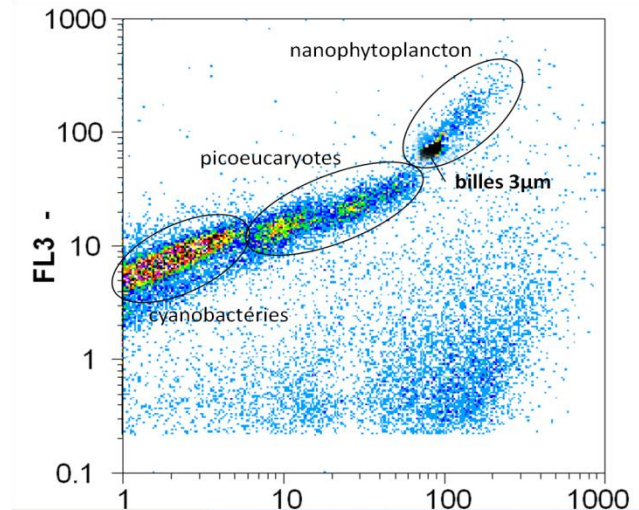
Sur le site d'Ahe, la même tendance qu'à Mangareva est observée entre les huîtres perlières et les ascidies, ces dernières étant appauvries en carbone par rapport aux huîtres perlières (Tableau 3.6). Leurs signatures en  $\delta^{15}\text{N}$  sont en revanche identiques. Toutes les valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  depuis la MOP jusqu'aux huîtres perlières, sont plus élevées à Ahe qu'aux Gambier.

**Tableau 3.6.** Signatures  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  de la matière organique particulaire (MOP) par classe de taille et des organismes échantillonnés à Ahe en mai 2013 (MOP : n = 3 ; *P. margaritifera* : n = 5 ; *H. momus* : n = 3).

	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
<b>MOP &gt; 20<math>\mu\text{m}</math></b>	-20,12 $\pm$ 0,15	9,49 $\pm$ 0,92
<b>MOP &lt; 20<math>\mu\text{m}</math></b>	-21,50 $\pm$ 0,17	8,04 $\pm$ 0,95
<b><i>H. momus</i></b>	-20.15 $\pm$ 0.68	10.53 $\pm$ 0.05
<b><i>P. margaritifera</i></b>	-18.10 $\pm$ 0.69	10.89 $\pm$ 0.55

### Alimentation des ascidies

Trois populations phytoplanctoniques ont été discriminées par la méthode de cytométrie en flux, référencées par la suite en tant que taxon (Fig. 3.4). Parmi le picophytoplancton, les cyanobactéries étaient reconnaissables par leur petite taille (<3  $\mu\text{m}$ ) et leur fluorescence orange (phycoérythrine). Une seconde population de picophytoplancton mais sans signature en fluorescence orange correspond aux picoeucaryotes. Enfin le troisième groupe d'une taille > 3 $\mu\text{m}$  correspond au nanophytoplancton.



**Fig. 3.4.** Cytogramme représentant les 3 taxons de phytoplancton identifiés par cytométrie en flux. FL3 correspond à la fluorescence rouge (chlorophylle) et FSC à la taille des particules. Les billes permettent de situer les tailles des différentes particules.

#### ***Clearance rate (CR) et efficacité de rétention (ER) des ascidies***

En mai et novembre 2012, les ascidies ont retenu les 3 taxons de phytoplancton identifiés avec une efficacité supérieure à 70% (Tableau 3.7). En octobre 2013, ER chez *H. momus* et pour les 3 taxons était plus faible (< 50%). Les efficacités de rétention et CR des ascidies ne varient pas dans le même sens que les concentrations du plancton dans le milieu (Tableau 3.5). Chez *H. momus*, ER et CR sont identiques pour les 3 taxons de phytoplancton, alors que pour *Didemnum* sp. CR est significativement plus faible pour le nanophytoplancton que pour le picophytoplancton (Tukey HSD). Exprimés en gramme de poids humide, les CR pour les 2 espèces d'ascidies sont dans la même gamme de valeur, entre 0.04 et 0.16 l h<sup>-1</sup> g<sup>-1</sup> pour toutes les sources de nourriture confondues.

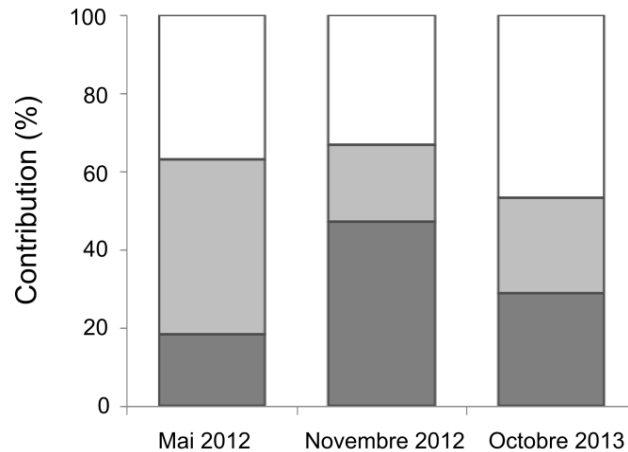
#### ***Origine du carbone ingéré***

Dans le milieu, le picophytoplancton (cyanobactéries + picoeucaryotes) représente environ 60% de la biomasse carbonée du phytoplancton identifié en cytométrie de flux, pour les 3 dates d'échantillonnage (Fig. 3.5). Parmi le picophytoplancton, la contribution des cyanobactéries à la biomasse carbonée double entre mai et novembre 2012, période à laquelle ce taxon représente alors 50% de la biomasse totale (Fig. 3.5).

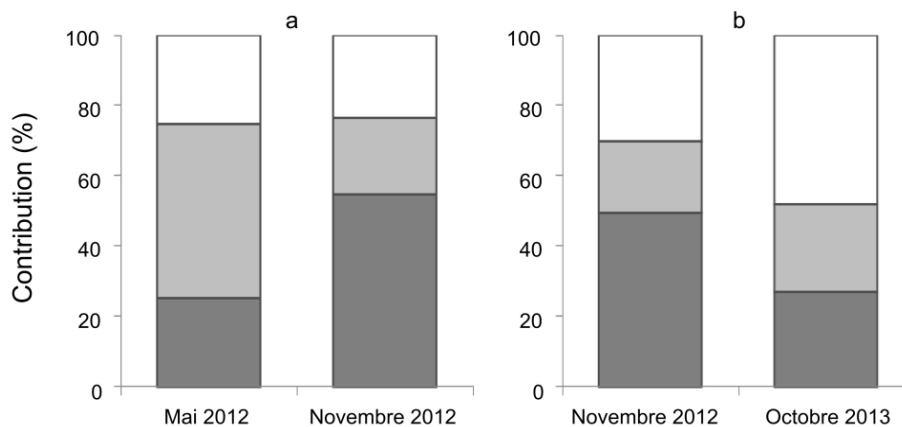
La contribution de chaque taxon phytoplanctonique au carbone ingéré par les ascidies (Fig. 3.6) correspond à la proportion que ces taxons représentent dans le milieu (Fig. 3.5). Ainsi, la contribution des cyanobactéries à la diète de *Didemnum* sp. augmente entre mai et novembre 2012 (Fig. 3.6) de la même façon que sa contribution à la biomasse phytoplanctonique augmente

entre ces 2 dates (Fig. 3.5). La contribution du nanophytoplancton à la diète de *H. momus* augmente entre novembre 2012 et octobre 2013 de la même façon que dans le milieu.

Pour *Didemnum* sp., le picophytoplancton représente toujours 80% du carbone ingéré alors que pour *H. momus*, le nanophytoplancton peut contribuer jusqu'à 50% de son régime alimentaire (octobre 2013).



**Figure 3.5.** Proportion relative des 3 taxons de phytoplancton (-●-cyanobactéries; -●-picoeucaryotes; -●-nanophytoplancton) en terme de biomasse carbonée dans le milieu pour les 3 dates d'expérience.



**Figure 3.6.** Contribution relative des 3 sources de carbone (-●-cyanobactéries; -●-picoeucaryotes; -●-nanophytoplancton) au régime alimentaire de *Didemnum* sp. (a) et *H. momus* (b), pour chaque date d'expérimentation.

**Tableau 3.7.** Concentration en phytoplancton dans le milieu aux Gambier : Cyano=cyanobactéries ( $10^7$  cell.  $l^{-1}$ ). Pico=picophytoplancton ( $10^7$  cell.  $l^{-1}$ ) et nano=nanophytoplancton ( $10^6$  cell.  $l^{-1}$ ); et filtration des ascidies pour les différents taxons : *clearance rate* (CR en  $l\ h^{-1}\ g^{-1}$ ) et efficacité de rétention (ER en %), pour les différentes dates d'expérience, moyenne  $\pm$  SD.

	Milieu	<i>Didemnum sp.</i>		<i>Herdmania momus</i>	
		CR	ER	CR	ER
<b>Mai 2012</b>					
Cyano	3.92	0.08 $\pm$ 0.02	76.7 $\pm$ 14.82		
Pico	1.35	0.06 $\pm$ 0.02	69.14 $\pm$ 18.37		
Nano	2	0.04 $\pm$ 0.02	70.15 $\pm$ 15.67		
<b>Novembre 2012</b>					
Cyano	6.77	0.12 $\pm$ 0.02	87.06 $\pm$ 14.33	0.16 $\pm$ 0.07	78.42 $\pm$ 15
Pico	0.40	0.11 $\pm$ 0.02	85.16 $\pm$ 16.19	0.16 $\pm$ 0.07	82.58 $\pm$ 12.2
Nano	1.20	0.07 $\pm$ 0.01	84.18 $\pm$ 5.23	0.14 $\pm$ 0.06	79.79 $\pm$ 15.8
<b>Octobre 2013</b>					
Cyano	6.84			0.04 $\pm$ 0.01	48.11 $\pm$ 15.47
Pico	0.83			0.05 $\pm$ 0.02	54.01 $\pm$ 14.43
Nano	2.81			0.05 $\pm$ 0.02	48.98 $\pm$ 11.88

## Discussion

### Variabilité intra/inter spécifique de la signature isotopique

Selon une hypothèse de compétition trophique entre les organismes, l'apparition de compétiteurs peut conduire à la modification du régime alimentaire d'un consommateur (Haken & Batzli 1996, Bolnick et al. 2010). Dans notre étude, l'analyse des ratios isotopiques de l'azote et du carbone des huîtres perlières, en présence ou non de biofouling (PO vs POBC), n'a montré aucune variation intraspécifique des signatures isotopiques, et ce jusqu'à 20 mois de coexistence des organismes. L'installation des communautés d'épibiontes sur les filières ne semble donc pas induire de modification du régime alimentaire des huîtres perlières. Selon la même hypothèse, Yakovis et al. (2012) avaient également observé que le régime alimentaire de la moule *Modiolus modiolus* n'était pas modifié par la présence d'ascidies, indiquant une absence de compétition entre ces organismes. Bien que la majorité des épibiontes qui se développent sur les filières soient des filtreurs et se nourrissent donc dans le compartiment de matière organique particulaire, les interférences pour la nourriture entre ces organismes et les huîtres perlières semblent donc faibles, indiquant une différence au niveau de leur régime alimentaire.

Des animaux qui ont des régimes alimentaires identiques, sont supposés présenter des ratios isotopiques du carbone et de l'azote également identiques (Fry et al. 1987, Riera et al. 2002). Selon les valeurs observées de  $\delta^{15}N$ , il est possible de dire que les huîtres perlières et les ascidies occupent le même niveau trophique. En revanche, la différence constante de leur



signature en  $\delta^{13}\text{C}$  semble confirmer que ces organismes consomment des sources de nourriture différentes et/ou dans des proportions différentes. Quel que soit le site ou la période de l'année, les huîtres perlières ont une signature en  $\delta^{13}\text{C}$  enrichie par rapport aux ascidies. Dans de nombreuses études, les bivalves montrent des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  nettement plus élevées que celles des ascidies (Dubois et al. 2007, Kang et al. 2009, Yakovis et al. 2012). Kang et al. (2009) attribuent ces différences à une utilisation prioritaire du pico et du nanophytoplancton par les ascidies alors que les bivalves (*Crassostrea gigas*) consomment une plus grande quantité de diatomées (dont les  $\delta^{13}\text{C}$  sont plus élevés). Les valeurs différentes de  $\delta^{13}\text{C}$  entre les huîtres perlières et les ascidies, pourrait donc également s'expliquer par des capacités différentes de ces organismes à sélectionner les particules selon leur taille.

### **Origine du carbone ingéré et signature en $\delta^{13}\text{C}$**

L'utilisation de la cytométrie en flux nous a permis de mettre en évidence la contribution de différentes sources de carbone en fonction de la taille des particules, au régime alimentaire des ascidies. La contribution de chaque taxon de plancton au carbone ingéré par les ascidies, varie selon la proportion que ces taxons représentent dans le milieu. D'autre part, l'efficacité de rétention et les *clearance rates* ne montrent pas de différences selon le taxon considéré. Ces résultats indiquent une absence de sélectivité des ascidies pour la nourriture, correspondant aux résultats de la littérature (Stuart & Klump 1984, Ribes et al. 1998).

L'origine du carbone assimilé par un organisme se reflète dans sa signature en isotopes stables du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) (Peterson & Fry 1987). Les petites particules sont généralement appauvries en  $\delta^{13}\text{C}$  comparé aux grosses particules, notamment en raison des différences taxonomiques dans chaque classe de taille (Rau et al. 1990, Rolff 2000). Nos résultats s'accordent avec ces observations puisque la fraction de la MOP > 20  $\mu\text{m}$  est toujours enrichie en carbone par rapport à la fraction < 20  $\mu\text{m}$ . Le fait que la principale source de carbone des ascidies soit le picophytoplancton explique donc leur signature plus faible en  $\delta^{13}\text{C}$  comparativement aux huîtres perlières. Ces dernières ont en effet une efficacité de rétention faible pour les particules < 2  $\mu\text{m}$  alors qu'elles retiennent entre 80% et 100% des particules d'une taille > 5  $\mu\text{m}$  (Loret et al. 2000, Pouvreau et al. 1999) et assimilent des particules jusqu'à 60  $\mu\text{m}$  (Loret et al. 2000). Selon une étude réalisée *in situ* (Fournier et al. 2012a), le nanoplancton constitue 90% du carbone ingéré par les huîtres perlières quand le picoplancton n'est lui, pas assimilé. Selon nos résultats et les valeurs d'enrichissement en  $\delta^{13}\text{C}$  communément admises pour les bivalves (0.8‰ : France & Peters 1997), il semble que la fraction > 20  $\mu\text{m}$  puisse également représenter une part importante des particules consommées par les huîtres perlières, bien qu'elle ne représente qu'environ 10% de la matière organique particulaire totale.

### Variations spatio-temporelles des sources de nourriture des filtreurs

Les valeurs C/N de la MOP observées sur les 2 sites (5.26 à 6.97) indiquent la dominance d'organismes phytoplanctoniques dans le compartiment de matière organique (Savoye et al. 2003). En termes de biomasse carbonée, la matière organique particulaire (MOP) est dominée par des particules d'une taille < 20 µm et notamment du picophytoplancton. Les quantités d'azote et de carbone particulaire enregistrées correspondent aux plus faibles valeurs observées dans plusieurs atolls polynésiens (Charpy et al. 1997). La plupart des atolls étudiés par ces auteurs n'étaient cependant pas exploités pour la perliculture. Les plus faibles concentrations en POC et PON observées à Ahe et Mangareva peuvent donc être dues à une consommation importante par les huîtres perlières en culture.

Les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  des filtreurs ne montrent pas de différence entre les 2 sites alors que la signature en  $\delta^{15}\text{N}$  de la MOP, des huîtres perlières et des ascidies est nettement supérieure à Ahe. Ces différences entre les 2 systèmes pourraient être liées d'une part à leur éloignement géographique (plus de 8° de latitude) et d'autre part à leurs différences géomorphologiques, au temps de résidence des eaux dans le lagon et aux processus de recyclage interne de la matière, notamment de l'azote. En effet, une différence de signature en  $\delta^{15}\text{N}$  de la MOP traduit une utilisation différente de l'azote à la base du réseau trophique par les producteurs primaires, liée à l'origine de l'azote et/ou à une différence de composition de la matière organique particulaire (Lourey et al. 2003, Sigman et al. 2005). La signature plus élevée en  $\delta^{15}\text{N}$  à Ahe pourrait donc traduire une utilisation par le phytoplancton, d'azote issu de la reminéralisation benthique ( $\text{NO}_3^-$ ), ou encore la présence de nombreuses particules détritiques dans le pool de matière organique (*eg* pelotes fécales). Une reminéralisation importante de la matière organique au niveau du sédiment a effectivement été mesurée à Ahe au niveau des élevages, contribuant à fournir des nitrates au système pélagique (Gaertner-Mazouni et al. 2012). Pagano et al. (2012) ont également mis en évidence l'importance des détritiques (pelotes fécales, flocons organiques etc.) et de la boucle microbienne dans le réseau trophique du lagon d'Ahe. Ces éléments pourraient illustrer une importante remise en suspension du biofilm microbien (Saint-Béat et al. sous presse). Aucune information n'étant disponible concernant ces processus pour le lagon de Mangareva (*eg* paramètres physico-chimiques, composition de la MOP), il est cependant difficile de confirmer ces hypothèses.

La relative stabilité de la signature de la MOP sur le site de Mangareva pendant la durée de l'expérimentation indique des conditions trophiques relativement stables sur un cycle annuel. Les lagons de Polynésie présentent en général des conditions hydrologiques relativement stables et homogènes avec peu de variations saisonnières (Torréton & Dufour 1996, Delesalle et al. 2001). Il est cependant intéressant de noter l'augmentation de la signature

en  $\delta^{15}\text{N}$  au mois d'octobre 2013, dont les valeurs approchent alors celles observées à Ahe. Cette augmentation de la signature en  $\delta^{15}\text{N}$  coïncide avec une augmentation des quantités de carbone et d'azote particulaire dans la colonne d'eau, traduisant donc un enrichissement du milieu à cette période. Les épisodes de bloom en milieu tempéré sont marqués par un enrichissement progressif du phytoplancton en  $^{15}\text{N}$  (donc de sa signature  $\delta^{15}\text{N}$ ) au fur et à mesure que le stock de nutriments diminue dans la colonne d'eau (Savoie et al. 2003). Ceci s'accompagne également d'une accumulation d'azote lourd issu des pelotes fécales du zooplancton dans la matière particulaire. Ces processus pourraient expliquer l'augmentation de la valeur de  $\delta^{15}\text{N}$  observée au Gambier en octobre 2013, suite à un enrichissement du milieu. Aucune information n'est malheureusement disponible sur la composition de la matière particulaire pendant la période du suivi. D'importantes quantités de zooplancton (copépodes) ont cependant été observées lors des prélèvements en octobre 2013 (comm. pers.), ce qui suggère effectivement un développement de ces communautés.

### **Conclusion**

L'ensemble des résultats obtenus au cours de cette étude tend à démontrer que la présence d'épibiontes associés aux huîtres perlières ne limite pas l'accès à la ressource trophique pour ces dernières, malgré un chevauchement de leurs régimes alimentaires. Ce type d'interaction neutre entre des bivalves cultivés et différents filtreurs a également été démontré dans d'autres écosystèmes (Decottignies et al. 2007, Dubois et al. 2007, Lefebvre et al. 2009) et tient principalement à des capacités différentes de ces organismes à capturer la nourriture (Kang et al. 2009, Yakovis et al. 2012).

## Synthèse de la partie

Les 2 études présentées dans cette partie avaient pour objectif d'estimer l'impact du développement du biofouling sur les fonctions de croissance et de reproduction des huîtres perlières, à partir de mesures directes, et en déterminant la nature des relations trophiques au sein des assemblages de filtreurs en élevage. Les résultats de ces travaux complémentaires permettent d'arriver à une même conclusion : il n'y a pas de compétition trophique entre les huîtres perlières et les épibiontes que nous avons étudiés, dans les conditions expérimentales retenues.

Sur 2 sites différents, le suivi *in situ* de la croissance de lots d'huîtres perlières, soumis à des nettoyages réguliers (PO) ou colonisés par des épibiontes (POBC) a montré des résultats identiques (**Chapitre 2**). Malgré un développement important du biofouling sur les structures (les épibiontes pouvant représenter jusqu'à 60% du poids des huîtres perlières sur les filets à Mangareva), des huîtres perlières non nettoyées pendant plus d'un an présentent les mêmes performances de croissance que des huîtres perlières nettoyées tous les 3 mois. Pour les 2 sites étudiés (Tahiti et Mangareva), les taux de croissances coquillers observés (DVM : 24 à 30 mm an<sup>-1</sup>) sont comparables à ceux obtenus lors d'études antérieures sur les mêmes sites (Pouvreau & Prasil 2001, Le Moullac et al. 2012). Au cours des 2 suivis, le taux de mortalité est resté faible (< 5%) et était identique entre les différents lots d'huîtres perlières (POBC vs PO). La présence d'épibiontes sur les structures d'élevages ne semble donc pas induire une diminution de l'accès à la ressource pour les huîtres perlières, ni *via* des relations de compétition trophique, ni par une diminution de la circulation du courant d'eau (« gène mécanique »). L'ensemble de ces résultats vient compléter la liste des différents travaux cités dans le Chapitre 1, qui révélaient un effet neutre du biofouling sur la croissance et/ou la survie de bivalves cultivés, dans d'autres écosystèmes, remettant notamment en question la notion de compétition trophique au sein des assemblages de filtreurs en élevage.

Cette étude rapporte également les premiers résultats concernant l'effet du biofouling sur la reproduction des huîtres perlières. Comme pour la croissance, aucun effet significatif du biofouling n'a été observé sur l'indice de développement gonadique (GDI) ou sur l'évolution des stades de reproduction. Les principaux facteurs qui ont influencé la reproduction sont la température mais plus particulièrement la quantité de chlorophylle-*a*, comme l'avaient observé Pouvreau et al. (2000b) et Fournier et al. (2012b). Pendant les périodes de forte disponibilité de la ressource trophique, la gonade se développe dans la masse viscérale jusqu'à atteindre son « état de remplissage » maximum, provoquant la libération des gamètes (Fournier et al. 2012b).

Ces observations confirment que des huîtres perlières colonisées ont eu le même accès à la nourriture que des huîtres perlières régulièrement nettoyées. En revanche, l'étude du sex-ratio a montré des résultats inattendus. Le taux de femelles observé pendant le déroulement de l'étude (5%) est typique des résultats obtenus pour des huîtres perlières de cette classe d'âge (2-3 ans) (Chavez-Villalba et al. 2011). En revanche, bien que non significatif statistiquement, ce rapport est déséquilibré entre les 2 groupes avec 2 fois plus de femelles observées dans le groupe POBC (6%) que dans le groupe PO (3%) pour l'ensemble de la période. Le passage du sexe male au sexe femelle est conditionné (entre-autres) par l'état de stress des animaux (Thielley 1993). L'hypothèse proposée est alors que les manipulations répétées pour le nettoyage du lot PO (tous les 3 mois : sortie de l'eau, transport et manutention pour le nettoyage, remise à l'eau) ont engendré un stress, prévenant l'apparition de femelles dans ce groupe comparativement au groupe POBC qui n'a pas été manipulé pendant toute la durée du suivi. Ces observations restent à confirmer avec une population plus âgée, permettant l'observation de plus d'individus femelles.

Les travaux présentés dans le **Chapitre 3** permettent d'apporter des explications concernant les relations trophiques au sein des assemblages de filtreurs et l'utilisation de la nourriture par les huîtres perlières et certains épibiontes. Les huîtres perlières et les ascidies ont montré des signatures en  $\delta^{15}\text{N}$  identiques, révélant que ces organismes occupent le même niveau trophique, se nourrissant dans le compartiment planctonique au sein de la colonne d'eau. En revanche, les différences observées de leur signature en  $\delta^{13}\text{C}$  indiquent que parmi le plancton, différentes particules sont assimilées par les huîtres perlières et les ascidies, dans des proportions différentes. L'ensemble des résultats de la littérature sur la filtration de l'huître perlière indique que sa principale source de nourriture est constituée par des organismes d'une taille  $> 2 \mu\text{m}$  (nanoplancton principalement) (Pouvreau et al. 1999, Loret et al. 2000, Fournier et al. 2012a). Les ascidies en revanche, possèdent un système de filtration qui leur permet de retenir les particules de petite taille, qui peuvent donc représenter une part importante de leur alimentation. Les particules filtrées sont incorporées dans un mucus sécrété au niveau de la corbeille pharyngienne, ce qui permet aux ascidies de piéger puis d'ingérer facilement des particules de très petite taille, notamment le picophytoplancton (Petersen 2007, Ribes et al. 1998). Ce système de filtration et l'absence de sélectivité des ascidies pour la nourriture observée dans notre étude, explique que la composition de leur bol alimentaire reflète la composition en phytoplancton du milieu. Ainsi pour *H. momus* et *Didemnum* sp., le picophytoplancton représente toujours entre 50 et 80% du carbone ingéré, suivant sa concentration dans le milieu. Ceci traduit la signature en  $\delta^{13}\text{C}$  plus faible des ascidies (-21‰ en moyenne) comparativement aux huîtres perlières (-18‰ en moyenne). Ponctuellement, le

nanophytoplancton peut néanmoins représenter une proportion importante du carbone ingéré par les ascidies (50%). Ce chevauchement de régime alimentaire avec les huîtres perlières pourrait représenter un risque de compétition si le nanoplancton était limitant dans le milieu. Toutefois, l'efficacité de filtration des ascidies mesurée dans nos expériences (CR maximum de  $0.16 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$  poids humide), reste largement inférieure à celle des huîtres perlières pour lesquelles celle-ci exprimée en poids de chair humide peut aller jusqu'à  $28 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ , pour une huître perlière de 2 ans en conditions naturelles (Fournier et al. 2012a). Cette efficacité de filtration supérieure des huîtres perlières leur confère un avantage compétitif par rapport aux ascidies.

Finalement, la présence de communautés d'épibiontes diversifiées sur les structures d'élevage à Mangareva, n'ayant pas entraîné de modification du régime alimentaire des huîtres perlières, il semble donc que la ressource trophique ne soit pas limitante et qu'il n'y ait donc pas de réel problème de compétition trophique entre les huîtres perlières et les différents épibiontes étudiés. Ce résultat vient confirmer les observations faites par Addessi (1999) et Niquil et al. (2001) concernant le lagon de Takapoto, qui révélaient que dans l'état des stocks de bivalves (huîtres perlières et autres bivalves), il n'y avait pas de problème de dépassement de la capacité trophique du lagon.

---

**PARTIE III. Interactions entre les assemblages de filtreurs en élevage  
et l'environnement**

---

## Introduction

Dans la partie précédente, les interactions entre les huîtres perlières et les épibiontes ont été étudiées à l'échelle des populations. La nature des relations trophiques au sein des assemblages de filtreurs, ainsi que les conséquences pour la croissance et la reproduction des huîtres perlières ont été décrites. Dans cette troisième partie, les interactions sont abordées à une échelle écosystémique. Il s'agit ainsi de décrire l'influence potentielle des élevages, considérés dans leur intégralité (huîtres perlières en élevage et biofouling associé), sur le fonctionnement général de l'écosystème lagonaire, en s'intéressant aux flux de matières entre les différents compartiments (colonne d'eau — filtreurs en élevage — sédiments).

Suite au développement de la perliculture dans les lagons, plusieurs auteurs se sont intéressés au fonctionnement de l'écosystème planctonique, utilisant des approches de modélisation (Niquil et al. 1998, 1999, Sakka et al. 2002). Ces premières études se sont seulement intéressées aux communautés planctoniques, sans toutefois prendre en compte l'effet des huîtres perlières. Par la suite, Niquil et al. (2001) ont intégré un compartiment « filtreurs » (huîtres perlières et bivalves benthiques) dans leur modèle, afin de décrire le réseau trophique dans son ensemble et d'estimer la capacité de charge du lagon de Takapoto. Ces auteurs n'ont toutefois considéré que le contrôle négatif exercé par les élevages sur le compartiment planctonique, *via* la pression de prédation (effet *top-down*). En revanche, l'effet potentiel du métabolisme des huîtres perlières sur la disponibilité des nutriments aux abords des filières, *via* l'excrétion dissoute ou encore indirectement *via* la reminéralisation benthique des biodépôts (effet *bottom-up*), n'a jamais été pris en compte. Or, de nombreux travaux s'accordent sur le fait que ces processus peuvent contribuer de manière significative à la dynamique des flux de matière particulaire ou dissoute à l'échelle de l'écosystème (Cranford et al. 2003, Newell 2004, Richard et al. 2006, Dumbauld et al. 2009). Dans les lagons de Polynésie où la production primaire est principalement limitée par l'azote (Dufour et al. 2001), une augmentation de la disponibilité de cet élément dans la colonne d'eau pourrait donc favoriser le développement du phytoplancton et la production primaire (Asmus & Asmus 1991, Dame & Libes 1993).

Dans ce contexte, cette partie qui se décline en 2 chapitres, propose de décrire pour la première fois, l'influence des élevages d'huîtres perlières sur les flux de nutriments dans les lagons exploités, aux niveaux du compartiment pélagique (**Chapitre 4**), puis du compartiment benthique (**Chapitre 5**).



Dans le **Chapitre 4**, les échanges de nutriments sont décrits à l'interface entre les structures d'élevage et la colonne d'eau. L'objectif de ce travail est d'appréhender d'une part, la dynamique annuelle du recyclage des nutriments au niveau des filières, et d'autre part, de quantifier le rôle des communautés épibiontes dans ces échanges. En effet, si les épibiontes peuvent avoir une influence directe sur la production aquacole en interagissant avec les bivalves cultivés, il apparaît qu'ils peuvent également modifier les interactions entre ces derniers et leur environnement (cf Chapitre 1). Cette vision écosystémique du biofouling a fait l'objet d'une attention grandissante durant la dernière décennie (Leblanc et al. 2003, Richard et al. 2006, Wahl 2008, Jansen et al. 2011, Woods et al. 2012), démontrant l'intérêt d'une telle démarche pour notre étude.

Des mesures de flux produits par des huîtres perlières, en association ou non avec des communautés d'épibiontes ont été réalisées *in situ*, dans plusieurs lagons (Tahiti, Mangareva & Ahe). La méthode des enceintes métaboliques (MES, Mazouni et al. 1998) a été utilisée afin de mesurer les flux résultants de l'activité « d'unités d'élevage » composées soit d'huîtres perlières nettoyées (PO), soit d'huîtres perlières associées à un complexe de biofouling et de matière organique (CR pour *colonized ropes*). Sur le site de Vairao (Tahiti), un suivi mensuel (14 mois) des flux de nutriments dans la colonne d'eau a été réalisé, avec pour objectif d'identifier une éventuelle dynamique temporelle des flux, liée à des variations saisonnières des conditions environnementales. Des mesures similaires sur 2 autres sites exploités pour la perliculture, et caractérisés par un biofouling important (Mangareva et Ahe), nous ont permis de quantifier plus précisément le rôle des épibiontes dans le recyclage des nutriments. Les mesures sur ces différents sites visaient également à évaluer l'influence de l'environnement sur le recyclage des nutriments au niveau des filières. Les résultats obtenus sur le site d'Ahe (pour lequel des valeurs de production primaire étaient disponibles) nous ont permis d'estimer la contribution potentielle des élevages *via* le recyclage de l'azote dans la colonne d'eau, aux besoins en azote du phytoplancton pour la production primaire.

Le cinquième et dernier chapitre de cette thèse présente une étude de l'impact de la perliculture au niveau du compartiment benthique. Dans les écosystèmes de type semi-fermé tels que les lagons, le couplage benthopélagique joue un rôle clé pour la productivité planctonique (Grenz et al. 2010). Or, le développement de l'aquaculture peut conduire à des modifications de ce processus (Gilbert et al. 1997, Alonso-Perez et al. 2010) et exercer de ce fait, un contrôle sur la production de l'écosystème au niveau des zones exploitées.

L'objectif de ce chapitre est donc d'identifier le rôle potentiel des élevages d'huîtres perlières sur la sédimentation et les flux de nutriments à l'interface eau —sédiment. La stratégie d'échantillonnage a consisté à mesurer les taux de sédimentation ainsi que les flux benthiques

d'azote, de phosphate et de silicate, dans des zones influencées ou non par la perliculture, dans le lagon d'Ahe. Les mêmes enceintes que celles utilisées pour la mesure des flux pélagiques ont été adaptées pour mesurer les flux benthiques. Le rôle du biofouling n'a pas été distingué de celui des huîtres perlières dans ce travail. De la même façon que pour les flux pélagiques, la contribution du recyclage de l'azote au niveau de ce compartiment, aux besoins pour la production primaire, a été calculée.

*Ce chapitre est intégré à mon travail de thèse dans la mesure où j'ai collaboré à l'analyse des données et à la rédaction de cette publication. Le travail de terrain avait été réalisé avant que ne débute ma thèse.*

---

## Chapitre 4. Influence of farmed pearl oysters and associated biofouling communities on nutrient regeneration in lagoons of French Polynesia

---

Élise Lacoste<sup>1</sup>, Yannick Gueguen<sup>2</sup>, Gilles Le Moullac<sup>2</sup>, Manaarii Sham Koua<sup>2</sup>, Nabila Gaertner-Mazouni<sup>1</sup>

*Aquaculture Environment Interactions (2014) 5 :209-219*

<sup>1</sup> Université de la Polynésie Française, Ecosystèmes Insulaires Océaniques, UMR 241, BP6570 – 98702 Faa'a – Polynésie française

<sup>2</sup> Ifremer, Ecosystèmes Insulaires Océaniques, UMR 241, BP 7004 – 98719 Taravao – Polynésie française

### Abstract

Bivalve cultivation can significantly contribute to nutrient cycling in semi-enclosed ecosystems. We investigated the influence of suspended pearl oyster culture on nutrient regeneration in the water column of 3 oligotrophic lagoons in French Polynesia. The aim of this first study performed in a tropical area was to assess the seasonal variability of nutrient fluxes and to quantify the contribution of biofouling communities. *In situ* metabolic enclosure systems were used to measure nutrient uptake or release by 'cultivation units' (ie 4 pearl oysters with or without associated biofouling). In all 3 study lagoons (Tahiti, Mangareva, Ahe), nutrient fluxes produced by pearl oyster and associated biofouling communities (CR units) were 4- to 6-fold higher than those measured for cleaned pearl oysters. CR units can release dissolved inorganic nitrogen and soluble reactive phosphorus in the water column at a rate of 200 and 50  $\mu\text{mol h}^{-1}$ , respectively. Trophic level and composition of biofouling communities may explain the variations of fluxes observed between the different islands. At the pearl farm scale (Ahe), pearl oyster long-lines may supply 70% of the inorganic nitrogen demand for primary production, with biofouling communities accounting for 60% of the total nutrient release. Pearl oyster culture enhances nutrient availability and alters stoichiometry, which can strongly modify the dynamics of the planktonic ecosystem.

**Keywords:** Pearl oysters, biofouling, nutrient flux, aquaculture impact

### Introduction

The intensive development of bivalve aquaculture results in major alterations of ecosystem processes, including an impact on the benthic-pelagic coupling (sedimentation and remineralization) (Crawford et al. 2003, Giles et al. 2006, Mitchell 2006), and on nutrient regeneration in the water column through bivalve excretion (Leblanc et al. 2003, Mazouni 2004,

Nizzoli et al. 2005). Under nutrient limiting conditions, it is argued that such enhancement of nutrient cycling may stimulate primary production (Asmus & Asmus 1991, Dame & Libes 1993). The influence of bivalve cultivation on nutrient cycling is highly variable, depending on the commercial species and/or cultivation systems considered. It may also vary seasonally (Picot et al. 1990, Bacher et al. 1995, Newell 2004) or according to the composition of the whole filter feeder community, including biofouling organisms which develop on infrastructures and on bivalves' shells (Mazouni et al. 2001, Richard et al. 2006, Jansen et al. 2011). Whereas the influence of bivalve aquaculture on ecosystem processes has been widely investigated for temperate ecosystems (see the reviews of Prins et al. 1998, Cranford et al. 2003, Newell 2004, Dumbault et al. 2009, Forrest et al. 2009), similar studies on tropical ecosystems remain very scarce. With the extensive development of aquaculture in these areas, there will however be increasing concern about the environmental impact of this industry.

In French Polynesia, aquaculture is based on the production of the pearl oyster *Pinctada margaritifera*, cultivated for its black pearls. Millions of pearl oysters are artificially hanging on long-lines in the water column, which may strongly alter the dynamic of nutrient and biological production of lagoons. In these oligotrophic areas, primary production is known to be mainly limited by nitrogen (Dufour & Berland 1999, Dufour et al. 2001, Charpy et al. 2012). External nitrogen inputs from ocean and atmospheric dinitrogen fixation (*ie* diazotrophy) are the main sources of nitrogen identified, providing respectively around 10% and 25% of the nitrogen demand for primary production (Charpy-Roubaud et al. 1990, Charpy-Roubaud et al. 2001). The indirect influence of pearl oyster cultivation on nutrient regeneration has only recently been investigated with the study of Gaertner-Mazouni et al. (2012). These authors reported that benthic nitrogen fluxes were higher in areas below pearl oysters than in non-cultivated areas, and could contribute up to 28% of the nitrogen demand for primary production. While in suspended culture, pelagic nutrient regeneration may outweigh benthic remineralization (Mazouni et al. 2001, Nizzoli et al. 2005), it is expected that pearl oyster culture may have a strong influence on nutrient fluxes in the water column. Information is lacking regarding this point, and the factors that may drive nutrient exchanges in the water column are unknown.

In this context, the aim of the present work was to explore and quantify the contribution of pearl oyster long-lines on nutrient regeneration in the water column. Pearl oyster culture was considered as a whole, including biofouling communities, which may represent considerable biomass in pearl farms. We performed an *in situ* study to 1) determine the temporal variability of nutrient fluxes induced by pearl oyster culture, 2) assess the potential influence of the environment on flux variability and 3) quantify the contribution of biofouling communities to

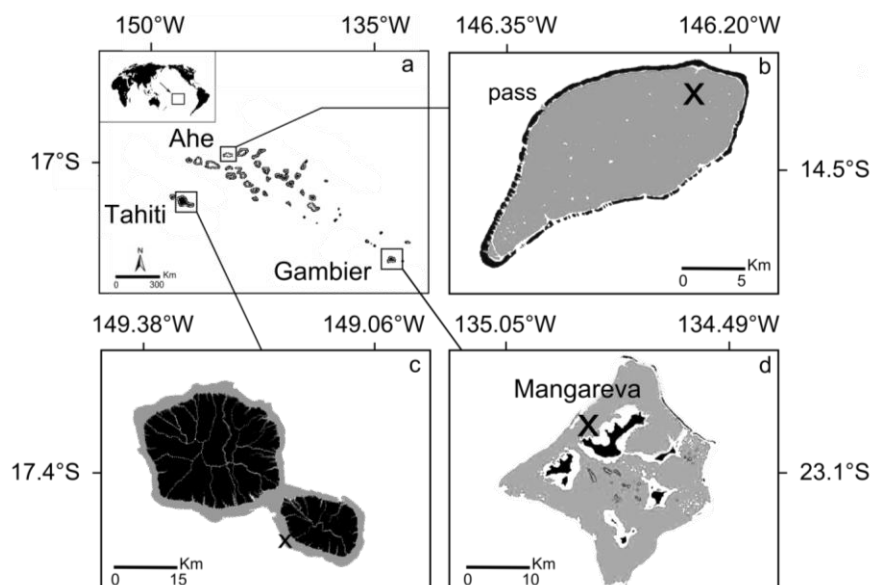
nutrient renewal in the water column. Our goal was also to highlight the role that pearl oyster culture can play in the overall nutrient budget in these exploited lagoons.

## Materials and Methods

### Study implementation

Pearl oyster culture in French Polynesia extends across 27 islands in 3 archipelagos and is distributed over a 2 million km<sup>2</sup> area with high geomorphological, hydrological and biological diversity.

To achieve the different aims of the study, experiments were carried out in 3 lagoons in French Polynesia (Fig. 4.1). The first experiment, which assessed the annual variability of nutrient release by the pearl oyster culture, was implemented in Tahiti. At Tahiti, water temperatures follow a seasonal pattern and environmental conditions (*eg* temperature range and chl *a* concentration) are intermediate among the 3 lagoons studied. Ease of access was an advantage for conducting monthly sampling over an annual cycle. Since biofouling development in Tahiti was not expected to be high, additional experiments were carried out at 2 other sites to quantify the impact of biofouling communities on nutrient fluxes. Mangareva and Ahe, located in the Tuamotu-Gambier Archipelago (Fig. 4.1), were chosen because of their extensive pearl farming industry (Talvard 2011) and because they experience high levels of biofouling.



**Fig. 4.1.** Location of the 3 islands in French Polynesia (a). Crosses show the experimental sites in the lagoons (shaded grey) of Ahe (b), Tahiti (c) and Mangareva (d).

## Study sites

Geographical and environmental information on the three study sites is summarized in Fig. 4.1 and Table 4.1. Tahiti is the main island of French Polynesia and corresponds to a reef system. The experiment took place in the southwestern part of the lagoon (Vairao) where the depth is around 25 m and the proximity of small rivers occasions terrestrial inputs. Mangareva, the main Island of the Gambier archipelago (Fig. 4.1d), is located 1700 km southeast of Tahiti. Because of its latitudinal position, high thermal amplitude is observed in this area and seawater temperature can fall by up to 22°C. In 2011, 102 pearl farms, covering a surface of 1260 ha, were counted in this archipelago (Talvard 2011). The experiment took place in the western part of the island, where numerous pearl farms are established. Ahe is a small, deep atoll lagoon (average depth 41 m) located in the northern part of the Tuamotu Archipelago, 500 km northeast of Tahiti. Only one inlet (pass) allows exchanges with the ocean in this semi-enclosed atoll, which is characterized by a high average water temperature over the year with low seasonal variations (Table 4.1). Presently, approximately 11% of the lagoon surface area is used for the farming of pearl oysters. Experiments took place in the northern part of the lagoon.

**Table 4.1.** Characteristics of the 3 studied lagoons. LA=lagoon area (km<sup>2</sup>), NI = number of inlets to the ocean (-: not applicable because it is a reef system), AD = average depth (m), T = range of temperature over the year (°C).

Site	Latitude	Longitude	LA	NI	AD	T	Chl <i>a</i> (µg l <sup>-1</sup> )	Source
Ahe	14°29'S	146°18'W	142	1	41	27.3 – 29.2	0.22 – 1.31	Bouvy et al. 2012 Fournier 2012 Pirazzoli 1984
Mangareva	23°07'S	134°52'W	500	open	14	21.3 – 28.8	0.67 – 1.27	Poureau & Prasil 2001 This study
Tahiti	17°80'S	149°30'W	-	-	25	24.9 – 29.5	0.24 – 1.87	Pouveau & Prasil 2001 This study

## Experimental design

In Tahiti, monthly sampling was conducted over 14 months, from April 2011 to May 2012. Five hundred 2 year-old pearl oysters (mean height: 80.6 ± 9.1 mm) were transferred from a Tuamotu atoll farm (Takapoto) and reared on an experimental long-line in the lagoon near the Ifremer marine institute. Pearl oysters were maintained in traditional systems consisting of suspended long-lines immersed at 7 m depth, with pearl oysters 'ear-hanging' in pairs on down-lines in groups of 20 per rope. Biofouling at this site was expected to be characterized by an accumulation of organic matter from the proximity of rivers rather than by the development of macrofouling communities and, thus, was not quantified. To test the seasonal variations of fluxes considering the whole of the communities on ropes (including organisms and organic matter),

half of the experimental ropes were never cleaned during the entire period of the experiment (colonized ropes). To distinguish the role of biofouling from that of pearl oysters in total fluxes, flux measurements from a group of cleaned pearl oysters were recorded regularly. Those pearl oysters were cleaned every 3 months, at least 24 hours before experimentation, using a pressure washer.

Every month, 3 sections of colonized ropes, including 4 pearl oysters per bag and associated fauna and organic matter (referred to hereafter as CR units), were randomly collected on the experimental long-line for flux measurement. This protocol was repeated every 3 months for pearl oysters which had been cleaned previously (referred to hereafter as PO units).

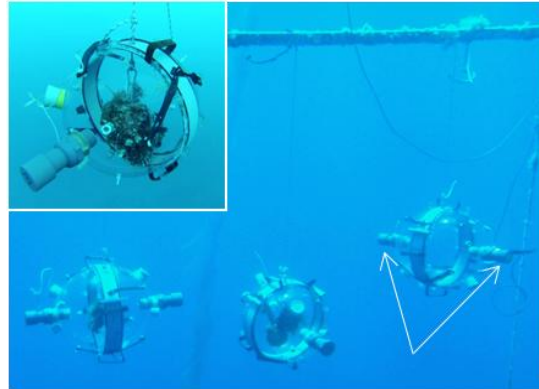
At the 2 other sites, pearl oysters used for experimentation originated from local pearl farms, where pearl oysters are reared in nets (Mangareva) or 'ear-hung' on ropes (Ahe), and attached to longlines suspended at a depth of 6 to 10 m. Pearl oysters are usually cleaned of epibionts by farmers every 3 to 6 months, using pressurized seawater. Surveys were conducted in May 2012 in Mangareva and in May 2013 in Ahe. Reared pearl oysters were collected at each site by SCUBA divers. Groups of 4 (Mangareva) to 6 (Ahe) pearl oysters and their associated biofouling communities were used for flux measurements. To test the effect of biofouling development (biomass and composition of biofouling communities), nutrient fluxes were measured for pearl oysters which had been colonized during 3 (Ahe and Mangareva) and 6 months (Mangareva) (referred to hereafter as CR3 and CR6 units, respectively). After flux experiments, biofouling from each unit was collected for measurements (weight and taxonomic identification). Pearl oysters were then thoroughly cleaned and re-used (24 hours later) to measure nutrient fluxes without biofouling (PO units).

For all the sites, the pearl oysters used in experiments were measured and weighed (total wet weight and flesh wet weight).

### **Metabolic enclosure system for *in situ* flux measurement**

All experiments were carried out by SCUBA diving at 7 m depth near the cultivation sites. The system used for nutrient flux measurement is referred to as the metabolic enclosure system (MES, Fig. 4.2), (Mazouni et al. 1998). Time of incubation at each site (1 to 3 hours) was selected after preliminary measurements to allow recording of nitrogen fluxes on the linear phase and to prevent a drop below 30% of the initial concentration of O<sub>2</sub>, which may alter bivalve metabolism (Le Moullac et al. 2007, Sussarellu et al. 2010). Temperature was recorded during the experiment to check for any changes which may have influenced pearl oyster physiology (Saucedo et al. 2004, Mondal 2006). For each experiment, 4 MES were installed simultaneously, 3 containing units of organisms (CR or PO units) and 1 empty used as control. During incubation, 180 ml of water were sampled in each MES at regular interval to estimate the changes in

nutrient concentration over time. Fluxes were calculated from the difference between initial and final concentrations of nutrient and related to the chamber volume. Final fluxes were obtained by subtracting the value of fluxes in the control MES corresponding to the natural fluxes in the water-column.



**Fig. 4.2.** *In situ* metabolic enclosure system (MES) used for flux measurements. Magnetic stirrers (arrows) were used on each side of the MES to gently homogenize the water.

## Laboratory protocols

### *Water column characteristics*

During each experiment, water was sampled at long-line sites for nutrient and chlorophyll analysis. Volumes of 500 ml of water were filtered after sampling on Whatman GF/F to measure chlorophyll-*a* (Chl-*a*) contained in total phytoplankton. Chl *a* was extracted with 96% ethanol and analyzed after 6 h using the fluorometric procedure described in Welschmeyer (1994), on a TD 700 fluorometer (Turner Designs) calibrated with pure chl *a* standard (Sigma). Chl *a* concentration was used as a proxy for phytoplankton biomass. Nutrient concentrations were analyzed using the method described below. Temperature was recorded for each specific experiment near the experimental system with a multi-parameter probe (YSI ProOdo).

### *Nutrient analysis*

Water samples (40 ml) were collected; immediately fixed in the field; and stored in a dry, cool place for  $\text{NH}_4$  analysis.  $\text{NH}_4$  concentration was determined manually by fluorometry with a Turner TD-700 using the ortho-phtaldialdehyde method as described in Holmes et al. (1999). This measurement was performed within 10 h post-sampling at the field laboratory. A second set of samples (20 ml) was fixed using  $\text{HgCl}_2$  (Kattner 1999) and kept in the refrigerator prior to nitrate and nitrite ( $\text{NO}_x$ ) and SRP (Soluble Reactive Phosphorus) analyses. These samples were



analyzed by colorimetry using a Technicon Autoanalyzer III system (Strickland & Parsons 1972, Aminot & K erouel 2004).

### **Data ‘standardization’ and statistical analysis**

Fluxes mean and standard deviation (SD) values were based on fluxes from replicates ( $n = 3$ ) of units for each date.  $\text{NH}_4$  and  $\text{NO}_x$  fluxes were added to estimate the total dissolved inorganic nitrogen (DIN) fluxes.

In Tahiti, ANOVA, which tested the effect of treatment (CR and PO) and date on flesh wet weight of pearl oysters, revealed that date was the only significant source of variation ( $p < 0.001$ ). In experimental units, the mean ( $\pm$  SD) biomass of pearl oysters (expressed in flesh wet weight) varied from  $15.0 \pm 3.6$  g at the beginning of experimentation to  $32.2 \pm 6.8$  g at the end, with no difference between CR and PO units ( $p = 0.923$ ). Based on this result, all fluxes were thus presented per unit of 4 pearl oysters with biofouling (CR) or without (PO). This allows comparisons between the dates during which fluxes were measured for the 2 treatments (May, August, November 2011 and February and May 2012).

Effects of time and treatment on fluxes were tested using 2-way ANOVA. All data were graphically assessed for normality and homogeneity of residuals (Faraway 2002), and transformations were performed when necessary (Table 4.2). In the case of significant difference ( $p < 0.05$ ), a *posteriori* comparison of the means was performed using a post hoc Tukey’s test (Tukey’s HSD) (Sokal and Rolf, 1995). Correlations between nutrient fluxes and environmental variables were explored for each treatment with Spearman’s rank correlation test, as environmental variables were not normally distributed.

In Ahe and Mangareva, treatment effect (*ie* biofouling) on nutrient fluxes was tested using Students’ t-test. Fluxes in these 2 sites were also expressed per unit of 4 pearl oysters, and contribution of biofouling communities to fluxes was calculated using fluxes measured for PO units.

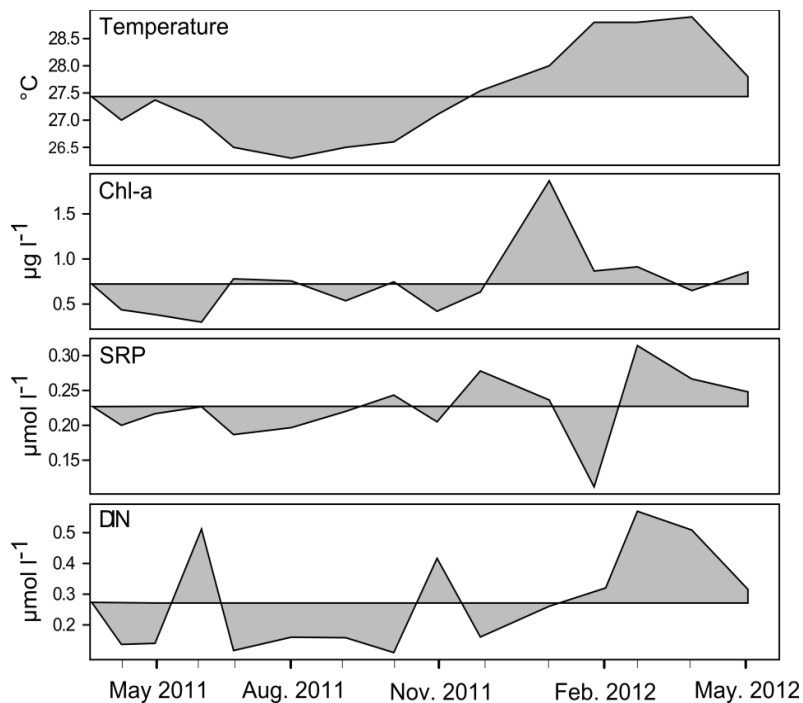
## **Results**

### **Intra-annual variations of fluxes**

#### ***Environmental conditions***

A strong seasonal pattern of water column characteristics was evidenced during the annual monitoring in Tahiti (Fig. 4.3). The study period began in April 2011, which corresponds to the beginning of the dry season at tropical latitudes; the wet period starts in November. During the dry period, all variables showed values below their calculated average, except for a DIN peak in June ( $0.51 \mu\text{mol l}^{-1}$ ). Temperature varied between  $26.3^\circ\text{C}$  and  $27.5^\circ\text{C}$  for this period, and the

minimum values of Chl-*a* and DIN were recorded as  $0.3 \mu\text{g l}^{-1}$ ,  $0.19 \mu\text{mol l}^{-1}$ , respectively. From December, apart from the sudden drop of SRP in February, all parameters showed values above their calculated average (Fig. 4.3). Temperature reached its maximum value ( $>28.5^\circ\text{C}$ ) from February to April 2012. Chl-*a* showed values around the mean ( $0.72 \mu\text{g l}^{-1}$ ), except for a high peak in January ( $1.87 \mu\text{g l}^{-1}$ ). High values of DIN from February 2012 (maximum value of  $0.57 \mu\text{mol l}^{-1}$  in March) were mainly due to an increase of  $\text{NO}_x$  concentration in the water column.  $\text{NO}_x$  always accounted for at least for 60% of the DIN concentration except in January 2012 (48%), and the N/P ratio average for the whole period was 1.27. For the same period (April, May), the year 2012 was warmer than 2011. Regular rain events were observed in June and November 2011 and during 2012. This rainfall coincided with an increase of DIN ( $\text{NO}_x > \text{NH}_4$ ) concentration in the lagoon.



**Fig. 4.3.** Environmental parameters monitored in Tahiti between April 2011 and May 2012. Horizontal line represents the annual mean, and shaded areas above or below the continuous line indicate periods with values higher or lower than the mean.

### ***Nutrient fluxes***

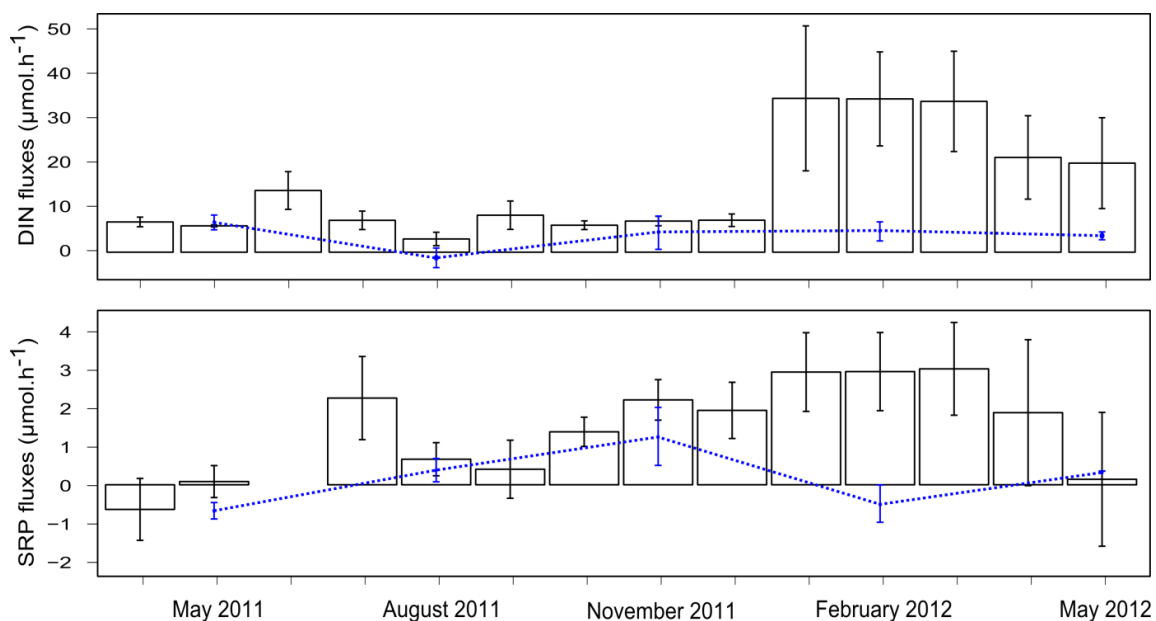
Fluxes of CR units followed the same pattern for DIN and SRP (Fig. 4.4). Fluxes were low during the first 9 months, increased between January and March 2012 and finally decreased in April to May 2012. DIN fluxes produced by CR units ranged from (mean  $\pm$  SD)  $3.01 \pm 01.53 \mu\text{mol h}^{-1}$  in August 2011 to  $35.02 \pm 16.51 \mu\text{mol h}^{-1}$  in January 2012, and  $\text{NH}_4$  contribution to total DIN flux varied between 60 and 100%. For SRP fluxes, values varied from  $-0.64 \pm 0.81 \mu\text{mol h}^{-1}$  in April

2011 to  $3.05 \pm 1.22 \mu\text{mol h}^{-1}$  in March 2012. Except in April 2011, SRP fluxes by CR units were always positive, indicating a release (production) in the water column.

For PO units, DIN was released toward the water column at a maximum rate of (mean  $\pm$  SD)  $6.78 \pm 1.78 \mu\text{mol h}^{-1}$  per unit, except in August 2011 during which a DIN uptake was measured ( $-1.28 \pm 2.23 \mu\text{mol h}^{-1}$ ). For these units,  $\text{NH}_4$  accounted for almost 100% of the total DIN fluxes. The SRP fluxes varied between  $-0.68 \pm 0.22$  and  $1.27 \pm 0.76 \mu\text{mol h}^{-1}$ . Pearl oyster biomass in PO units had no effect either on DIN fluxes ( $t = 0.35$ ,  $df = 11$ ,  $p > 0.5$ ) or on SRP fluxes ( $t = 0.39$ ,  $df = 12$ ,  $p > 0.5$ ). When expressed in flesh dry weight,  $\text{NH}_4$  fluxes of a clean pearl oyster in our study varied from  $-0.1 \pm 0.17$  to  $0.83 \pm 0.17 \mu\text{mol g}^{-1} \text{h}^{-1}$ .

Treatment, date and the interaction of both had a significant effect on DIN and SRP fluxes (Table 4.2). After Tukeys' multiple comparison test, it appeared that fluxes produced by CR units were significantly higher than those of PO units in February and May 2012 for DIN and in February 2012 for SRP. DIN and SRP fluxes measured for PO units were not significantly different between dates.

Exploration of correlations between fluxes of PO units and environmental variables did not show any significant correlation (Spearman,  $p > 0.1$ ). Conversely, for CR units, several correlations were found between environmental parameters and nutrients fluxes. DIN fluxes were correlated with temperature ( $\rho = 0.73$ ,  $p < 0.005$ ), chl *a* ( $\rho = 0.56$ ,  $p < 0.05$ ) and DIN concentration in the water column ( $\rho = 0.64$ ,  $p < 0.05$ ) and SRP fluxes were correlated with Chl-*a* concentration ( $\rho = 0.60$ ,  $p < 0.05$ ).



**Fig. 4.4.** Nutrient fluxes (mean  $\pm$  SD) measured during the whole period in Tahiti for each treatment. Bars: units of colonized ropes (CR); grey dots connected with dotted line for more clarity: units of clean pearl oysters (PO). Abscissa indicates months during which fluxes were recorded for both CR and PO units.

**Table 4.2.** ANOVA testing the effect of time and treatment (CR and PO) on nitrogen (DIN) and phosphate (SRP) fluxes. **Bold** values are significant at  $p < 0.05$ .

Source of variation	df	DIN fluxes*			SRP fluxes $\infty$			
		MS	F	Pr(>F)	df	MS	F	Pr(>F)
Treatment	1	0.95	41.4	<b>&lt;0.001</b>	1	0.09	12.15	<b>&lt;0.005</b>
Month	4	0.37	15.99	<b>&lt;0.001</b>	4	0.05	6.37	<b>&lt;0.005</b>
Treatment*Month	4	0.19	8.55	<b>&lt;0.001</b>	4	0.04	4.5	<b>&lt;0.005</b>
Residuals	18	0.02			19	0.01		

\* ln (x+4)

 $\infty$ ln (x+2)

## Nutrient fluxes recorded in Ahe and Mangareva

### *Environmental conditions and biofouling communities*

During experiments performed in Ahe and Mangareva, environmental characteristics recorded were in agreement with the few values reported in the literature (Tables 4.1 & 4.3). In May 2013, temperature in Ahe was in the upper range of reported values, whereas Chl-*a* concentration was intermediate. Temperature for the same season in Mangareva was almost 3°C less than in Ahe, and Chl-*a* concentration was twice as much. NH<sub>4</sub> concentration represented 40 and 30% of the total DIN concentration in Ahe and Mangareva respectively, and N/P ratio was 0.81 and 6.41, respectively.

Details on pearl oysters units used for flux measurement are reported in Table 4.3. Epibiont weight in CR3 units were equivalent in Ahe and Mangareva, but their species composition were not similar. In Ahe, the biofouling community was dominated by the presence of bivalves, especially *Pinctada maculata* but also *Isognomon* sp., *Chama pacifica* and *Saccostrea* sp. The ascidian *Didemnum* sp. was much less abundant in Ahe than in Mangareva and settled only patchily on pearl oyster shells or on solitary ascidians (*Microcosmus exasperatus*). Many sponges (*Dysidea* sp.) were observed, with small crabs and polychaetes worms settled between shells and ropes. In Mangareva, pearl oysters were colonized by a macrofaunal community composed mainly of ascidians (*Didemnum* sp., *M. exasperatus*, *Herdmania momus*), bivalves (*Saccostrea* sp., *P. maculata*) and several erect or encrusting species of bryozoans. Many small crustaceans (Gammaridae and Isopoda) were also found.

In Mangareva, when comparing the epibiont biomass in CR units after 3 months (CR3) and 6 months (CR6) of colonization, we found it lower in CR6 but not significantly different from that of CR3 ( $t = -2.68$ ,  $df = 3$ ,  $p > 0.05$ ). The dominant species in CR6 units was *Didemnum* sp., covering 60% of the net. It was less abundant in the CR3 units (coverage rate of 30%), which were characterized by the abundance of tubicolous worms (Serpulidae, Sabellidae). All other organisms observed were present in both CR3 and CR6 units.

**Table 4.3.** Water column characteristics and information about pearl oysters and biofouling in units, in Ahe and Mangareva. Temperature (T in °C) and chlorophyll-*a* (Chl-*a* in  $\mu\text{g l}^{-1}$ ), inorganic nitrogen (DIN in  $\mu\text{mol l}^{-1}$ ) and phosphate (SRP in  $\mu\text{mol l}^{-1}$ ) concentrations. Age is in months, FWW is individual mean flesh wet weight (g), TWW is total wet weight of pearl oysters in each unit and the same for biofouling communities for different colonization time (CT in month).

Site	Date	Environment				PO Units			CR Units	
		T	Chl- <i>a</i>	DIN	SRP	Age	FWW	TWW (n)	CT	TWW
Ahe	May2013	29.0	0.61	0.26	0.32	18	18.5±2.8	831 .9±190.6	3	204.5±58.7
Mangareva	May 2012	26.5	1.1	1.73	0.27	24	22.1±2.5	605.9±62.3 698.8±12.3	3 6	204.8±48.4 124.4±18.9

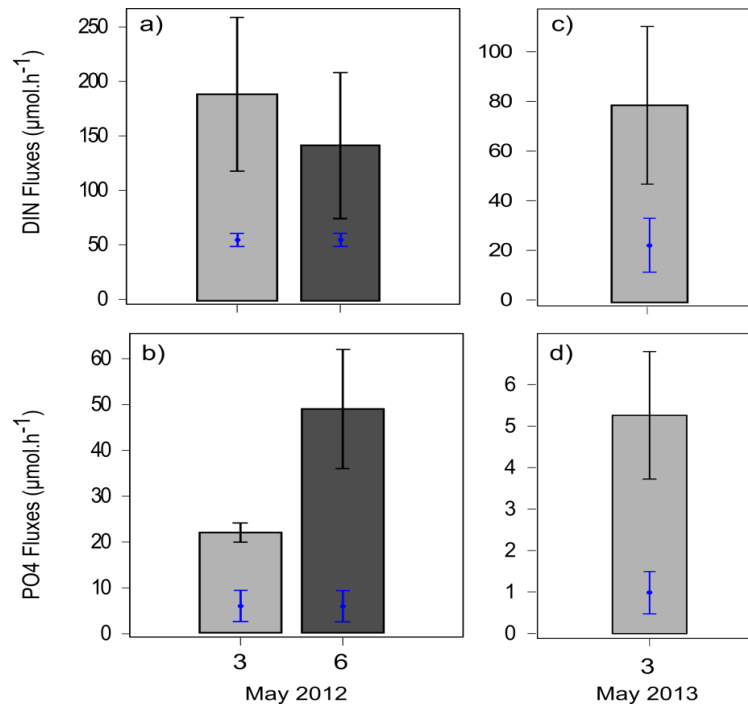
### Nutrient fluxes

All fluxes measured were positive and correspond to DIN and SRP release in the water column (Fig. 4.5). DIN fluxes produced by CR units reach almost  $200 \mu\text{mol h}^{-1}$  in Mangareva and  $80 \mu\text{mol h}^{-1}$  in Ahe.  $\text{NH}_4$  release always accounted for more than 60% of the total DIN fluxes. SRP fluxes were lower, with the smallest value obtained for PO units in Ahe (mean  $\pm$  SD:  $0.99 \pm 0.52 \mu\text{mol h}^{-1}$ ) and the highest value ( $49.68 \pm 13.23 \mu\text{mol h}^{-1}$ ) obtained for CR units in Mangareva. For both DIN and SRP fluxes at the 2 sites, fluxes were significantly higher for CR units than for PO units (Table 4.4). Fluxes measured for CR3 and CR6 units in Mangareva were not significantly different for either DIN ( $t = -0.84$ ,  $df = 4$ ,  $p > 0.1$ ) or SRP ( $t = 2.91$ ,  $df = 1$ ,  $p > 0.1$ ).

Using the results obtained for nutrient release by PO units, we estimated that biofouling communities in Ahe and Mangareva contribute to 60 and 70%, respectively, of the total DIN fluxes produced by CR units.

**Table 4.4.** Students' *t*-test for the effect of treatment (colonized ropes or cleaned pearl oysters) on measured fluxes in Ahe and Mangareva. **Bold** values are significant values at  $p < 0.05$ .

	DIN			SRP		
	df	t	p	df	t	p
Ahe	11	5.9	<b>&lt;0.001</b>	7	5.58	<b>&lt;0.001</b>
Mangareva	6	5.6	<b>&lt;0.005</b>	5	3.6	<b>&lt;0.05</b>



**Fig. 4.5.** Mean ( $\pm$  SD) dissolved inorganic nitrogen (DIN) and soluble reactive phosphorus (SRP) fluxes measured in (a, b) Mangareva and (c, d) Ahe for each treatment (grey bar: ropes with 3 months of biofouling development [CR3]; dark bar: ropes with 6 months of biofouling development [CR6]; blue points: clean pearl oysters).

## Discussion

### Seasonal variations of nutrient fluxes

During the annual monitoring in Tahiti, nutrient fluxes produced by pearl oysters (with or without biofouling communities) were mostly positive, indicating that culture acted as a source of nutrient for the water column. Factors which may influence nitrogen excretion by pearl oysters include individual size, temperature and trophic level (Yukihira et al. 1998, Saucedo et al. 2004, Mondal 2006). During this study, nutrient fluxes of clean pearl oysters (PO units) were constant over the year and were not correlated with the biomass of pearl oysters or with the environmental parameters recorded. Thus, the metabolism of pearl oysters seems to be maintained relatively independently of environmental conditions for the range of variations recorded. At 18, 23 and 28°C, Saucedo et al. (2004) also reported no variations of  $\text{NH}_4$  excretion efficiency for *Pinctada mazatlanica*. Over a similar range of temperatures (23°C to 28°C), clearance rate and respiration have also been reported to be relatively independent of temperature for *P. margaritifera* and *P. maxima*, highlighting a probable acclimatization capacity of pearl oysters to moderate seasonal variations (Yukihira et al. 1998).

Whereas no temporal variation of fluxes was detected for clean pearl oysters, a sharp increase of DIN release, and to a lesser extent of SRP, was observed for pearl oysters associated

with biofouling communities (CR units) from 10 month of colonization. As this increase of fluxes is not attributable to pearl oysters, whose activity remains stable, it could originate from the activity of biofouling communities accumulated on ropes (Mazouni et al. 2001, Richard et al. 2006, Jansen et al. 2011). Furthermore, it is now well established that in suspended culture, ropes are not only composed of the cultivated species and biofouling communities, but also of detritus and organic material (Mazouni et al. 2001, Nizzoli et al. 2005, Richard et al. 2006, Jansen et al. 2011). In our study, a notable accumulation of organic material along the pearl oyster ropes started from November 2011, after heavy rainfall. In these 'associated fauna and organic matter' complexes, referred to as AFOM by Richard et al. (2006), mineralization of organic material may be a major nitrogen source (Richard et al. 2006, Nizzoli et al. 2011). Therefore, while few macrofouling organisms were observed on pearl oysters, it is possible that mineralization processes have also contributed to enhancing nutrient fluxes during this period. This assumption seems to be confirmed by the higher contribution of  $\text{NO}_x$  to DIN fluxes in CR units compared with PO. Otherwise, during this period, the conjunction of higher temperature and elevation of DIN concentration in the water column is also likely to have stimulated microbial processes in AFOM complexes, further increasing mineralization and thus nutrient release (Sornin et al. 1986, Blackburn 1988, Boucher & Boucher-Rodoni 1988).

### **Differences in pearl oyster metabolism between sites**

For the size class of pearl oysters considered in our study,  $\text{NH}_4$  fluxes produced by clean pearl oysters in Tahiti were lower than excretion values recorded by Pouvreau et al. (1998) or Yukihiro et al. (2000), who found  $\text{NH}_4$  excretion varying from 1.1 to 4.4  $\mu\text{mol h}^{-1}$  at 28-29°C for a 1 g flesh dry weight pearl oyster. At the 2 others sites,  $\text{NH}_4$  release reported in grams (dry weight) matched their results ( $1.7 \pm 0.6 \mu\text{mol g h}^{-1}$  in Ahe and  $2.5 \pm 1.0 \mu\text{mol g h}^{-1}$  in Mangareva). At this geographical scale, higher temperature did not lead to higher nutrient release (both DIN and SRP) since the highest fluxes were recorded in Mangareva, where the temperature was the lowest. This confirms that nutrient release through pearl oyster excretion is not only linked to temperature but results from the interactions of different parameters (Saucedo et al. 2004, Mondal 2006). Higher food availability in Mangareva, illustrated by the high Chl-*a* concentration recorded at this site, might explain the higher release rate measured (Yukihiro et al. 1998). Otherwise, the discrepancy in nitrogen release between sites could also be related to variations of nitrogen resulting from diet rather than nitrogen arising from protein catabolism (Yukihiro et al. 2000). This could explain the differences observed for nutrient fluxes between Ahe and Tahiti, since environmental conditions in Ahe were similar to those in Tahiti in 2012. To proceed, a better description of the trophic environment at each site, including heterotrophic

plankton known to represent an important source of energy for pearl oysters (Fournier et al. 2012a), is needed.

### **Contribution of biofouling to nutrient fluxes**

Over the last decade, particular attention has focused on the effect that biofouling communities may exert on ecosystem processes (McKindsey et al. 2009, Jansen et al. 2011, Woods 2012). Results of the present study at 2 sites exposed to a high level of biofouling confirmed the significant role these communities can play regarding nutrient regeneration in the water column around pearl oyster culture. Biofouling represented only 15 to 25% of the total biomass on experimental units but contributed up to 70% of the total DIN fluxes produced. The same result was obtained for SRP fluxes, which may be enhanced up to 7 times in the presence of biofouling.

The composition of biofouling communities has been shown to influence nutrient fluxes in suspended culture (Mazouni et al. 2001). Here, we failed to identify such an effect, since no significant difference in biomass or composition was observed for biofouling communities after 3 (CR3) and 6 (CR6) months of colonization in Mangareva. Furthermore, nutrient fluxes recorded for CR3 and CR6 units were not significantly different. Conversely, wide differences were observed between fluxes produced by CR3 units from Ahe and Mangareva. DIN fluxes in Mangareva were twice as high as those in Ahe, while SRP fluxes were up to 15 times higher. This discrepancy may be primarily due to environmental conditions prevailing in the water column, which induced higher nutrient release by clean pearl oysters (PO) in Mangareva. Moreover, biofouling composition might also contribute to explaining these differences. In Mangareva, biofouling communities were largely dominated by ascidians, which have already been shown to be a source of nutrients (Markus & Lambert 1983) and biodeposits (McKindsey et al. 2009, Lee et al 2012). The rearing method in Mangareva, where pearl oysters are maintained in nets (to reduce predation), could have favored the trapping of biodeposits and organic material more than ropes in Ahe. Mineralization processes of this organic matter accumulated in the rearing structures may thus have been more intensive in Mangareva, and a major source of nutrient toward the water column.

### **Overall impact of pearl oyster long-lines on nutrient dynamics in farming areas**

Pearl oyster long-lines significantly contributed to nutrient regeneration in the water column. Enhancement of nutrient availability for primary producers can result in increased primary production rate (Howarth 1988, Smaal 1991). In French Polynesia, where waters are oligotrophic and where primary production is highly dependent on internal physico-chemical conditions (Charpy & Blanchot 1998, Dufour et al. 2001), it can be postulated that by enhancing nutrient availability, the development of pearl oyster farming has a beneficial effect on primary



production, thereby counteracting the negative effect it may have on phytoplankton (grazing pressure), as observed in other ecosystems (Nizzoli et al. 2005, 2011). In addition, whereas the N: P ratio calculated in the water column varied between 0.81 and 6.41, the N: P ratio of fluxes sometimes reached 16: 1. Such preferential nitrogen regeneration according to the Redfield ratio (16: 1 for N: P, Redfield et al. 1963) may thus contribute to reducing the nitrogen limitation of these systems (Dufour & Berland 1999). Otherwise, the major proportion of the nitrogen regenerated by colonized pearl oysters was in the form of  $\text{NH}_4$ , which is preferentially assimilated by phytoplankton compared with  $\text{NO}_x$  (Frost 1991). This nitrogen source could lead to a shift in the composition of phytoplankton communities, favoring especially the rapid growth of small phytoplankton (Howarth 1988, Prins et al. 1995).

To give a more realistic assessment of the impact of pearl oyster culture on the environment, we calculated the potential contribution of long-lines to primary production in Ahe. The theoretical nutrient requirement for primary production was calculated assuming that phytoplankton uptake of dissolved inorganic nutrients was within the Redfield ratio for growth (Redfield et al. 1963). Based on primary production presented by Lefebvre et al. (2012), this resulted in an estimation of nitrogen requirement of  $423 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . With an estimated density of 40 pearl oysters per square meter at the farmed site, colonized ropes would thus supply around 70% of the nitrogen requirement for primary production, whereas cleaned pearl oysters would supply only 26%. For comparison, benthic nutrient fluxes under farm influence in Ahe have been shown to contribute a maximum of 30% of the requirement for primary production (Gaertner-Mazouni et al. 2012). These results confirm the importance of nutrient regeneration within the water column in comparison with benthic fluxes, and stress the necessity of studying in tandem the influence of the 2 compartments.

## Conclusion

This first *in situ* study of nutrient fluxes at the interface between pearl oyster long-lines and the water-column demonstrated the importance of not considering the cultivated organisms in isolation. In all 3 study lagoons, the contribution of biofouling communities to nutrient fluxes produced by cultivation units was indeed significant. The impact of pearl oyster farming on the water column displays wide spatial heterogeneity, and careful sampling is therefore required to derive reliable estimates of the overall functioning of these exploited tropical lagoons. Finally, our work showed that beyond the direct impact of biofouling on aquaculture end products, which usually require extensive handling, its role at the ecosystem scale needs further study to evaluate the sustainability of these ecosystems.

### **Acknowledgement**

This study received financial support from the 'Agence Nationale de la Recherche' within the framework of the program AGROBIOSHERE (ANR-11-AGRO-006). E. Lacoste was supported by a doctoral fellowship from the 'Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche' at the University of French Polynesia. We are grateful to the 'Direction des Ressources Marines' of French Polynesia and to the pearl oyster farmers for their help in the field. We also thank the 'Institut de Recherche pour le Développement' Nouméa centre (New Caledonia) for nutrient analysis and, finally, the 3 anonymous reviewers for their comments which helped to improve the manuscript.

---

## Chapitre 5. Nutrient fluxes between water column and sediments: potential influence of the pearl oyster culture

---

Nabila Gaertner-Mazouni<sup>1\*</sup>, Élise Lacoste<sup>1</sup>, Alain Bodoy<sup>2</sup>, Lisa Peacock<sup>3</sup>, Martine Rodier<sup>4</sup>, Marie-José Langlade<sup>5</sup>, Joël Orempuller<sup>5</sup>, Loïc Charpy<sup>5</sup>

*Marine Pollution Bulletin (2012) 65: 10-12*

<sup>1</sup>University of French Polynesia

<sup>2</sup>IFREMER, COP, BP 7004, 98719 Taravao, Tahiti, French Polynesia

<sup>3</sup>NIWA PO Box 8602 Riccarton 8440 Christchurch New Zealand

<sup>4</sup>UMR LOPB (IRD, CNRS, Université Méditerranée), IRD New Caledonia, BP A58, 98848 Nouméa, New Caledonia

<sup>5</sup>UMR LOPB (IRD, CNRS, Université Méditerranée), IRD Tahiti, BP 529, 98713 Papeete, French Polynesia

### Abstract

This study quantifies benthic nutrient fluxes and sedimentation rates in the Ahe Atoll lagoon (French Polynesia), in two stations located under pearl oyster frames, and two control stations away from the pearl culture facility. Dissolved inorganic nitrogen fluxes ranged between 2 and 35  $\mu\text{mol N m}^{-2} \text{h}^{-1}$  and Soluble Reactive Phosphorus varied between -3 and 8.2  $\mu\text{mol P m}^{-2} \text{h}^{-1}$ . Particulate sedimentation rates beneath the oysters were approximately five times higher than in the control zone and the percentage of small particles ( $\leq 63 \mu\text{m}$ ) were about the twice. In contrast, sediment composition was similar under and outside the direct influence of oyster frames. In this ecosystem, where primary production is dependent on the available nitrogen, our study revealed that, while highly variable, benthic fluxes could sometimes contribute up to 28% of the nitrogen demand for primary production.

**Keywords:** Benthic-pelagic coupling, pearl oyster, nutrient fluxes, sediment interface

### Introduction

Benthic–pelagic coupling is known to control the planktonic productivity of semi-enclosed systems, such as lagoons. In atoll lagoons, the development of bivalve culture enhances the benthic–pelagic coupling and also controls the system primary production (Grenz et al. 2010, Boucher et al. 1998). Influence of bivalve culture on sediment nitrogen recycling and benthic fluxes have been well described in temperate systems (Mazouni et al. 1996, Mazouni 2004, Mallet et al. 2006, Alonso-Pérez et al. 2010), but similar studies on exploited tropical ecosystems remain scarce, even though several tropical coral reef lagoons appeared nitrogen limited, such as in Tuamotu, French Polynesia (Dufour & Berland, 1999, Dufour et al. 2001), in Australia (Furnas et al. 2005) and in New Caledonia (Torréon et al. 2010).

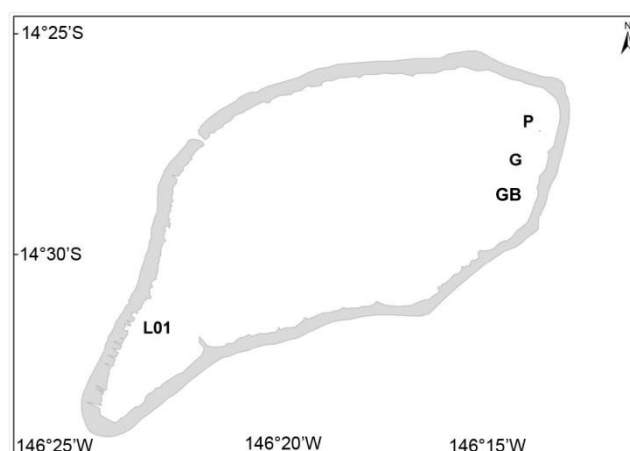
As highlighted by Charpy et al. (2012), phytoplankton nitrogen requirements in Ahe lagoon cannot be filled only by the available water column nitrogen concentrations and by ocean water inputs. As a consequence, other nitrogen sources involved in the functioning of these ecosystems need to be quantified to explain these systems' productivity. The present work contributes to this issue, with an assessment of benthic nitrogen fluxes in Ahe Atoll lagoon. By comparing sediment zones directly under and outside the influence of pearl oyster culture, we assessed whether shellfish mariculture activity could enhance (1) nitrogen transfer from the water column towards the sediment interface (*eg* nitrogen sedimentation rates) and (2) nitrogen remineralization and renewal in the water column (*eg* inorganic nitrogen fluxes at the water-sediment interface).

## Materials and Methods

### Study area

Ahe Atoll is located in northwestern Tuamotu Archipelago (French Polynesia), 500 km northeast of Tahiti Island (Fig. 5.1). Ahe is defined as a semi-enclosed atoll (Thomas et al. 2010). The mean depth is around 40m and the average water residence time (ratio of lagoon volume to average water input rate) was estimated at 34 days (Pagès & Andréfouët 2001). Dumas et al. (2012) recently characterized the spatial variation of residence and flushing time in different weather conditions, and the average renewal time was estimated to be around 80 days.

Our measurements were performed at four stations and two depths: 27 and 17 m. Station L01 (beneath pearl oyster spat collectors), P (outside the reared zone, as control), G (close to grafted pearl oyster structures, as control) and GB (beneath grafted pearl oysters structures), during 1 week in October 2010 (Fig. 5.1).



**Fig. 5.1.** Location of the 4 sampling stations.

Pearl oyster culture at station L01 consisted of oyster spat collectors. These collectors consisted of ropes of about 1.5 m long, hanging vertically, at a frequency of 3 collectors per meter. The density recorded was 58 ind. m<sup>-2</sup> (total biomass of 129.5 g m<sup>-2</sup>). Station GB was located under grafted oysters attached to two long lines. The grafted oysters were reared in protected nets, pooled by 20 and 30 individuals. In GB station, density was 14 ind. m<sup>-2</sup> (total biomass of 5560 g m<sup>-2</sup>).

### **Water-column characteristics**

Water was collected with a 5 l Niskin bottle. Samples were collected from subsurface, and every 10 m at depth. The last sample was taken 2 m above the bottom. The bottle content was used to fill different small bottles for subsequent chemical analyses. The remaining was transferred to plastic tanks for the determination of particulate organic material (POM), seston, and particulate organic nitrogen (PON). These plastic tanks were kept in dark cool boxes, in order to avoid any elevation of temperature and any biological activities of autotrophic materials.

Ammonium concentration was determined fluorometrically with a Turner TD-700, using the ortho-phthaldialdehyde method as described in Holmes et al. (1999). Soluble reactive phosphate (SRP) concentrations were measured manually with a Shimadzu UV-mini 1240 spectrophotometer (cell length: 10 cm), using the molybdenum blue reaction (Murphy and Riley, 1962). These parameters were thus analysed within 2 h after sampling. A second set of samples was fixed using HgCl<sub>2</sub> (Kattner 1999) prior to nitrate and nitrite (NO<sub>3+2</sub>), Silicates (Si(OH)<sub>4</sub>) and SRP analyses. All samples were stored in a dry cool place until analysed by colorimetry using a Technicon Autoanalyzer III system (Strickland & Parsons 1972, Aminot & K erouel 2004).

Filtrations were performed immediately upon trip. Whatman GF/F glass filters were previously combusted at 450°C. They were rinsed with distilled water before filtration of the sample. Water was filtered at 0.7 bars vacuum. Samples were rinsed with a solution of ammonium formiate at 68 g l<sup>-1</sup>, isotonic with the sea water, in order to remove the salt from the filter before drying. All filters were dried at 50 °C, and weighed. Filters were combusted at 450 °C, and weighed to obtain the total organic material (POM).

### **Sediment characteristics**

The organic matter in sediments was measured in the three upper centimetres of the sediment, on 3 randomly samples taken by divers, with 4.2 cm corers (surface of 13.8 cm<sup>2</sup>). Following the "losses on ignition method", aliquots were dried at 70 °C for 4 h and weighed. Then to assess the sediment carbon we calcinated them at 250°C for 16 h, and re-weighed after cooling (see Kristensen & Andersen, 1987). A final calcination at 450°C was performed to obtain the total organic content. Only one sample was analysed at each station. Samples of 100 g of sediment

were taken for granulometry analysis. Sediment was dried at 70°C for 24 h, and fractions were sorted through a standardised column of sieves, according to AFNOR standards NF X 11-506, and weighed after shaking for 15 min.

### **Benthic fluxes**

Sediment fluxes were measured in situ using the benthic flux chambers method (Mazouni et al. 1996, Boucher et al. 1998). Four transparent benthic chambers (clear metacrylate hemispheres) each with a volume of 15 l and a surface of 0.114 m<sup>2</sup> were randomly positioned by SCUBA divers at the different stations, ensuring minimal sediment disturbance. They were hermetically closed and sampling was made using 60 ml syringes every 60 min. The total incubation time was 120 min, in order to calculate fluxes during the initial linear section of the theoretical curve of nutrient production. The fluxes were calculated after the incubation time as the difference between initial and final concentration of nutrient.

### **Nitrogen transfer from water column to sediments**

A sediment trap was used to quantify the fluxes of POM, PON and PIM to the sediments. Methodological constraints limited the use of sediment particle traps at the different stations. The traps needed to be positioned during 1 day before to be started and then measurements were performed during 2 days. So 7 days were needed for two stations measurements (under pearl oysters and control). The limitation of the field experiment (9 days), did not allow measurements in more than two stations. The model was a Technicap PPS 4/3, with a height of 1 m and an inner aperture of 0.05 m<sup>2</sup> (diameter 0.25 m). The aspect ratio of the trap was then of 4.9. The trap was located by divers at 3 m above the sediment as proposed in previous works (Storlazzi et al. 2011). Filtrations of the material collected in the sediment trap, were performed as described for water column (see Section 'Water-column characteristics'), and some filters were used for CHN analyses (PON).

## **Results and Discussion**

Ammonia, nitrate and nitrites concentrations in the water column were significantly lower than those recorded by Grenz et al. (2010) in New Caledonia, with 0–2 µM N measured at 20 m depth (Table 5.1). Conversely, SRP concentrations were in the same range of these authors findings, with 0.01–0.3 µM P, as well as for silicates 1.3–5.5 µM Si(OH)<sub>4</sub>.

Sedimentation rates were significantly different between stations, with a total sedimentation rate five times higher for station L01 (below oyster spats collectors) than in station P (Fig. 5.2). Similarly, sedimentation rates of POM and PON were respectively three times and seven times higher under oyster facility than at control (Table 5.1). This result supports the

hypothesis that shellfish activity enhances the transfer of particulate material from the water column to the sediment (Vacelet et al. 1996, Mallet et al. 2006). However, although oysters may have contributed to increased sedimentation rates at station L01, organic content of the sediment collected in the traps of the same station (31%) was not higher, and even lower, than POM content at control (46%) (Fig. 5.3). This may indicate that the sedimentation enhancement is due to the reduction of flow by the rearing structures rather than by oyster excretion (Nugues et al. 1996). The lower percentage of POM in the traps at the cultured site could be due to a preferential utilization of this organic material by oysters in the water column.

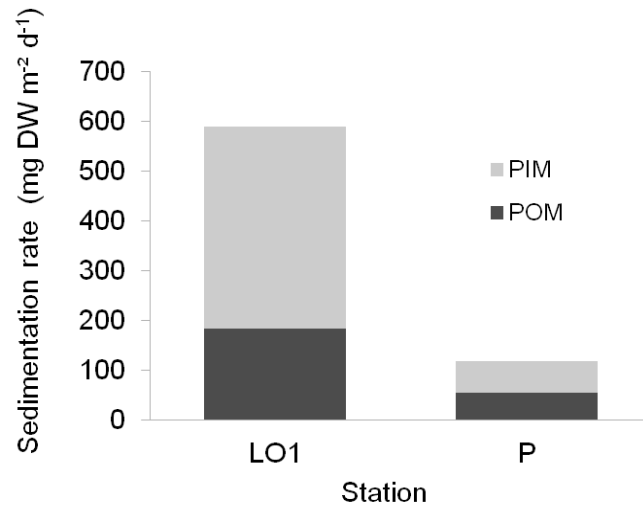
**Table 5.1.** Water column characteristics measured near the bottom and sedimentation rates. Depth (m), water temperature (°C), nutrient concentrations in the water column expressed in  $\mu\text{M}$ ; PON: particulate organic nitrogen ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$ ); TPM: total particulate material ( $\text{mg dry weight m}^{-2} \text{h}^{-1}$ ); POM: particulate organic material ( $\text{mg dry weight m}^{-2} \text{h}^{-1}$ ).

	Water-column								Sediment		
	Depth	Temperature	NH <sub>4</sub>	PO <sub>4</sub>	Si(OH) <sub>4</sub>	NO <sub>2</sub>	NO <sub>3</sub>	PON	TPM	PON	POM
<b>L01</b>	27	26.8	0.1	0.3	1.4	0.03	0.09	1.5	598.5	32.6	184.8
<b>P</b>	27	26.8	0.01	0.3	1.3	0.02	0.06	1.8	118.8	4.5	55.1
<b>G</b>	17	27	0.05	0.3	1.8	0.03	0.1	1.9			
<b>GB</b>	17	27	0.05	0.2	1.4	0.05	0.06	-			

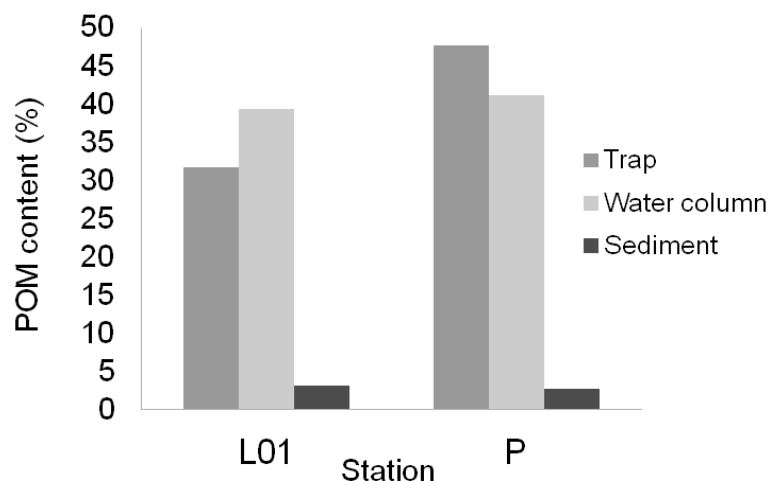
The sediment granulometry corroborates the results on sedimentation rates (Fig. 5.4). The sediment grain structure was also different between stations. The percentage of small grain size fraction (663  $\mu\text{m}$ ) observed below the oysters culture (28% and 15%) for stations L01 and GB was more important than in the outer (control) stations (17% and 5%) at 27 and 17 m depth, respectively. Otherwise, the high percentage of the largest particles recorded in station L01 and GB were mainly due to shell fragments.

While our sedimentation rates are of the same order of magnitude than described under oyster culture (Clavier et al. 1995, Crawford et al. 2003), they correspond to the lowest values reported by these authors. Despite the higher organic sedimentation level we found under oyster culture, the sediment organic content was similar at the two deepest stations (3%). The same pattern (*ie* similar organic matter enrichment) was observed in the shallowest stations whether or not under the direct influence of grafted oysters.

Assessing sediment enrichment is an important issue in evaluating the impact of shellfish farming on lagoon ecosystems. An excessive content of organic matter in the sediment (9–10%) could lead to a degradation of the benthic communities (Chivilev and Ivanov 1997). Here, the low values of organic matter in Ahe lagoon indicate that the pearl culture influence has not reached a detrimental level for the benthic communities.



**Fig. 5.2.** Comparison of sedimentation rate between the two stations, L01 under oyster culture, and P out of oysters influence (control). Total particulate matter (TPM) is divided into organic (POM) and inorganic (PIM) material. Fluxes are expressed as mg of dry weight per day.

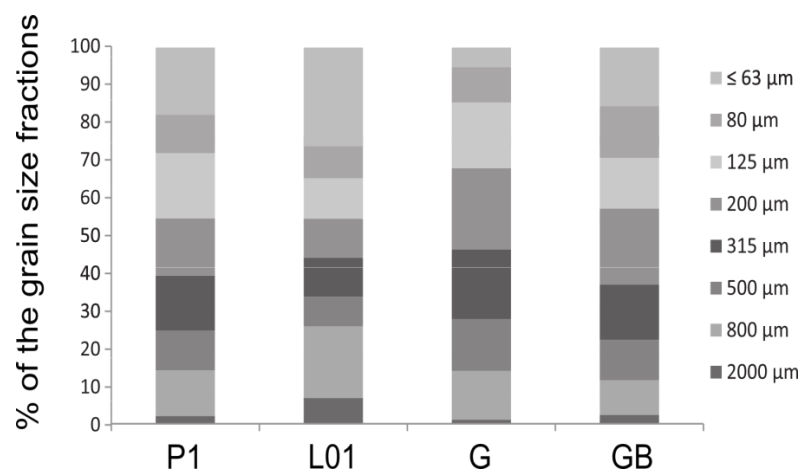


**Fig. 5.3.** Percentage of POM contained in the different compartments at the two stations, under pearl oyster spat collectors influence (L01) and outside the pearl oyster spat collectors influence (P-control).

Previous studies also found this same discrepancy between organic matter transfer from the water column and the organic content in the sediments (Mallet et al. 2006, Mitchell 2006). We suggest, based on these results that organic matter transferred from the water column, is not stored in the sediment, but is either transported and deposited elsewhere or rather used by the local benthic communities. Several studies pointed out that organic material could be consumed rapidly through remineralization and bioturbation processes at the sediment–water interface, and serve as a source of nutrients to the water column. However, our benthic fluxes data show



that maximum values of benthic nitrogen fluxes (DIN) were recorded in stations directly under the influence of pearl oyster culture, with 32 and 36  $\mu\text{mol N m}^{-2} \text{h}^{-1}$  for station GB and L01, respectively (Fig. 5.5). These values are in agreement with Stimson and Larned (2000) and Lourey et al. (2001) in Australia. Grenz et al. (2010) also obtained values from -5 to 70  $\mu\text{mol N m}^{-2} \text{h}^{-1}$  of  $\text{NH}_4$  from core incubations in New Caledonia lagoon. They are also in agreement with Boucher and Clavier (1990) for  $\text{NH}_4$  benthic fluxes found in grey-sand sediment ( $27.5 \pm 4 \mu\text{mol N m}^{-2} \text{h}^{-1}$ ) in New Caledonia lagoon. Nevertheless, we found no pattern of nutrient and organic matter benthic fluxes that could be related to pearl oyster culture or to sedimentation rates (Kruskal–Wallis,  $p < 0.01$ ).

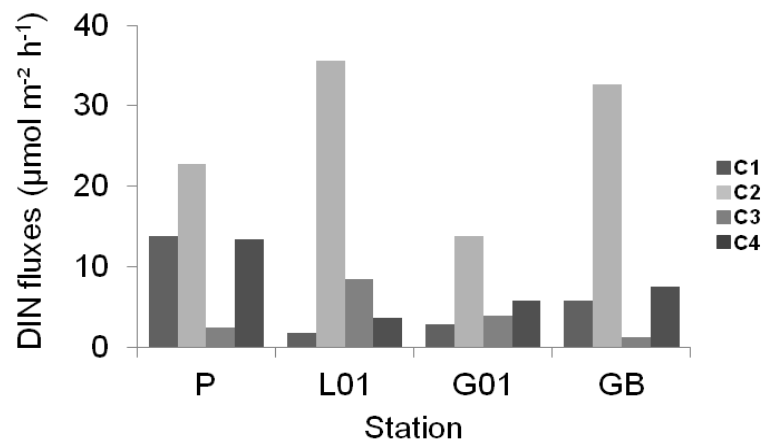


**Fig. 5.4.** Sediment granulometry expressed as the percentage of the different particles size fractions.

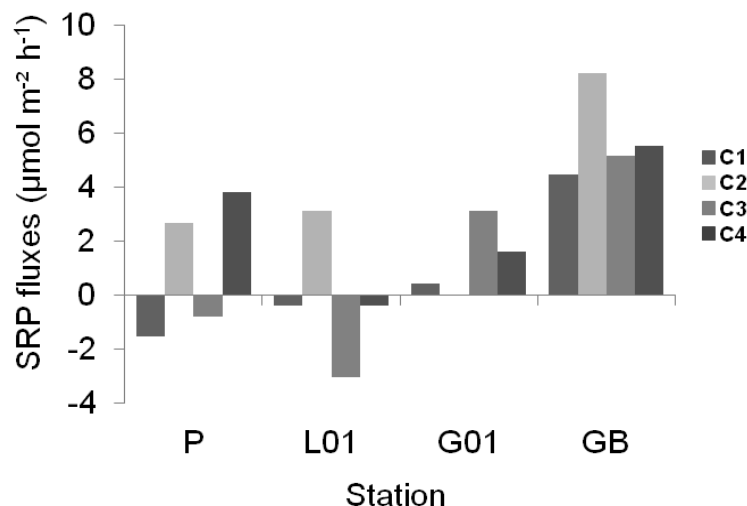
SRP fluxes varied between -3 and 8  $\mu\text{mol P m}^{-2} \text{h}^{-1}$  (Fig. 5.6). Maximum values were recorded in the shallowest zone directly under the oyster's facility (station GB). At this station, the sediment interface act as a net source of SRP for the plankton communities. SRP fluxes were in the same range as those measured by Stimson and Larned (2000) and Grenz et al. (2010). Conversely, our results did not correspond with those calculated in Tikehau lagoon by Charpy-Roubaud et al. (1996) who reported 0.03–0.43  $\mu\text{mol P m}^{-2} \text{h}^{-1}$  on the basis of diffusive fluxes only (Fick' first law of diffusion). At the deepest stations, whether or not under oyster frames, the variability of SRP fluxes is extreme, indicating SRP uptake or release. These variations cannot be related to the oxic conditions prevailing in the sediments, as they were equivalent for all the stations, with an oxic limit around 3–6 cm (Bodoy, unpublished data). All these aspects highlight that benthic nutrient fluxes in Ahe lagoon seem to be mostly controlled by other biological processes (*eg* bioturbation, microphytobenthic activity, remineralization).

$\text{Si}(\text{OH})_4$  fluxes recorded at the water–sediment interface were in the same range as Grenz et al. (2010) in New Caledonia's lagoon at 20 m depth (Fig. 5.7). They were higher than those

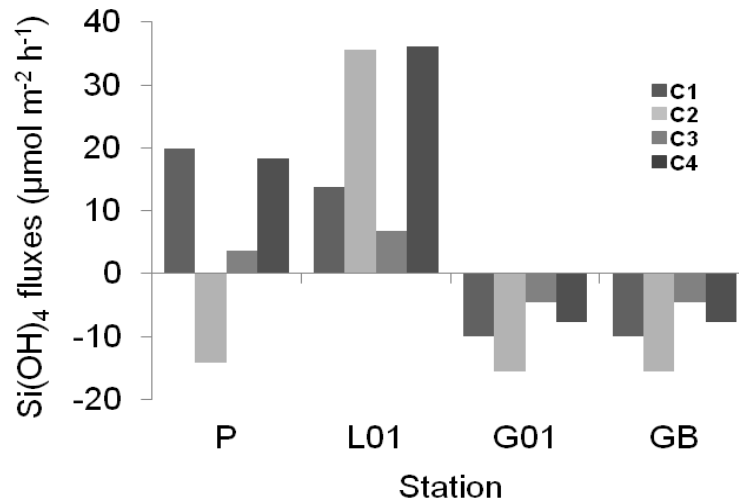
calculated by Charpy-Roubaud et al. (1996) in Tikehau lagoon with  $0.1\text{--}3.3 \mu\text{mol SiO}_2 \text{m}^{-2} \text{h}^{-1}$ . When irradiance increased (*ie* in our shallower stations G and GB),  $\text{Si(OH)}_4$  uptake indicated that they were intercepted by the diatom biofilm as shown in Clavier et al. (1995) and Srithongouthai et al. (2003). Conversely, in the deeper stations, sediments act as a source of silicates to the water column and may thus contribute to the pelagic primary production. Therefore, biofilms at the water sediment interface are likely to modify the solute exchange rates between the sediment and the water column (Srithongouthai et al. 2003). The Chl-*a* content of the sediment at station G was about 2.6 times higher than at station P, and 1.3 higher at station L01 (Charpy, unpublished data).



**Fig. 5.5.** DIN fluxes at the water-sediment interface measured in the four benthic chambers at the different stations ( $\mu\text{mol N m}^{-2} \text{h}^{-1}$ ).



**Fig. 5.6.** SRP fluxes at the water-sediment interface measured in the four benthic chambers at the different stations ( $\mu\text{mol N m}^{-2} \text{h}^{-1}$ ).



**Fig. 5.7.**  $\text{Si(OH)}_4$  fluxes at the water-sediment interface measured in the four benthic chambers at the different stations ( $\mu\text{mol Si(OH)}_4 \mu\text{mol N m}^{-2} \text{h}^{-1}$ ).

## Conclusion

This preliminary study of the functioning of the benthic interface in an exploited lagoon in French Polynesia highlighted its potential contribution to the phytoplankton communities nitrogen demand. While highly variable, benthic nitrogen fluxes could contribute up to 28% of the nitrogen demand in the water column. Furthermore, an indirect influence of the oyster frames was found on nitrogen transfer from the water column. From our results, it appeared that the contribution of the sediments was controlled by the sedimentation rate, the organic matter renewal and the depth. The benthic system might sustain either nitrogen recycling for the benthic biofilm in shallowest stations (17 m), where the irradiance is sufficient to ensure a high phytobenthic production, or diatom production in the overlying water column, by providing silicates for these planktonic communities. Further investigations are needed to confirm this hypothesis at a larger scale.

## Acknowledgements

This work was supported by the European Development Fund, the French Agency of Development (AFD), the National Institute of Water and Atmospheric Research (NIWA) in collaboration with the Service de la Perliculture and the University of French Polynesia. We would like to thank the two anonymous reviewers for their help in improving the manuscript.

## Synthèse de la Partie

Les résultats des différentes séries d'expérimentations réalisées *in situ* dans les lagons de Tahiti (Chapitre 4), Mangareva (Chapitre 4) et Ahe (Chapitres 4 & 5) montrent une influence significative de la perliculture sur le recyclage des nutriments, au niveau du compartiment benthique mais plus particulièrement dans la colonne d'eau.

Les flux produits par les élevages dans la colonne d'eau ont montré d'importantes variations, en fonction du temps d'immersion des lignes et des sites étudiés (**Chapitre 4**). Ces variations s'expliquent par des conditions environnementales différentes entre les sites mais également par des différences de la quantité et/ou de la composition des communautés du biofouling présentes sur les structures d'élevage.

L'environnement hydrobiologique semble jouer un rôle important sur les flux à une échelle spatiale plutôt que temporelle. En effet, les flux produits par des huîtres perlières sans biofouling (PO) au cours d'une année (Tahiti) n'ont pas montré d'évolution pouvant être liée aux variations des conditions environnementales (*eg* température, chlorophylle). En revanche, des différences apparaissent entre les sites échantillonnés, laissant supposer que les conditions environnementales propres à chaque site influencent la quantité de nutriments régénérés. Exprimé en poids de chair sèche, une huître de 1 g produit en moyenne  $0.29 \mu\text{mol NH}_4 \text{ h}^{-1}$  à Tahiti, quand elle produit  $1.68$  et  $3.08 \mu\text{mol NH}_4 \text{ h}^{-1}$  à Ahe et Mangareva respectivement. Plusieurs facteurs, notamment la température et la biomasse phytoplanctonique (chl-*a*) pourraient agir en interaction. Les flux les plus importants ont été enregistrés à Mangareva, là où la quantité de chlorophylle-*a* était également la plus importante ( $1.1 \mu\text{g l}^{-1}$  à la ferme), ce qui pourrait expliquer un métabolisme plus actif des animaux sur ce site (Yukihira et al. 1998). De plus, au moment des mesures, la température était de  $26^\circ\text{C}$ , ce qui correspond à un optimum thermique pour les espèces du genre *Pinctada* (Yukihira et al. 2000, Saucedo et al. 2009). La qualité de la nourriture et l'état physiologique des animaux pourrait également contribuer à expliquer des variations entre les sites. Ces 2 facteurs peuvent en effet influencer la mobilisation des différents constituants biochimiques lors du catabolisme, modifiant ainsi la balance entre l'excrétion et la conservation des nutriments dans l'organisme (Kreeger et al. 1995, Hawkins et al. 2002). Une excrétion importante d'azote (relativement à la respiration) traduit l'utilisation des protéines comme substrat du catabolisme, reflétant généralement une demande énergétique importante nécessaire à soutenir la gamétogenèse (Hawkins & Bayne 1985, Mao et al. 2006). La qualité de la ressource nutritive influence donc également directement ces ajustements métaboliques.

Nos résultats mettent également en évidence que l'accumulation de biofouling sur les structures d'élevage et sur les huîtres perlières, entraîne une augmentation de la régénération des nutriments dans la colonne d'eau. Les flux produits par des assemblages (CR) sont 4 fois plus importants que ceux produits par des huîtres perlières seules (PO), pour tous les sites étudiés (Tahiti, Ahe, Mangareva). L'augmentation des flux en présence de biofouling est attribuable à 2 processus différents. Premièrement, la présence d'organismes épibiontes tels que des ascidies ou des bivalves (sites de Ahe et Mangareva), peuvent directement contribuer à la régénération des nutriments dans la colonne d'eau *via* l'excrétion dissoute. D'autre part, l'accumulation du biofouling se traduit également par une accumulation de matière organique le long des cordes ou des filets d'élevage, qui contribue à former un véritable « compartiment sédimentaire suspendu » dans la colonne d'eau. Au sein de ce compartiment, des processus de minéralisation de la matière organique se produisent, qui participent en plus de l'activité métabolique des huîtres perlières et des épibiontes, à la « production » de nutriments vers la colonne d'eau. Ce processus est notamment à l'origine de l'augmentation des flux de nutriments observée après 10 mois de colonisation à Tahiti, où la présence d'un bassin versant a favorisé l'accumulation de matière organique. Une augmentation de la température de l'eau pourrait également favoriser la reminéralisation au sein de ces compartiments.

Les résultats présentés dans le **Chapitre 5** confirment l'influence de la perliculture sur le couplage benthopélagique. Des taux de sédimentation plus importants de matière organique particulaire ont été enregistrés au niveau des stations situées sous les élevages ( $600 \text{ mg m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ) en comparaison avec des sites non influencés par la perliculture ( $100 \text{ mg m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ). La matière qui sédimente proviendrait à la fois des biodépôts produits par les filtreurs en élevage et de la sédimentation de la matière en suspension au niveau des filières qui représentent un obstacle physique pour le courant. En revanche, l'augmentation de la sédimentation ne se traduit pas par un enrichissement du sédiment en matière organique. Au niveau de 2 stations sous des filières d'huîtres perlières ou en dehors de l'influence de celles-ci, les teneurs en matière organique du sédiment étaient <5%. La matière qui sédimente est donc probablement rapidement reminéralisée au niveau des couches superficielles du sédiment. Ceci explique les valeurs des flux benthiques d'azote enregistrés au niveau des filières ( $34 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ), qui constituent ainsi une source importante de nutriments pour la colonne d'eau.

L'ensemble de ces travaux réalisés *in situ* confirment bien l'influence des élevages perlicoles sur la disponibilité des nutriments dans le milieu. A partir des flux d'azote mesurés à différents interfaces sur le site d'Ahe, la contribution des élevages à la demande en azote du phytoplancton pour la production primaire a été calculée. Les résultats montrent une contribution très

importante de la « production » d'azote dans la colonne d'eau (70%), comparativement au recyclage benthique qui ne représente que 28% des apports.

Ces résultats fournissent de nouveaux éléments dans la compréhension de la production phytoplanctonique dans le lagon d'Ahe. Dans ce lagon, la production primaire est attribuée à 36% au nanophytoplancton, qui ne représente que 21.6% de la biomasse en chlorophylle-*a* (Lefebvre et al. 2012). Ce ratio est supérieur à ceux rencontrés dans d'autres lagons où 20% de biomasse nanophytoplanctonique contribuent en général à seulement 20% de la production primaire totale, l'essentiel de la production primaire étant assuré par le picophytoplancton (Charpy 1996). D'autre part, les valeurs enregistrées restent importantes, comparables à certains écosystèmes tempérés (Jouenne et al. 2007). Or, les faibles concentrations ambiantes mesurées et la stœchiométrie des nutriments ( $N:P < 6$ ) indiquent une limitation de la production primaire par l'azote, ne permettant pas d'expliquer ces taux de production primaire. Une des hypothèses proposée par Lefebvre et al. (2012) et Charpy et al. (2012) était alors que la présence d'importantes biomasses d'huîtres perlière dans le lagon pourrait fournir les éléments nutritifs nécessaires à la production primaire *via* des mécanismes de recyclage rapide. Les résultats de notre étude confirment cette hypothèse puisque les structures d'élevage représentent effectivement une source importante de nutriments pour la colonne d'eau. Ces nutriments sont rapidement assimilés, n'induisant pas d'augmentation de la concentration dans le milieu mais permettant de soutenir des taux importants de production primaire.

---

## **SYNTHÈSE GÉNÉRALE & PERSPECTIVES**

---

## Introduction

Les bivalves jouent un rôle clé dans le fonctionnement des écosystèmes qui les supportent, contrôlant le couplage benthopélagique et la production phytoplanctonique par le biais de nombreuses interactions (Asmus & Asmus 2005, Dame 2012, Newell 2004). Ces relations se décomposent en un certain nombre de processus, qui agissent simultanément et exercent un effet positif (*eg* recyclage des nutriments, contrôle de l'eutrophisation) ou négatif (*eg* épuisement local du phytoplancton) sur la production biologique de l'écosystème. Les élevages de bivalves ont par ailleurs pour effet de créer des habitats, favorisant ainsi l'installation de nombreuses espèces (*ie* épibiontes) qui complexifient les interactions entre les bivalves et leur environnement (Wahl 2008).

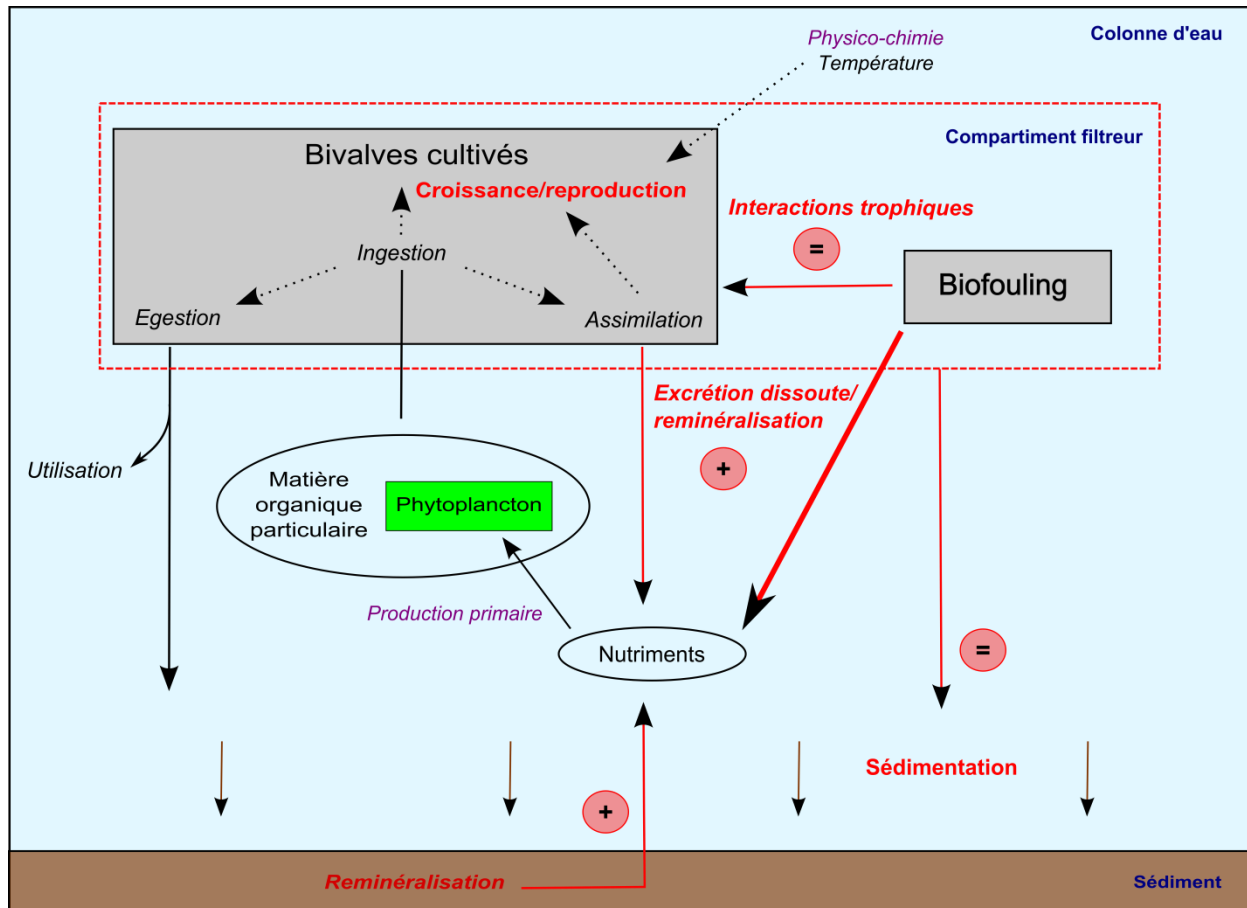
L'objectif de cette thèse était de mettre en évidence l'importance de certaines relations entre les huîtres perlières en élevage et leur environnement, qui n'avaient jusqu'alors jamais été décrites. Les élevages ont été considérés dans leur ensemble, en intégrant les communautés d'épibiontes qui représentent des biomasses importantes de filtreurs. La prise en compte du compartiment filtreur dans sa globalité nécessitait dans un premier temps de définir les relations interspécifiques et notamment la nature des interactions trophiques entre les huîtres perlières et les épibiontes. Jusqu'ici, seule la compétition avec d'autres bivalves avait été envisagée et mesurée par Addressi (1999).

Au terme de ce travail qui s'est appuyé sur plusieurs études réalisées *in situ*, dans différentes îles de Polynésie, des réponses ont pu être apportées concernant les 2 questions posées en introduction :

- Le biofouling affecte-t-il la production d'huîtres perlières, *via* des relations de type compétition trophique ?
- Les filtreurs en élevage (huîtres perlières et épibiontes) affectent-ils la dynamique des flux nutritifs dans la colonne d'eau et/ou le couplage benthopélagique ? Et quelles sont les conséquences sur le fonctionnement de l'écosystème planctonique ?

A partir de l'ensemble des résultats obtenus, un schéma récapitulatif simplifié du fonctionnement d'un écosystème perlicole, incluant le rôle du biofouling, peut être établi (Fig. 6.1). En s'appuyant sur ce schéma, les relations étudiées dans le cadre de cette thèse (en rouge sur la figure) sont évoquées dans les différentes parties de la discussion, pour aborder le fonctionnement général des élevages de bivalves en suspension ou pour apporter des conclusions plus spécifiques concernant la perliculture en Polynésie. Des perspectives découlant de ce travail sont également exposées au cours de la discussion.





**Fig. 6.1.** Schéma de fonctionnement simplifié d'un écosystème perlicole, identifiant le rôle du biofouling dans les différents processus. A l'échelle du « compartiment filtreur », les épibiontes étudiés entretiennent des relations trophiques de type non compétitives avec les huîtres perlières, tandis-que leur rôle dans le recyclage des nutriments au sein de la colonne d'eau peut être plus important que celui des huîtres perlières. Les élevages ont un effet positif sur la reminéralisation benthique mais n'induisent pas d'enrichissement du sédiment en matière organique.

### Développement du biofouling

Dans les différents chapitres de cette thèse, les communautés d'épibiontes ont été décrites pour plusieurs sites de Polynésie. Les principales espèces retrouvées sur l'ensemble des sites sont des ascidies (*Didemnum* sp. et *H. momus*), des bivalves (*P. maculata* et *Saccostrea* sp.), ainsi que des éponges (eg *Dysidea* sp.) ou encore des anémones (*Aiptasia* sp.). Les espèces dominantes des communautés sur chaque site étaient en revanche différentes. Ainsi à Mangareva, les ascidies étaient le groupe le plus abondant sur les filets (*Didemnum* sp. et *H. momus*), tandis que sur des chapelets à Ahe ou Rangiroa, de nombreux bivalves étaient installés. Sur ces 2 derniers sites, nous avons également pu noter la présence de nombreuses anémones, alors que très peu ont été observées à Mangareva. Par ailleurs, certains épibiontes observés en grande quantité sur les filières (eg *Didemnum* sp.) semblent être moins abondants sur les substrats rocheux naturels

dans les lagons. La perliculture pourrait faciliter l'installation et la prolifération de certaines espèces. Il est alors important, lors du transfert de naissains entre les îles notamment, de veiller à l'élimination complète des épibiontes afin d'éviter leur export et leur propagation sur de nouveaux sites. Les espèces du genre *Didemnum* sont notamment reconnues comme étant invasives et sont impliquées dans de nombreuses zones dans la réduction de l'abondance des communautés benthiques naturelles et la modification de la structure des communautés benthiques (Bullard et al. 2007, Smale & Childs 2011).

D'un point de vue de la dynamique de colonisation, nos travaux ont montré que les 3 premiers mois d'immersion sont marqués par une colonisation rapide, et par l'apparition de tous les épibiontes observés lors des suivis. Sur les différents sites, le poids d'épibiontes au terme de cette période représente entre 25% et 30% du poids total de la structure d'élevage (Tableau 6.1). La colonisation ralentit ensuite, probablement inhibée par la présence des espèces déjà présentes sur les structures. Entre 3 et 12 mois de colonisation, le poids d'épibiontes sur les structures n'évolue plus de façon significative. À Rangiroa sur des chapelets non nettoyés depuis environ 2 ans, le poids d'épibiontes représentait entre 30% et 50% du poids total des chapelets. Il semblerait donc qu'une stabilisation des communautés puisse être atteinte naturellement, contrôlée par les interactions inter- et intraspécifiques entre les organismes (Brown & Swearingen 1998, Cifuentes et al. 2010, Green & Schoener 1982). Il ne nous est malheureusement pas possible de confirmer cette hypothèse ici, suite au nettoyage accidentel de l'ensemble de nos filets par le perliculteur en juillet 2013 (Chapitre 2).

**Tableau 6.1.** Quantité d'épibiontes en gramme de poids humide après 3 mois d'immersion sur différents sites de Polynésie. Pour chaque site le nombre d'huîtres perlières dans une structure (filet ou chapelet) est indiqué entre parenthèses.

Site	Mangareva	Ahe	Rangiroa*
<b>Système d'élevage</b>	Filet kangourou (12)	Chapelets (45)	Filet kangourou (12)
<b>Poids d'épibiontes (g)</b>	1197	1530	456
<b>Poids relatif d'épibiontes sur la structure (dont bivalves) (%)</b>	25	30 (15)	30

\*résultats supplémentaires.

Finalement, les observations faites en plongée au niveau des zones d'élevages indiquent que les structures perlicoles concentrent généralement une faune variée et abondante, jouant le rôle de récif artificiel au sein des lagons où les structures coralliennes sont peu présentes et dispersées. Ceci est confirmé par les travaux de Cartier & Carpenter (2014) qui ont mesuré une plus grande abondance de poissons dans les zones autour des fermes du lagon d'Ahe. Les infrastructures d'élevages fournissent à la fois un substrat et une protection pour les larves et les juvéniles de

poisson, et les organismes du biofouling peut également constituer une ressource alimentaire pour certaines espèces.

### **Interactions entre les filtreurs en élevage et l'écosystème**

Le rôle des communautés d'épibiontes en termes d'interactions avec l'écosystème est très peu étudié, notamment en raison de la contrainte que le biofouling représente pour la production commerciale et de son nettoyage souvent systématique (*cf* Chapitre 1). Cette étude a pour originalité d'avoir analysé pour la première fois, le rôle « écosystémique » du biofouling en milieu tropical. Plusieurs études avaient mis en évidence une contribution importante de ces communautés aux flux biogéochimiques (*eg* oxygène, nutriments) dans des élevages suspendus, au Canada (Richard et al. 2007), en Norvège (Jansen et al. 2011) ou dans des lagunes méditerranéennes (Mazouni et al. 2001, Nizzoli et al. 2011). Les épibiontes peuvent exercer un double contrôle sur le compartiment planctonique, qui s'ajoute à celui déjà exercé par les bivalves, *via* la pression de prédation et le recyclage des nutriments.

### **Modification de la structure du compartiment planctonique**

L'activité de filtration des bivalves en élevage induit un contrôle négatif (*top-down effect*) sur la biomasse des communautés planctoniques (Dame 2012, Ogilvie et al. 2000). Ce contrôle est largement décrit dans la littérature, notamment dans le cadre d'études visant à estimer la capacité de charge des écosystèmes (*eg* Cugier et al. 2010, Dame & Prins 1998, Grant et al. 2008, Niquil et al. 2001). Les études concernant une potentielle modification de la composition des communautés planctoniques sont plus rares (Pietros & Rice 2003, Prins et al. 1995, Souchu et al. 2001, Trottet et al. 2008). Leurs conclusions s'accordent néanmoins sur le fait que les élevages favorisent plutôt le développement des organismes à croissance rapide (*eg* bactéries, picoplancton, diatomées). Cette modification de la composition de la population planctonique liée à une alimentation sélective des bivalves, peut affecter la qualité de la nourriture dans le milieu et donc potentiellement la croissance des animaux en élevage (Prins et al. 1998).

Au contraire des bivalves, la majorité des épibiontes (*eg* ascidies, éponges, bryozoaires) ne présente pas de sélectivité vis-à-vis de la nourriture (Topçu et al. 2012, Kang et al. 2009, Riisgard & Larsen 2010). Les résultats obtenus dans le Chapitre 3 ont effectivement montré que le régime alimentaire des ascidies suivait les variations de la composition phytoplanctonique du milieu. D'autre part, la présence d'épibiontes génère une diversification des communautés de filtreurs en élevage, susceptible d'élargir le spectre de rétention des particules comparativement à des filtreurs considérés isolément (Leblanc et al. 2003, Mook 1981). Les épibiontes pourraient alors avoir pour effet de diminuer la pression sélective exercée par les bivalves en élevage sur une ou plusieurs population(s) planctonique(s), permettant de conserver leur diversité

(diminution de la compétition interspécifique au sein du plancton). D'un point de vue écosystémique, le biofouling pourrait finalement être considéré comme un facteur d'accroissement local de la richesse spécifique, contribuant au maintien (structural et fonctionnel) des écosystèmes au travers de la complémentarité des espèces (facilitation, partage de la ressource) (Loreau et al. 2001).

### **Effet positif sur la régénération des nutriments**

Les résultats obtenus dans la Partie III confirment l'influence des filtreurs en élevage sur la régénération des nutriments (Forrest et al. 2009, Newell 2005), ainsi que l'importance des communautés d'épibiontes (Jansen et al. 2011, Mazouni et al. 2001, Richard et al. 2006). L'effet positif des élevages sur la production primaire pourrait ainsi contrebalancer l'effet négatif qu'ils exercent sur la biomasse phytoplanctonique *via* la filtration. L'estimation de la capacité de charge des écosystèmes supportant une activité d'aquaculture doit donc prendre en compte les rétroactions positives et négatives liées au métabolisme des bivalves, mais également à l'activité des communautés d'épibiontes, notamment dans les systèmes de culture en suspension. Par ailleurs, l'importance des taux de régénération de nutriments par les élevages pourrait finalement remettre en question l'effet des bivalves suspensivores sur la réduction des symptômes de l'eutrophisation dans certains systèmes.

#### ***Effet de la température***

Nous avons proposé que la température puisse être un facteur favorisant la reminéralisation au sein des complexes filtreurs – matière organique. Au cours du suivi annuel à Vairao, l'effet de la température était cependant confondu avec celui de l'accumulation du biofouling, ne permettant pas de distinguer le rôle de l'un ou de l'autre. Dans un contexte de réchauffement global, cet aspect devrait être approfondi, à la fois dans la colonne d'eau et au niveau du compartiment benthique, puisqu'un recyclage trop dynamique pourrait modifier les bilans nutritifs dans les lagons, et éventuellement conduire à terme, à un état d'eutrophisation des eaux dans certains lagons peu profonds présentant un temps de résidence des eaux important (lagons fermés).

Il serait donc intéressant de mener des expérimentations telles que celles réalisées dans le cadre de ce doctorat, sur plusieurs cycles saisonniers, dans un lagon comme celui de Takapoto.

Les flux de nutriments à l'interface entre les élevages et la colonne d'eau ont été peu étudiés comparativement aux flux benthiques. Dans les écosystèmes peu profonds semi-fermés exploités pour l'aquaculture, la production biologique est en effet principalement contrôlée par le couplage benthopélagique qui a fait l'objet de multiples études (*eg* Comeau et al. 2013, Dahlbäck & Gunnarsson 1981, Gibbs et al. 2005, Giles et al. 2006, Meseck et al. 2012). Dans des écosystèmes plus profonds (*eg* Ahe, Mangareva) la situation pourrait être différente. Ces

systemes présentent tout d'abord un ratio élevé du volume d'eau par rapport à la surface sédimentaire sous-jacente, ce qui a pour effet d'atténuer la contribution des flux benthiques au stock de nutriments dans le système pélagique. D'autre part, l'intensité du couplage benthopélagique peut s'affaiblir avec la profondeur, du fait de la dégradation progressive de la matière au sein de la colonne d'eau. Finalement dans ces systèmes, la contribution du compartiment pélagique à la production biologique peut être plus importante que celle du compartiment benthique. Dans le lagon d'Ahe, nos résultats montrent effectivement que l'apport d'azote « direct » au système pélagique (excrétion dissoute et reminéralisation au niveau des filières) contribue 2 fois plus à la demande en azote des producteurs primaires que l'apport *via* les flux benthiques (respectivement 70% et 26%). Ces résultats révèlent la nécessité d'étudier de concert les relations entre les différents compartiments (élevages – colonne d'eau – sédiment) dans les élevages suspendus.

### **Influence des conditions environnementales sur le métabolisme des bivalves**

Au travers des différents travaux réalisés dans le cadre de cette thèse, l'environnement de l'huître perlière a été exploré. Les 2 sites perlicoles étudiés (Ahe et Mangareva) sont très contrastés d'un point de vue de leur géomorphologie et de leur positionnement géographique, ce qui pourrait expliquer, tout en restant prudent sur d'éventuelles interprétations et discussions qui restent à développer, leur différence de fonctionnement. Cette variabilité intervient dès la base du réseau trophique, les signatures isotopiques de la MOP ( $\delta^{15}\text{N}$ ) étant différentes entre les 2 sites. Ceci traduit une utilisation (donc une disponibilité) différente des nutriments par les producteurs primaires à la base du réseau trophique. Les pistes à explorer ou à approfondir pour expliquer les signatures différentes des sources seraient tout d'abord une description précise de la composition de la MOP, mais également la diazotrophie et la reminéralisation au niveau du compartiment benthique. En effet, les sources présentant de faibles valeurs en  $\delta^{15}\text{N}$  sont généralement issues du phénomène de diazotrophie, c'est-à-dire la fixation du diazote par les cyanobactéries dans les systèmes oligotrophes (Lourey et al. 2003), alors qu'une signature élevée en  $\delta^{15}\text{N}$  est plutôt caractéristique du  $\text{NO}_3^-$ , produit de la nitrification, ou encore d'importantes quantités de détritrus dans la MOP. Tandis que le lagon d'Ahe est déjà étudié dans le cadre de plusieurs programmes de recherche, le fonctionnement du lagon de Mangareva n'a jamais été étudié et les résultats obtenus ici montrent qu'il peut difficilement être assimilé à celui des lagons d'atolls. Étant donné l'importance de l'activité de perliculture dans cet archipel et la qualité des perles obtenues, il apparaît nécessaire de poursuivre les efforts pour comprendre les particularités de ce lagon.

Les différences de fonctionnement de ces écosystèmes ont une incidence directe sur le métabolisme des huîtres perlières, qui s'est traduite dans notre étude par des niveaux d'excrétion d'azote différents ainsi qu'un fractionnement isotopique différent, ce dernier point restant à confirmer. Comme cela a été évoqué dans la Partie II, ces différences peuvent s'expliquer par des orientations cataboliques différentes, en lien avec la ressource trophique et l'état de reproduction des animaux (Bayne 1976, Kreeger et al. 1995, Pecquerie et al. 2012).

Ces aspects pourraient être appréhendés plus précisément au cours d'études écophysiologicals précisant les ratios respiration/excrétion (O/N) en fonction de la quantité /qualité de la nourriture et de l'accumulation des réserves énergétiques (en lien avec la reproduction) chez l'huître perlière. Réalisées *in situ* dans des lagons aux caractéristiques différentes (*eg* atolls, îles hautes, différentes latitudes), ce genre d'expérimentation permettrait de progresser dans la compréhension du fonctionnement physiologique de l'huître perlière *P. margaritifera* dans son aire de répartition.

#### ***Caractérisation de la ressource trophique***

Une des limites à l'interprétation de certains de nos résultats réside dans le manque d'informations qui ont pu être collectées concernant le compartiment planctonique dans les différents lagons étudiés. La ressource trophique est déterminante pour les différentes fonctions de l'huître perlière que nous avons étudié (*eg* reproduction, excrétion) et de nombreuses questions restent à résoudre quand à l'importance de la composition du plancton notamment, sur ces fonctions.

Il conviendrait donc de compléter la description des sources de nourriture potentielles de l'huître perlière dans le milieu naturel. Les efforts devraient notamment porter sur l'identification des nanoflagellés hétérotrophes mais également des organismes de la fraction 20 - 80  $\mu\text{m}$ , qui pourraient représenter une source importante de nourriture pour les huîtres perlières.

Par ailleurs, un suivi régulier des populations phytoplanctoniques devrait se dérouler sur une période de 2 années, afin d'examiner une éventuelle dynamique saisonnière, comme nous l'avons proposé pour les Gambier (Chapitre 3), et qui a également été évoquée par d'autres auteurs pour Ahe (Thomas 2009).

### **Application des résultats à la perliculture**

Au-delà des connaissances apportées par ce travail concernant le fonctionnement des lagons exploités pour la perliculture, certains résultats ont également un intérêt appliqué et fournissent des informations dans une optique d'amélioration des pratiques zootechniques.

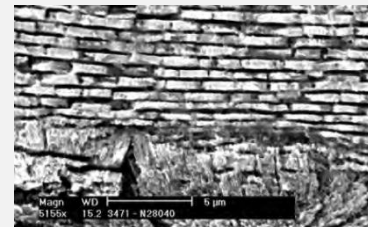
## Gestion du biofouling

Un des résultats marquants de cette thèse concerne l'absence d'impact négatif du biofouling observée sur les huîtres perlières, expliqué par la nature des relations trophique avec les différents épibiontes étudiés. Un tel résultat remet en question les pratiques de gestion actuelles du biofouling, dans la mesure où aucun effet bénéfique du nettoyage n'a été démontré ni sur la croissance, ni sur la survie, ni sur la reproduction des huîtres perlière, dans notre contexte expérimental. Par ailleurs, la colonisation étant la plus importante pendant les 3 premiers mois, chaque nettoyage constitue finalement une perturbation de la succession naturelle (qui tend à se stabiliser selon nos observations) et favorise une recolonisation plus intense. A partir de ces informations, il pourrait être envisagé de ne plus nettoyer les huîtres perlières pendant la phase de pré-grossissement (*ie* avant la greffe), ou au moins de ne pas utiliser un pas de temps de 3 mois qui semble inadapté. Il est tout de même important de souligner que notre suivi temporel n'a concerné que le site de Mangareva et que l'application de ces recommandations à d'autres sites devrait faire l'objet d'études supplémentaires préalables. Ceci est notamment important pour des sites où les communautés d'épibiontes sont dominées par des bivalves, qui peuvent, au-delà d'une certaine quantité, altérer l'efficacité de filtration de l'ensemble des filtreurs en assemblage (Addessi 1999).

### *Impact du biofouling sur la biominéralisation coquillère*

Cette étude a montré que le biofouling n'avait pas d'impact négatif sur des huîtres perlières d'un âge de 2 à 3 ans (non greffées). La suite de ce travail devra déterminer s'il en est de même pour le produit final : la perle. Pour se rapprocher de cet objectif, des mesures sont actuellement en cours visant à déterminer si le biofouling a pu avoir un effet sur la croissance des huîtres perlières à une échelle microstructurale (ultrastructure de la coquille). Dans cet objectif des coupes de coquilles sont analysées en microscopie électronique à balayage, permettant d'observer la structuration des tablettes d'aragonite (nombre, épaisseur) sur les lots expérimentaux suivis à Tahiti et à Mangareva. Si ces résultats venaient à confirmer l'absence d'effet négatif des épibiontes sur la croissance des huîtres perlières à une échelle d'observation plus précise, cela suggérerait que la formation de la perle ne devrait pas non plus être affectée par le biofouling.

**Fig. 6.2.** Tablettes d'aragonite d'une coquille d'huître perlière, observées au microscope électronique à balayage.



Au-delà des économies générées, le fait de ne plus nettoyer les huîtres perlières pourrait également être bénéfique à d'autres niveaux. Concernant l'environnement d'abord, puisqu'en

effet cela permettrait de limiter la dispersion d'espèces nuisibles (*eg* anémones) dans les lagons, plusieurs perliculteurs ayant rapporté que lorsque le nettoyage se fait directement sur les filières, ils assistent à une recrudescence de la présence des anémones. Le nettoyage reste en revanche nécessaire avant tout transfert éventuel de cheptel entre les îles.

Un autre aspect concerne l'effet du stress engendré par les nettoyages. Il est apparu au cours de cette étude que les manipulations répétées des huîtres perlières pour le nettoyage pourraient effectivement inhiber le passage du sexe male au sexe femelle. Dans un objectif d'optimisation de la production, les pratiques zootechniques doivent être améliorées et ces aspects de stress devraient donc être appréhendés plus en détail. Ceci est notamment important dans le cadre du développement d'écloseries, pour lesquelles le contrôle de la reproduction nécessite d'obtenir des stocks importants de femelles (génitrices).

### **Impacts environnementaux de la perliculture**

Une des problématiques environnementales de l'aquaculture est liée à l'accumulation de matière organique au niveau du compartiment benthique, pouvant conduire à une progressive anoxie des sédiments et à une détérioration des communautés benthiques (Chivilev & Ivanov 1997, Stenton-Dozey 2001). Nos résultats indiquent que, dans l'état actuel d'exploitation du lagon d'Ahe, la sédimentation induite par les élevages ne représente pas un tel risque, aucun enrichissement du sédiment en matière organique n'ayant été observé. La hauteur de la colonne d'eau limite vraisemblablement ces effets, qu'il serait en revanche pertinent d'étudier dans des lagons peu profonds où le couplage benthopélagique joue probablement un rôle plus important.

Les concentrations en chlorophylle-*a* enregistrées dans les lagons étudiés, exploités pour la perliculture (Ahe, Mangareva), figurent parmi les valeurs les plus élevées observées pour des lagons Polynésiens (Charpy et al. 1997). L'effet net de la perliculture pourrait donc être de favoriser la production primaire par le biais d'un recyclage rapide de l'azote plutôt que d'épuiser le milieu *via* la filtration des huîtres perlières. Le modèle de capacité trophique développé pour le lagon de Takapoto (Niquil et al. 2001) indiquait déjà une consommation négligeable de la production primaire par les huîtres perlières (0.24%). La ressource trophique semble donc loin d'être pleinement exploitée. L'effet additionnel des épibiontes devrait également être négligeable au vu des taux de filtration mesurés pour les ascidies. Une estimation précise de la capacité de charge des lagons nécessiterait néanmoins d'inclure les données sur les épibiontes (cette étude et Addessi 1999 pour les bivalves) qui représentent des densités importantes sur les filières. Il serait également important de prendre en compte les aspects qualitatifs, à savoir évaluer l'impact des élevages sur l'évolution de la composition des communautés phytoplanctoniques. Ceci pourrait être réalisé en comparant la composition des communautés



planctoniques dans différentes zones d'un lagon, occupé ou non par des fermes perlières ou encore en décrivant ces communautés dans des lagons présentant un fonctionnement similaire, l'un exploité pour la perliculture l'autre non.

A l'échelle des lagons, l'étendue spatiale de l'effet positif des élevages sur la production primaire semble limitée, les concentrations les plus élevées en phytoplancton étant observées dans les zones où l'activité perlicole est la plus développée (Delesalle et al. 2001, Lefebvre et al. 2012). Lors d'épisodes de vent, cette production pourrait cependant être exportée à l'écart des zones d'élevage, contribuant à expliquer les pics ponctuels de concentration en chlorophylle-*a* parfois observés dans les lagons (Fournier et al. 2012b, Thomas et al. 2010).

#### ***Modélisation***

Le modèle proposé par Niquil et al. (2001) a permis de décrire les flux de carbone entre le compartiment planctonique et les huîtres perlières en culture et d'estimer la capacité trophique du lagon de Takapoto. Il serait intéressant de faire évoluer ce modèle en y intégrant 1/ les processus de régénération des nutriments liés à la perliculture, et 2/ le rôle additionnel des épibiontes dans la consommation du plancton, afin de simuler l'ensemble des interactions existant au sein du réseau trophique des lagons.

D'autre part, dans la mesure où un modèle DEB a été développé pour l'huître perlière (Fournier 2012), il serait d'autant plus intéressant de le coupler avec le modèle d'écosystème, ce qui permettrait d'appréhender l'influence du métabolisme des animaux sur les processus écologiques à l'échelle des zones cultivées et réciproquement (Dabrowski et al. 2003).

---

## Liste des Tableaux & Figures

---

## Liste des Tableaux & Figures

### Liste des Figures

- Fig. 0.1. Différentes interactions entre les huîtres perlières, les communautés du biofouling et l'environnement lagonaire. L'impact du biofouling sur la perliculture sera étudié à l'échelle des populations (flèches vertes) et à l'échelle de l'écosystème (flèches rouges). .....7
- Fig. 0.2. Localisation et carte des archipels de Polynésie française. Identification de l'île principale : Tahiti. ....9
- Fig. 0.3. Huître perlière adulte. Vue externe de la coquille (gauche) et parties charnues (droite). ..... 10
- Fig. 0.4. Différents systèmes d'élevage des huîtres perlières. .... 11
- Fig. 2.1. Location of the two study sites in French Polynesia. Mangareva is located 1700 km south east of Tahiti, in the Gambier archipelago. .... 32
- Fig. 2.2. (a) Weekly mean of water temperature at the two study sites. Dashed line: Tahiti from March 2011 to May 2012; solid line: Mangareva from November 2011 to July 2013. (b) Monthly values of chlorophyll *a* concentration ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) recorded in Tahiti during the course of the experiment. Values are mean  $\pm$  standard deviation..... 36
- Fig.2.3. Clean (PO) and colonized (POBC) pearl oysters in Tahiti (a) and Mangareva (b) after one year of experiment..... 37
- Fig. 2.4. *P. margaritifera* growth in Tahiti over the 14 months of monitoring. Panels indicate: size increase (mm) for shell height (a, DVM) and shell Thickness (b, Thick); and measured total wet weight (c, TWW) and total flesh wet weight (d, TFWW). Values are mean  $\pm$  SE (n = 16). Solid line is for colonized pearl oysters (POBC) and dashed line for cleaned pearl oysters (PO). .... 38
- Fig. 2.5. Temporal progression of *P. margaritifera* growth in Mangareva. Size increase for shell height (a, DVM) and shell Thickness (b), weight increase for total wet weight (c, TWW) and measured flesh wet weight (d, TFWW), for the five groups and the three sampling dates. Error bars indicates standard error (n = 12). Duration of colonization for each group and each date is reported in Table 2.2. .... 39
- Fig. 2.6. Gonad development index (GDI) for pearl oysters reared in Tahiti: colonized pearl oysters (a, POBC) and cleaned pearl oysters (b, PO). Values are mean  $\pm$  SE (n = 16) of monthly subsample over the 14 months of monitoring. Horizontal line represents the mean value of GDI for the entire period of monitoring and colored areas above/below the continuous line indicate periods with values higher/lower than the mean..... 41
- Fig. 2.7. Frequency of maturity stages observed by histology during the experiment in Tahiti. (a) Pearl oysters colonized by biofouling (POBC) and (b) clean pearl oysters (PO). .... 42
- Fig. 3.1. Situation géographique des îles d'Ahe et Mangareva. Les croix localisent les stations de prélèvement correspondant à l'emplacement des filières d'huîtres perlières. .... 50
- Fig. 3.2. Évolution de la colonisation sur les filets d'huîtres perlières colonisées (POBC). Les nombres indiquent la durée de colonisation finale pour chaque date d'échantillonnage. .... 54
- Fig. 3.3. Ratios isotopiques moyens ( $\delta^{15}\text{N}$  vs  $\delta^{13}\text{C}$  en ‰) des huîtres perlières, des ascidies et de leurs sources de nourriture potentielles, aux Gambier. Les barres d'erreurs représentent l'écart-type (MOP : n = 3 ; POBC & PO : n = 5 ; *H. momus* & *Didemnum* sp. n = 3). Les groupes

d'organismes pour lesquels les signatures ( $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ ) ne sont pas statistiquement différentes sont entourés.....	56
Fig. 3.4. Cytogramme représentant les 3 taxons de phytoplancton identifiés par cytométrie en flux. FL3 correspond à la fluorescence rouge (chlorophylle) et FSC à la taille des particules. Les billes permettent de situer les tailles des différentes particules.....	58
Figure 3.5. Proportion relative des 3 taxons de phytoplancton (-●-cyanobactéries; -●-picoeucaryotes; -●-nanophytoplancton) en terme de biomasse carbonée dans le milieu pour les 3 dates d'expérience.....	59
Figure 3.6. Contribution relative des 3 sources de carbone (-●-cyanobactéries; -●-picoeucaryotes; -●-nanophytoplancton) au régime alimentaire de <i>Didemnum</i> sp. (a) et <i>H. momus</i> (b), pour chaque date d'expérimentation.....	59
Fig. 4.1. Location of the 3 islands in French Polynesia (a). Crosses show the experimental sites in the lagoons (shaded grey) of Ahe (b), Tahiti (c) and Mangareva (d).....	73
Fig. 4.2. <i>In situ</i> metabolic enclosure system (MES) used for flux measurements. Magnetic stirrers (arrows) were used on each side of the MES to gently homogenize the water.....	76
Fig. 4.3. Environmental parameters monitored in Tahiti between April 2011 and May 2012. Horizontal line represents the annual mean and colored areas above/below the continuous line indicate periods with values higher/lower than the mean.....	78
Fig. 4.4. Nutrient fluxes (mean $\pm$ SD) measured during the whole period in Tahiti, for each treatment (bars: units of colonized ropes (CR) and blue dots: clean pearl oysters units (PO)). Points of PO results are connected with a line for more clarity. Abscissa indicates months during which fluxes have been recorded for both CR and PO units.....	79
Fig. 4.5. Mean ( $\pm$ SD) nitrogen (DIN) and phosphate (SRP) fluxes measured in Mangareva (a, b) and Ahe (c, d) for each treatment (grey bar: ropes with 3 months of biofouling development (CR3); dark bar: ropes with 6 months of biofouling development (CR6); blue points: clean pearl oysters (PO)).	82
Fig. 5.1. Location of the 4 sampling stations.....	88
Fig. 5.2. Comparison of sedimentation rate between the two stations, L01 under oyster culture, and P out of oysters influence (control). Total particulate matter (TPM) is divided into organic (POM) and inorganic (PIM) material. Fluxes are expressed as mg of dry weight per day.....	92
Fig. 5.3. Percentage of POM contained in the different compartments at the two stations, under pearl oyster spat collectors influence (L01) and outside the pearl oyster spat collectors influence (P-control).....	92
Fig. 5.4. Sediment granulometry expressed as the percentage of the different particles size fractions.....	93
Fig. 5.5. DIN fluxes at the water-sediment interface measured in the four benthic chambers at the different stations ( $\mu\text{mol N m}^{-2} \text{h}^{-1}$ ).....	94
Fig. 5.6. SRP fluxes at the water-sediment interface measured in the four benthic chambers at the different stations ( $\mu\text{mol N m}^{-2} \text{h}^{-1}$ ).....	94
Fig. 5.7. $\text{Si(OH)}_4$ fluxes at the water-sediment interface measured in the four benthic chambers at the different stations ( $\mu\text{mol Si(OH)}_4 \mu\text{mol N m}^{-2} \text{h}^{-1}$ ).....	95
Fig. 6.1. Schéma de fonctionnement simplifié d'un écosystème perlicole, identifiant le rôle du biofouling dans les différents processus. A l'échelle du « compartiment filtreur », les	

épibiontes étudiés entretiennent des relations trophiques de type non compétitrices avec les huîtres perlières, tandis-que leur rôle dans le recyclage des nutriments au sein de la colonne d'eau peut être plus important que celui des huîtres perlières. Les élevages ont un effet positif sur la reminéralisation benthique mais n'induisent pas d'enrichissement du sédiment en matière organique. .... 101

Fig. 6.2. Tablettes d'aragonite d'une coquille d'huître perlière, ..... 107

observées au microscope électronique à balayage..... 107

### Liste des Tableaux

Table 1.1. Different studies revealing negative, neutral or positive effect of biofouling on survival and growth of cultivated bivalves. .... 20

Table 1.2. Different studies exploring experimentally trophic interactions between cultivated species and epibionts. Yakovis et al. (2012) are studies based on isotopic analysis. .... 21

Table 2.1. Colonization periods for each group over the entire experiment in Mangareva. The experiment ran between November 2011 and July 2013 with three surveys in May and November 2012 and July 2013 (frames). Cross marks indicates that a group was cleaned whereas the period in grey corresponds to the period of colonization. Final time of colonization (months) is indicated for each group and for the 3 surveys. .... 34

Table 2.2. Histological stages of gametogenesis, adapted from Pouvreau (2000b). .... 34

Table 2.3. Total wet weight (mean  $\pm$  SD, expressed in gram) of epibionts collected for the different experimental groups in Mangareva. .... 37

Table 2.4. Initial measurement (mean  $\pm$  SD) of shell dimensions (height: DVM; Thickness) and weight (total wet weight: TWW) for the whole population in Tahiti (n = 540) and Mangareva (n = 240). TWW of pearl oysters in Tahiti is from a subsample of the initial population (n = 20). .... 38

Table 2.5. ANCOVAs testing the effect of date, treatment and their interaction on pearl oysters size increase (height: DVM ; Thickness) and weight (total wet weight: TWW; total flesh wet weight: TFWW) in Tahiti. Significant values ( $p < 0.05$ ) are indicated in bold. .... 40

Table 2.6. Two-way ANOVAs testing the effect of date, treatment and their interaction, on pearl oysters size increase (height: DVM; Thickness) and weight (total wet weight: TWW; total flesh wet weight TFWW) in Mangareva. Significant values ( $p < 0.05$ ) are indicated in bold. .... 40

Table 2.7. Two-ways ANOVAs testing the effect of time and treatment on gonad development index (GDI) in Tahiti and Mangareva. Significant values ( $p < 0.05$ ) are indicated in bold. .... 42

Tableau 3.1. Dates d'échantillonnage et durée de colonisation (mois) du lot jamais nettoyé (POBC) sur le site de Mangareva. .... 51

Tableau 3.2. Informations sur les sources de nourriture dans le milieu. Carbone et azote organique particulaire (COP et NOP en  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) et ratio carbone/azote (C/N) pour les 2 fractions de matière organique particulaire (MOP) sur les 2 sites et aux différentes dates (n = 3). .... 55

Tableau 3.3. Signatures  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  de la matière organique particulaire (MOP) par classe de taille et des organismes échantillonnés aux Gambier aux différentes dates (MOP : n = 3 ; POBC & P O : n = 5 ; *H. momus* & *Didemnum* sp.: n = 3). .... 56

Tableau 3.4. ANOVA testant l'effet du traitement (POBC vs PO), du temps (date) et de l'interaction des 2, sur la signature isotopique des huîtres perlières en carbone et en azote aux Gambier.	57
Tableau 3.5. ANOVA testant l'effet du lot (huître perlière vs épibiontes), du temps (date) et de l'interaction des 2, sur la signature isotopique en carbone et en azote aux Gambier.	57
Tableau 3.6. Signatures $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ de la matière organique particulaire (MOP) par classe de taille et des organismes échantillonnés à Ahe en mai 2013 (MOP : n = 3 ; <i>P. margaritifera</i> : n = 5 ; <i>H. momus</i> : n = 3).	57
Tableau 3.7. Concentration en phytoplancton dans le milieu aux Gambier : Cyano=cyanobactéries ( $10^7$ cell. $\text{l}^{-1}$ ). Pico=picophytoplancton ( $10^7$ cell. $\text{l}^{-1}$ ) et nano=nanophytoplancton ( $10^6$ cell. $\text{l}^{-1}$ ); et filtration des ascidies pour les différents taxons : <i>clearance rate</i> (CR en $\text{l h}^{-1}\text{g}^{-1}$ ) et efficacité de rétention (ER en %), pour les différentes dates d'expérience, moyenne $\pm$ SD.	60
Table 4.1. Characteristics of the 3 studied lagoons. LA=lagoon area ( $\text{km}^2$ ), NI = number of inlets to the ocean (-: not applicable because it is a reef system), AD = average depth (m), T = range of temperature over the year ( $^{\circ}\text{C}$ ).	74
Table 4.2. ANOVA testing the effect of time and treatment (CR and PO) on nitrogen (DIN) and phosphate (SRP) fluxes. Bold values are significant at $p < 0.05$ .	80
Table 4.3. Water column characteristics and information about pearl oysters and biofouling in units, in Ahe and Mangareva. Temperature (T in $^{\circ}\text{C}$ ) and chlorophyll- <i>a</i> (Chl- <i>a</i> in $\mu\text{g l}^{-1}$ ), inorganic nitrogen (DIN in $\mu\text{mol l}^{-1}$ ) and phosphate (SRP in $\mu\text{mol l}^{-1}$ ) concentrations. Age is in months, FWW is individual mean flesh wet weight (g), TWW is total wet weight of pearl oysters in each unit and the same for biofouling communities for different colonization time (CT in month).	81
Table 4.4. Students' t-test testing for the effect of treatment (CR or PO) on measured fluxes in Ahe and Mangareva. Bold values are significant values at $p < 0.05$ .	81
Table 5.1. Water column characteristics measured near the bottom and sedimentation rates. Depth (m), water temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ), nutrient concentrations in the water column expressed in $\mu\text{M}$ ; PON: particulate organic nitrogen ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$ ); TPM: total particulate material (mg dry weight $\text{m}^{-2} \text{h}^{-1}$ ); POM: particulate organic material (mg dry weight $\text{m}^{-2} \text{h}^{-1}$ ).	91
Tableau 6.1. Quantité d'épibiontes en gramme de poids humide après 3 mois d'immersion sur différents sites de Polynésie. Pour chaque site le nombre d'huîtres perlières dans une structure (filet ou chapelet) est indiqué entre parenthèses.	102

---

## **Bibliographie**

---

## Bibliographie

- Acosta-Salmón H, Southgate P (2005) Histological changes in the gonad of the blacklip pearl oyster (*Pinctada margaritifera* Linnaeus, 1758) during the reproductive season in north Queensland. *Molluscan Res* 25:71–74
- Adams CM, Shumway SE, Whitlatch RB, Getchis T (2011) Biofouling in Marine Molluscan Shellfish Aquaculture: A Survey Assessing the Business and Economic Implications of Mitigation. *J World Aquac Soc* 42:242–252
- Adressi L (1999) Les principaux bivalves de l'atoll de Takapoto (Polynésie française) sont-ils des compétiteurs trophiques de l'huître perlière? Approche écophysiological. Thèse de doctorat. Université de la Polynésie Française. 226 pp.
- Alagarwami K, Chellam A (1976) On fouling and boring organisms and mortality of pearl oysters in the farm at Veppalodai, Gulf of Mannar. *Indian J Fish* 23:10–22
- Alonso-Pérez F, Ysebaert T, Castro CG (2010) Effects of suspended mussel culture on benthic–pelagic coupling in a coastal upwelling system (Ría de Vigo, NW Iberian Peninsula). *J Exp Mar Bio Ecol* 382:96–107
- Aminot A, Kérouel R (2004) Hydrologie des écosystèmes marins: paramètres et analyses, Quae. Ifremer
- Andrefouët S, Pagès J, Tartinville B (2001) Water renewal time for classification of atoll lagoons in the Tuamotu Archipelago (French Polynesia). *Coral Reefs* 20:399–408
- Andrefouët S, Charpy L, Lo-Yat A, Lo C (2012) Recent research for pearl oyster aquaculture management in French Polynesia. *Mar Pollut Bull* 65: 407–414
- Arakawa K (1990) Competitors and fouling organisms in the hanging culture of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Mar Freshw Behav Phy* 17:67–94
- Arens C, Paetzold C, Ramsay A, Davidson J (2011) Pressurized seawater as an antifouling treatment against the colonial tunicates *Botrylloides violaceus* and *Botryllus schlosseri* in mussel aquaculture. *Aquat Invasions* 6:465–476
- Asmus R, Asmus H (1991) Mussel beds: limiting or promoting phytoplankton? *J Exp Mar Bio Ecol* 148:215–232
- Asmus H, Asmus R (2005) Significance of suspension-feeder systems on different spatial scales. In: *The Comparative Roles of Suspension-Feeders in Ecosystems*. Springer Netherlands pp. 199–219
- Bacher C, Bioteau H, Chapelle A (1995) Modelling the impact of a cultivated oyster population on the nitrogen dynamics: the Thau lagoon case (France). *Ophelia* 42:29–54
- Bai Z, Li J, Wang G (2008) Relationship between pearl production, growth traits and the inserted position of mantle piece in triangle mussel (*Hyriopsis cumingii*). *J Fish Sci China* 15:493–499
- Barg U (1992) Guidelines for the promotion of environmental management of coastal aquaculture development. Food and Agriculture Org. n°328
- Bayne B (1976) *Marine mussels, their ecology and physiology*, 10th ed. Cambridge Univ Press
- Bell J (2008) The functional roles of marine sponges. *Estuar Coast Shelf Sci* 79:341–353
- Beristain M, Malouf R (1988) The effect of epibionts on the growth of *Mytilus edulis* cultured in Long Island Sound. *J Shellfish Res* 7(1):149
- Blackburn T (1988) Benthic Mineralization and Bacterial Production. In: Blackburn T, Sorensen J (eds) *Nitrogen Cycling in Coastal Marine Environments*. John Wiley & Sons



- Bolnick DI, Ingram T, Stutz WE, Snowberg LK, Lau OL, Paull JS (2010) Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in population and individual niche width. *Proc R Soc* 277:1789–1797
- Boucher G, Boucher-Rodoni R (1988) In situ measurement of respiratory metabolism and nitrogen fluxes at the interface of oyster beds. *Mar Ecol Prog Ser* 44:229–238
- Boucher G, Clavier J (1990) Contribution of benthic biomass to overall metabolism in New Caledonia lagoon sediments. *Mar Ecol Prog Ser* 64:271–280
- Boucher G, Clavier J, Hily C, Gattuso JP (1998) Contribution of soft-bottoms to the community metabolism (primary production and calcification) of a barrier reef flat (Moorea, French Polynesia). *J Exp Mar Bio Ecol* 225:269–283
- Bouvy M, Dupuy C, Pagano M, Barani A, Charpy L (2012) Do human activities affect the picoplankton structure of the Ahe atoll lagoon (Tuamotu Archipelago, French Polynesia)? *Mar Pollut Bull*:1–9
- Brown KM, Swearingen DC (1998) Effects of seasonality, length of immersion, locality and predation on an intertidal fouling assemblage in the Northern Gulf of Mexico. *J Exp Mar Bio Ecol* 225:107–121
- Bullard SG, Lambert G, Carman MR, Byrnes J, Whitlatch RB, Ruiz G, Miller RJ, Harris L, Valentine PC, Collie JS, Pederson J, McNaught DC, Cohen AN, Asch RG, Dijkstra J, Heinonen K (2007) The colonial ascidian *Didemnum* sp. A: Current distribution, basic biology and potential threat to marine communities of the northeast and west coasts of North. *J Exp Mar Bio Ecol* 342:99–108
- Campbell DA, Kelly MS (2002) Settlement of *Pomatoceros triqueter* (L.) in two Scottish lochs, and factors determining its abundance on mussels grown in suspended culture. *J Shellfish Res* 21:519–527
- Cartier LE, Carpenter KE (2014) The influence of pearl oyster farming on reef fish abundance and diversity in Ahe, French Polynesia. *Mar Pollut Bull* 78:43–50
- Cerco C, Noel M (2007) Can oyster restoration reverse cultural eutrophication in Chesapeake Bay? *Estuar Coasts* 30(2): 331–343
- Charpy L (1996) Phytoplankton biomass and production in two Tuamotu atoll lagoons (French Polynesia). *Mar Ecol Prog Ser* 145:133–142
- Charpy L, Dufour P, Garcia N (1997) Particulate organic matter in sixteen Tuamotu atoll lagoons (French Polynesia). *Mar Ecol Prog Ser* 151:55–65
- Charpy L, Blanchot J (1998) Photosynthetic picoplankton in French Polynesian atoll lagoons: estimation of taxa contribution to biomass and production by flow cytometry. *Mar Ecol Prog Ser* 162:57–70
- Charpy L, Rodier M, Fournier J, Langlade M-J, Gaertner-Mazouni N (2012) Physical and chemical control of the phytoplankton of Ahe lagoon, French Polynesia. *Mar Pollut Bull* 65:471–477
- Charpy-Roubaud C, Charpy L, Cremoux J (1990) Nutrient budget of the lagoonal waters in an open central South Pacific atoll (Tikehau, Tuamotu, French Polynesia). *Mar Biol* 107:491–5
- Charpy-Roubaud C, Charpy L, Sarazin G (1996) Diffusional nutrient fluxes at the sediment-water interface and organic matter mineralization in an atoll lagoon (Tikehau, Tuamotu Archipelago, French Polynesia). *Mar Ecol Prog Ser* 132:181–190
- Charpy-Roubaud C, Charpy L, Larkum AW (2001) Atmospheric dinitrogen fixation by benthic communities of Tikehau Lagoon (Tuamotu Archipelago, French Polynesia) and its contribution to benthic primary production. *Mar Biol* 139:991–998

- Chávez-Villalba J, Soyez C, Huvet A, Gueguen Y, Lo C, Le Moullac G (2011) Determination of gender in the Pearl Oyster *Pinctada margaritifera*. J Shellfish Res 30:231–240
- Chavez-Villalba J, Soyez C, Aurentz H, Le Moullac G (2013) Physiological responses of female and male black-lip pearl oysters (*Pinctada margaritifera*) to different temperatures and concentrations of food. Aquat living Resour 271:263–271
- Chernoff H (1987) Factors affecting mortality of the scallop *Chlamys asperima* (Lamarck) and its epizooic sponges in South Australian waters. J Exp Mar Bio Ecol 109:155–171
- Chivilev S, Ivanov M (1997) Response of the Arctic benthic community to excessive amounts of nontoxic organic matter. Mar Pollut Bull 35:280–286
- Cifuentes M, Krueger I, Dumont CP, Lenz M, Thiel M (2010) Does primary colonization or community structure determine the succession of fouling communities? J Exp Mar Bio Ecol 395:10–20
- Claereboudt MR, Bureau D, Côté J, Himmelman JH (1994) Fouling development and its effect on the growth of juvenile giant scallops (*Placopecten magellanicus*) in suspended culture. Aquaculture 121:327–342
- Clavier J, Chardy P, Chevillon C (1995) Sedimentation of particulate matter in the south-west lagoon of New Caledonia: spatial and temporal patterns. Estuar Coast Shelf Sci 40:281–294
- Coeroli M, Mizuno K (1985) Study of different factors having an influence upon the pearl production of the black lip pearl oyster. In: Harmelin-Vivien M, Salvat B (eds) Proceedings of the Fifth International Coral Reef Congress. Tahiti. (Vol. 5 pp. 551-556)
- Comeau L A, Mallet AL, Carver CE, Guyondet T (2013) Impact of high-density suspended oyster culture on benthic sediment characteristics. Aquac Eng
- Coughlan J (1969) The estimation of filtering rate from the clearance of suspensions. Mar Biol 2:356–358
- Cranford P, Dowd M, Grant J, Hargrave B, McGladdery S (2003) Ecosystem level effects of marine bivalve aquaculture. A Sci Rev potential Environ Eff Aquac Aquat Ecosyst 1:51–95
- Cranford P, Strain P, Dowd M, Hargrave B, Grant J, Archambault M-C (2007) Influence of mussel aquaculture on nitrogen dynamics in a nutrient enriched coastal embayment. Mar Ecol Prog Ser 347:61–78
- Cranford P, Hargrave B, Doucette L (2009) Benthic organic enrichment from suspended mussel (*Mytilus edulis*) culture in Prince Edward Island, Canada. Aquaculture 292:189–196
- Crawford C, Macleod CK, Mitchell I (2003) Effects of shellfish farming on the benthic environment. Aquaculture 224:117–140
- Cugier P, Struski C, Blanchard M, Mazurié J, Pouvreau S, Olivier F, Trigui JR, Thiébaud E (2010) Assessing the role of benthic filter feeders on phytoplankton production in a shellfish farming site: Mont Saint Michel Bay, France. J Mar Syst 82:21–34
- Dabrowski T, Lyons K, Curé M, Berry A, Nolan G (2003) Numerical modelling of spatio-temporal variability of growth of *Mytilus edulis* (L.) and influence of its cultivation on ecosystem functioning. J Sea Res 76:5–21
- Dahlbäck B, Gunnarsson L (1981) Sedimentation and sulfate reduction under a mussel culture. Mar Biol 63:269–275
- Daigle R, Herbinger C (2009) Ecological interactions between the vase tunicate (*Ciona intestinalis*) and the farmed blue mussel (*Mytilus edulis*) in Nova Scotia, Canada. Aquat Invasions 4:177–187

- Dalby JE, Young CM (1993) Variable effects of ascidian competitors on oysters in a Florida epifaunal community. *J Exp Mar Bio Ecol* 167:47–57
- Dame R, Libes S (1993) Oyster reefs and nutrient retention in tidal creeks. *J Exp Mar Bio Ecol* 171(2):251-258
- Dame RF, Prins TC (1998) Bivalve carrying capacity in coastal ecosystems. *Aquat Ecol* 31:409–421
- Dame RF (2012) *Ecology of marine bivalves: an ecosystem approach* (Taylor and Francis, Ed.), CRC Press, Boca Raton, FL
- Danovaro R, Gambi C, Luna GM, Mirto S (2004) Sustainable impact of mussel farming in the Adriatic Sea (Mediterranean Sea): evidence from biochemical, microbial and meiofaunal indicators. *Mar Pollut Bull* 49:325–333
- de Montaudouin X, Audemard C, Labourg P-J (1999) Does the slipper limpet (*Crepidula fornicata*, L.) impair oyster growth and zoobenthos biodiversity? A revisited hypothesis. *J Exp Mar Bio Ecol* 235:105–124
- de Nys R (2002) Evaluation of Antifoulants on Overcatch, Other Forms of Biofouling and Mudworms in Sydney Rock Oysters. Final Report to FRDC Project No. 1998/314, 99 pp.
- de Sá F, Nalesso R, Paresque K (2007) Fouling organisms on *Perna perna* mussels: is it worth removing them? *Brazilian J Oceanogr* 55:155–161
- Decottignies P, Beninger PG, Rincé Y, Riera P (2007) Trophic interactions between two introduced suspension-feeders, *Crepidula fornicata* and *Crassostrea gigas*, are influenced by seasonal effects and qualitative selection capacity. *J Exp Mar Bio Ecol* 342:231–241
- Delesalle B, Sakka A, Legendre L, Pagès J, Charpy L, Loret P (2001) Phytoplankton of Takapoto Atoll (Tuamotu Archipelago, French Polynesia): time and space variability of biomass, primary production and composition over 24 years. *Aquat Living Resour* 14:175–182
- Delesalle B, Sournia A (1992) Residence time of water and phytoplankton biomass in coral reef lagoons. *Cont Shelf Res* 12(7): 939-949
- Dharmaraj S, Chellam A (1983) Settlement and growth of barnacles and associated fouling organisms in pearl culture farm in the gulf of mannar. In: Proc. Symp. Coastal Aquaculture. pp 608–613
- Dharmaraj S, Chellam A, Velayudhan T (1987) Biofouling, boring and predation of pearl oyster. *CMFRI Bull* 39:92–97
- Diana JS, Egna HS, Chopin T, Peterson MS, Cao L, Pomeroy R (2013) Responsible Aquaculture in 2050: Valuing Local Conditions and Human Innovations Will Be Key to Success. *Bioscience* 63:255–262
- Dinet A, Sornin J, Sablière A (1990) Influence de la biodéposition de bivalves filtreurs sur les peuplements méiobenthiques d'un marais maritime. *Cah Biol Mar* 31:307–322
- Doroudi MS, Southgate PC, Mayer RJ (1999) The combined effects of temperature and salinity on embryos and larvae of the black-lip pearl oyster, *Pinctada margaritifera* (L.). *Aquac Res* 30:271–277
- Doroudi M, Southgate P (2003) Embryonic and larval development of *Pinctada margaritifera* (Linnaeus, 1758). *Molluscan Res* 23:101–107
- Dubois S, Orvain F, Marin-léal JC, Ropert M, Lefebvre S (2007) Small-scale spatial variability of food partitioning between cultivated oysters and associated suspension-feeding species, as revealed by stable isotopes. *Mar Ecol Prog Ser* 336:151–160

- Dufour P, Berland B (1999) Nutrient control of phytoplanktonic biomass in atoll lagoons and Pacific ocean waters: Studies with factorial enrichment bioassays. *J Exp Mar Bio Ecol* 234:147–166
- Dufour P, Charpy L, Bonnet S, Garcia N (1999) Phytoplankton nutrient control in the oligotrophic South Pacific subtropical gyre (Tuamotu Archipelago). *Mar Ecol Prog Ser* 179:285–290
- Dufour P, Andrefouet S, Charpy L, Garcia N (2001) Atoll morphometry controls lagoon nutrient regime. *Limnol Oceanogr* 46(2):456-461
- Dumas F, Le Gendre R, Thomas Y, Andréfouët S (2012) Tidal flushing and wind driven circulation of Ahe atoll lagoon (Tuamotu Archipelago, French Polynesia) from in situ observations and numerical modelling. *Mar Pollut Bull* 65:425–40
- Dumbauld BR, Ruesink JL, Rumrill SS (2009) The ecological role of bivalve shellfish aquaculture in the estuarine environment: A review with application to oyster and clam culture in West Coast (USA) estuaries. *Aquaculture* 290:196–223
- Dupuy C, Vaquer A, Lam-Höai T, Rougier C, Mazouni N, Lautier J, Collos Y, Le Gall S (2000) Feeding rate of the oyster *Crassostrea gigas* in a natural planktonic community of the Mediterranean Thau Lagoon. *Mar Ecol Prog Ser* 205:171–184
- Dupuy C, Bouvy M, Charpy L, Fournier J, Pagano M, Durieux B, Thomas Y, Michotey V, Champalbert G, Boeuf D, Guasco S, Barani A, Lo-yat A (2009) Planktonic compartment of Ahe Atoll (Tuamotu Archipelago , French Polynesia): potential preys for pearl oyster *Pinctada margaritifera*. In: 11th Pacific Science Inter-congress. Tahiti
- Dürr S, Watson DI (2010) Biofouling and antifouling in aquaculture. In: Dürr S and Thomason JC (eds), *Biofouling*, pp. 267-287, Wiley-Blackwell, Oxford
- FAO (2010) The state of world fisheries and aquaculture. Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- FAO (2012) Situation mondiale des pêches et de l'aquaculture. Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Faraway J (2002) Practical Regression and ANOVA using R. Available online at: <http://csyue.nccu.edu.tw>
- Fent K (2006) Worldwide occurrence of organotins from antifouling paints and effects in the aquatic environment. In *Antifouling Paint Biocides*, Springer Berlin Heidelberg, pp. 71-100
- Fiala-Médioni A (1974) Ethologie alimentaire d' invertébrés benthiques filtreurs ( ascidies ). II . Variations des taux de filtration et de digestion en fonction de l'espèce. *Mar Biol* 28:199–206
- Fitridge I, Dempster T, Guenther J, Nys R de (2012) The impact and control of biofouling in marine aquaculture: a review. *Biofouling* 28:649–669
- Fitridge I, Keough MJ (2013) Ruinous resident : the hydroid *Ectopleura crocea* negatively affects suspended culture of the mussel *Mytilus galloprovincialis*. *Biofouling* 29:119–131
- Fletcher L, Forrest B, Bell J (2013) Impacts of the invasive ascidian *Didemnum vexillum* on green-lipped mussel *Perna canaliculus* aquaculture in New Zealand. *Aquac Environ Interact* 4:17–30
- Forrest BM, Keeley NB, Hopkins G, Webb S, Clement D (2009) Bivalve aquaculture in estuaries: Review and synthesis of oyster cultivation effects. *Aquaculture* 298:1–15
- Fournier J (2012) Étude du régime alimentaire et du déterminisme environnemental de la reproduction des huîtres perlières *Pinctada margaritifera* sur l'atoll d Ahe, Archipel des Tuamotu-Gambier, Polynésie française. Thèse de doctorat. Université de la Polynésie française. 147 pp.

- Fournier J, Dupuy C, Bouvy M, Couraudon-Reale M, Charpy L, Pouvreau S, Moullac G Le, Pennec M Le, Cochard J-C, Couraudon-Réale M (2012a) Pearl oysters *Pinctada margaritifera* grazing on natural plankton in Ahe atoll lagoon (Tuamotu archipelago, French Polynesia). *Mar Pollut Bull* 65:490–499
- Fournier J, Levesque E, Pouvreau S, Pennec M Le, Moullac G Le, Pennec M Le, Moullac G Le (2012b) Influence of plankton concentration on gametogenesis and spawning of the black lip pearl oyster *Pinctada margaritifera* in Ahe atoll lagoon (Tuamotu archipelago, French polynesia). *Mar Pollut Bull* 65:463–70
- France RL, Peters RH (1997) Ecosystem differences in the trophic enrichment of  $^{13}\text{C}$  in aquatic food webs. *Can J Fish Aquat Sci* 54:1255–1258
- Freites L, Himmelman J, Lodeiros C (2000) Impact of predation by gastropods and crabs recruiting onto culture enclosures on the survival of the scallop *Euvola ziczac* (L.) in suspended culture. *J Exp Mar Bio Ecol* 244(2): 297-303
- Frost BW (1991) The role of grazing in nutrient-rich areas of the open sea. *Limnol Oceanogr* 36:1616–1630
- Fry B (2006) Stable isotope ecology, Springer Berlin
- Fry B, Macko S, Zieman J (1987) Review of stable isotopic investigations of food webs in seagrass meadows. *Fla Mar Res Publ* 42:189–209
- Furnas M, Mitchell A, Skuza M, Brodie J (2005) In the other 90%: phytoplankton responses to enhanced nutrient availability in the Great Barrier Reef Lagoon. *Mar Pollut Bull* 51:253–265
- Gaertner-Mazouni N, Lacoste E, Bodoy A, Peacock L, Rodier M, Langlade M-J, Orempuller J, Charpy L (2012) Nutrient fluxes between water column and sediments: Potential influence of the pearl oyster culture. *Mar Pollut Bull* 65:500–505
- Garcia-Dominguez F, Ceballos-Vázquez B, Tripp-Quezada A (1996) Spawning cycle of the pearl oyster, *Pinctada mazatlantica* (Hanley, 1856), (Pteriidae) at Isla Espiritu Santo, Baja California Sur, Mexico. *J Shellfish Res* 15:297–303
- Gervis M, Sims N (1992) The Biology and Culture of Pearl Oysters (Bivalvia Pteriidae). n°21 WorldFish
- Gibbs M, Funnell G, Pickmere S, Norkko A, Hewitt J (2005) Benthic nutrient fluxes along an estuarine gradient: influence of the pinnid bivalve *Atrina zelandica* in summer. *Mar Ecol Prog Ser* 288: 151-164
- Gilbert F, Souchu P (1997) Influence of shellfish farming activities on nitrification, nitrate reduction to ammonium and denitrification at the water-sediment interface of the Thau lagoon, France. *Mar Ecol Prog Ser* 151:143–153
- Giles H, Pilditch CA, Bell DG (2006) Sedimentation from mussel (*Perna canaliculus*) culture in the Firth of Thames, New Zealand: Impacts on sediment oxygen and nutrient fluxes. *Aquaculture* 261:125–140
- Gili J, Coma R (1998) Benthic suspension feeders: their paramount role in littoral marine food webs. *Trends Ecol Evol* 13:316–21
- Glasby T.M (2001) Development of sessile marine assemblages on fixed versus moving substrata. *Mar Ecol Prog Ser* 215:37–47
- Gosling E (2008) Bivalve molluscs: biology, ecology and culture. Fishing News Books, Blackwell Publications
- Gouletquer P, Heral M (1997) Marine molluscan production trends in France: from fisheries to aquaculture. NOAA Tech Rep NMFS

- Gouletquer P, Le Moine O (2002) Shellfish farming and coastal zone management (CZM) development in the Marennes-Oléron Bay and Charentais Sounds (Charente Maritime, France): a review of recent developments. *Aquac Int* 10(6) : 507 - 525
- Grant J, Hatcher A, Scott D, Pocklington P, Schafer CT, Winters GV (1995) A multidisciplinary approach to evaluating impacts of shellfish aquaculture on benthic communities. *Estuaries* 18(1): 124-144
- Grant J, Bacher C, Cranford PJ, Guyondet T, Carreau M (2008) A spatially explicit ecosystem model of seston depletion in dense mussel culture. *J Mar Syst* 73:155-168
- Greene CH, Schoener A (1982) Succession on marine hard substrata: A fixed lottery. *Oecologia* 55:289-297
- Grenz C, Denis L, Pringault O, Fichez R (2010) Spatial and seasonal variability of sediment oxygen consumption and nutrient fluxes at the sediment water interface in a sub-tropical lagoon (New Caledonia). *Mar Pollut Bull* 61:399-412
- Gribben PE, Marshall DJ, Steinberg PD (2006) Less inhibited with age? Larval age modifies responses to natural settlement inhibitors. *Biofouling* 22:101-6
- Guenther J, De Nys R (2006) Differential community development of fouling species on the pearl oysters *Pinctada fucata*, *Pteria penguin* and *Pteria chinensis* (Bivalvia, Pteriidae). *Biofouling* 22(3): 151-159
- Guenther J, Southgate P, Denys R (2006) The effect of age and shell size on accumulation of fouling organisms on the Akoya pearl oyster *Pinctada fucata* (Gould). *Aquaculture* 253:366-373
- Haken AE, Batzli GO (1996) Effects of availability of food and interspecific competition on diets of prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *J Mammal* 315-324
- Handley S, Bergquist P (1997) Spionid polychaete infestations of intertidal pacific oysters *Crassostrea gigas* (Thunberg), Mahurangi Harbour, northern New Zealand. *Aquaculture* 153:191-205
- Hatcher BG (1997) Organic production and decomposition. In: *Life and death of coral reefs*. pp 140-176
- Hawkins AJS, Bayne BL (1985) Seasonal variation in the relative utilization of carbon and nitrogen by the mussel *Mytilus edulis*: budgets, conversion efficiencies and maintenance requirements. *Mar Ecol Prog Ser* 25:181-188
- Hawkins AJS, Duarte P, Fang J, Pascoe PL, Zhang JH, Zhang XL, Zhu MY (2002) A functional model of responsive suspension-feeding and growth in bivalve shellfish , configured and validated for the scallop *Chlamys farreri* during culture in China. *J Exp Mar Bio Ecol* 281:13-40
- Holmer M, Marba N, Terrados J (2002) Impacts of milkfish (*Chanos chanos*) aquaculture on carbon and nutrient fluxes in the Bolinao area, Philippines. *Mar Pollut Bull* 44:685-696
- Holmer M, Duarte C, Heilskov A (2003) Biogeochemical conditions in sediments enriched by organic matter from net-pen fish farms in the Bolinao area, Philippines. *Mar Pollut Bull* 46:1470-1479
- Holmes RM, Aminot A, Kérouel R, Hooker BA, Peterson BJ (1999) A simple and precise method for measuring ammonium in marine and freshwater ecosystems. *Can J Fish Aquat Sci* 56:1801-1808
- Howarth RW (1988) Nutrient Limitation of Net Primary Production in Marine Ecosystems. *Annu Rev Ecol Syst* 19:89-110
- Hugues T, Baird A, Bellwood D, Card M, Connolly S, Folke C, et al. (2003) Climate change, human impacts and the resilience of coral reefs. *Science* (80) 301:929-933

- Jansen H, Strand Ø, Strohmeier T, Krogness C, Verdegem M, Smaal A (2011) Seasonal variability in nutrient regeneration by mussel *Mytilus edulis* rope culture in oligotrophic systems. *Mar Ecol Prog Ser* 431:137–149
- Jiménez E, Ribes M (2007) Sponges as a source of dissolved inorganic nitrogen: Nitrification mediated by temperate sponges. *Limnol Oceanogr* 52:948–958
- Jouenne F, Lefebvre S, Veron B, Lagadeuc Y (2007) Phytoplankton community structure and primary production in small intertidal estuarine–bay ecosystem (eastern English Channel, France). *Mar Biol* 151:805–825
- Kach D, Ward J (2008) The role of marine aggregates in the ingestion of picoplankton-size particles by suspension-feeding molluscs. *Mar Biol* 153:797–805
- Kang CK, Choy EJ, Hur YB, Myoung JI (2009) Isotopic evidence of particle size-dependent food partitioning in cocultured sea squirt *Halocynthia roretzi* and Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Aquat Biol* 6:289–302
- Kattner G (1999) Storage of dissolved inorganic nutrients in seawater: poisoning with mercuric chloride. *Mar Chem* 67:61–66
- Khalaman VV, Komendantov A (2007) Mutual effects of several fouling organisms of the White Sea (*Mytilus edulis*, *Styela rustica*, and *Hiatella arctica*) on their growth rate and survival. *Russ J Mar Biol* 33:139–144
- Klinger D, Naylor R (2012) Searching for Solutions in Aquaculture: Charting a Sustainable Course. *Annu Rev Environ Resour* 37:247–276
- Kreeger DA, Hawkins AJS, Bayne BL, Lowe DM (1995) Seasonal variation in the relative utilization of dietary protein for energy and biosynthesis by the mussel *Mytilus edulis*. *Mar Ecol Prog Ser* 126:177–184
- Kripa V, Mohamed K, Velayudhan T (2012) Seasonal Fouling Stress on the Farmed Pearl Oyster, *Pinctada fucata*, from Southeastern Arabian Sea. *J World Aquac Soc* 43:514–525
- Kristensen E, Andersen F (1987) Determination of organic carbon in marine sediments: a comparison of two CHN-analyzer methods. *J Exp Mar Bio Ecol* 109(1):15–23
- Kuchel RP, McCarthy A, Raftos DA (2012) Phenoloxidase activity as an indicator of stress in the silver-lip pearl oyster, *Pinctada maxima*. *Aquaculture* 364–365:224–229
- Laihonen P, Furman E (1986) The site of settlement indicates commensalism between blue mussel and its epibiont. *Oecologia* 71:38–40
- Lane A, Willemsen P (2004) Collaborative effort looks into biofouling. *Fish Farming Int* 44:34–35
- Leblanc AR, Landry T, Miron G (2003) Fouling organisms of the blue mussel *Mytilus edulis*: their effect on nutrient uptake and release. *J Shellfish Res* 22:633–638
- Leblanc N, Davidson J, Tremblay R, Mcniven M, Landry T (2007) The effect of anti-fouling treatments for the clubbed tunicate on the blue mussel, *Mytilus edulis*. *Aquaculture* 264:205–213
- Leca L (1992) Etude des épibiontes associées à l'huître perlière *Pinctada margaritifera* dans deux atolls de Polynésie Française. Thèse de doctorat. Université de la Polynésie Française. 170 pp.
- Lee JS, Kim S-H, Kim Y-T, Hong SJ, Han JH, Hyun J-H, Shin K-H (2012) Influence of sea squirt (*Halocynthia roretzi*) aquaculture on benthic–pelagic coupling in coastal waters: A study of the South Sea in Korea. *Estuar Coast Shelf Sci* 99:10–20

- Lefebvre S, Marín Leal JC, Dubois S, Orvain F, Blin J-L, Bataillé M-P, Ourry A, Galois R (2009) Seasonal dynamics of trophic relationships among co-occurring suspension-feeders in two shellfish culture dominated ecosystems. *Estuar Coast Shelf Sci* 82:415–425
- Lefebvre S, Claquin P, Orvain F, Véron B, Charpy L (2012) Spatial and temporal dynamics of size-structured photosynthetic parameters (PAM) and primary production ( $^{13}\text{C}$ ) of pico- and nano-phytoplankton in an atoll lagoon. *Mar Pollut Bull* 65:478–89
- Le Moullac G, Quéau I, Souchu P, Pouvreau S, Moal J, Le Coz JR, Samain JF (2007) Metabolic adjustments in the oyster *Crassostrea gigas* according to oxygen level and temperature. *Mar Biol Res* 3(5):357–366
- Le Moullac G, Tiapari J, Teissier H, Martinez E, Cochard J-C (2012) Growth and gonad development of the tropical black-lip pearl oyster, *Pinctada margaritifera* (L.), in the Gambier archipelago (French Polynesia). *Aquac Int* 20:1–11
- Le Moullac G, Soyez C, Sham-Koua M, Levy P, Moriceau J, Vonau V, Maihota M, Cochard JC (2013) Feeding the pearl oyster *Pinctada margaritifera* during reproductive Conditioning. *Aquac Res* 44:404–411
- Lesser MP, Shumway SE, Cucci T, Smith J (1992) Impact of fouling organisms on mussel rope culture: interspecific competition for food among suspension-feeding invertebrates. *J Exp Mar Bio Ecol* 165:91–102
- Lesser M (2006) Benthic–pelagic coupling on coral reefs: feeding and growth of Caribbean sponges. *J Exp Mar Bio Ecol* 328:277–288
- Linard C (2011) Ecophysiologie et dynamique de la croissance coquillière de l’huître perlière, *Pinctada margaritifera* (L.): Analyses moléculaires et microstructurales. Thèse de doctorat. Université de la Polynésie française, 161 pp.
- Locke A, Doe K, Fairchild W, Jackman P, Reese E (2009) Preliminary evaluation of effects of invasive tunicate management with acetic acid and calcium hydroxide on non-target marine organisms in Prince Edward Island, Canada. *Aquat Invasions* 4:221–236
- Lodeiros C, Himmelman J (1996) Influence of fouling on the growth and survival of the tropical scallop, *Euvola* (Pecten) *ziczac* (L. 1758) in suspended culture. *Aquac Res* 27:749–756
- Lodeiros C, Pico D, Prieto A, Narváez N, Guerra A (2002) Growth and survival of the pearl oyster *Pinctada imbricata* (Röding 1758) in suspended and bottom culture in the Golfo de Cariaco, Venezuela. *Aquac Int* 10:327–338
- Lodeiros C, Galindo L, Buitrago E, Himmelman JH (2007) Effects of mass and position of artificial fouling added to the upper valve of the mangrove oyster *Crassostrea rhizophorae* on its growth and survival. *Aquaculture* 262:168–171
- Lopez DA, Riquelme V, Gonzales ML (2000) The effects of epibionts and predators on the growth and mortality rates of *Argopecten purpuratus* cultures in southern Chile. *Aquac Int* 8:431–442
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston MA, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle DA (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294:804–8
- Loret P, Pastoureaud A, Bacher C, Delesalle B (2000) Phytoplankton composition and selective feeding of the pearl oyster *Pinctada margaritifera* in the Takapoto lagoon (Tuamotu Archipelago, French Polynesia): in situ study using optical microscopy and HPLC pigment analysis. *Mar Ecol Prog Ser* 799:55–67
- Lourey MJ, Alongi DM, Ryan DAJ, Devlin MJ (2001) Variability of nutrient regeneration rates and nutrient concentrations in surface sediments of the northern Great Barrier Reef shelf. *Cont Shelf Res* 21:145–155



- Lourey MJ, Trull TW, Sigman DM (2003) Sensitivity of  $\delta^{15}\text{N}$  of nitrate, surface suspended and deep sinking particulate nitrogen to seasonal nitrate depletion in the Southern Ocean. *Global Biogeochem Cycles* 17(3), 1081
- Mallet AL, Carver CE, Landry T (2006) Impact of suspended and off-bottom Eastern oyster culture on the benthic environment in eastern Canada. *Aquaculture* 255:362–373
- Mallet AL, Carver CE, Hardy M (2009) The effect of floating bag management strategies on biofouling, oyster growth and biodeposition levels. *Aquaculture* 287:315–323
- Mancinelli G (2012) On the trophic ecology of Gammaridea (Crustacea: Amphipoda) in coastal waters: A European-scale analysis of stable isotopes data. *Estuar Coast Shelf Sci* 114:130–139
- Mao Che L, Campion-Alsumard T, Boury-Esnault N, Payri C, Golubic S, Bézac C, Payri C, (1996) Biodegradation of shells of the black pearl oyster, *Pinctada margaritifera* var. *cumingii*, by microborers and sponges of French Polynesia. *Mar Biol* 126:509–519
- Mao Y, Zhou Y, Yang H, Wang R (2006) Seasonal variation in metabolism of cultured Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, in Sanggou Bay, China. *Aquaculture* 253:322–333
- Marin A, Belluga MDL (2005) Sponge coating decreases predation on the bivalve *Arca noae*. *J Molluscan Stud* 71(1): 1-6
- Markus JA, Lambert CC (1983) Urea and ammonia excretion by solitary ascidians. *J Exp Mar Bio Ecol* 66:1–10
- Mazouni N, Gaertner J-C, Deslous-Paoli J-M, Landrein S, Geringer d'Oedenberg M (1996) Nutrient and oxygen exchanges at the water-sediment interface in a shellfish farming lagoon (Thau, France). *J Exp Mar Bio Ecol* 205(1-2):91-113
- Mazouni N, Gaertner JC, Deslous-Paoli JM (1998) Influence of oyster culture on water column characteristics in a coastal lagoon (Thau, France). *Hydrobiologia* 373/374:149–156
- Mazouni N, Gaertner JC, Deslous-Paoli JM (2001) Composition of biofouling communities on suspended oyster cultures: an in situ study of their interactions with the water column. *Mar Ecol Prog Ser* 214:93–102
- Mazouni N (2004) Influence of suspended oyster cultures on nitrogen regeneration in a coastal lagoon (Thau, France). *Mar Ecol Prog Ser* 276:103–113
- McKindsey CW, Lecuona M, Huot M, Weise AM (2009) Biodeposit production and benthic loading by farmed mussels and associated tunicate epifauna in Prince Edward Island. *Aquaculture* 295:44–51
- Meseck S, Li Y, Dixon M, Rivara K, Wikfors G, Luther G (2012) Effects of a commercial, suspended eastern oyster nursery upon nutrient and sediment chemistry in a temperate, coastal embayment. *Aquac Environ Interact* 3:65–79
- Metri R, Rocha R, Marenzi A (2002) Epibiosis reduction on productivity in a mussel culture of *perna perna*. *Brazilian Arch Biol* 9:1–7
- Miranda NA, Perissinotto R (2012) Stable isotope evidence for dietary overlap between alien and native gastropods in coastal lakes of northern KwaZulu-Natal, South Africa. *PLoS One* 7:e31897
- Mitchell I (2006) In situ biodeposition rates of Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) on a marine farm in Southern Tasmania (Australia). *Aquaculture* 257:194–203
- Miyauti T (1968) Studies on the effect of shell cleaning in pearl culture. 3. The influence of fouling organisms upon the oxygen consumption in the Japanese pearl oysters. *Jap J Ecol*

- Mondal SK (2006) Effect of temperature and body size on food utilization in marine pearl oyster *Pinctada fucata* (Bivalvia: Pteridae). *Indian J Mar Sci* 35:43
- Mook DH (1981) Removal of suspended particles by fouling communities. *Mar Ecol Prog Ser* 5:279-281
- Murphy J, Riley JP (1962) A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal Chim Acta* 27:31-36
- Naylor RL, Goldburg RJ, Mooney H, Beveridge M, Clay J, Folke C, Williams M (1998) Nature's subsidies to shrimp and salmon farming. *Science* 281(5390): 883-884
- Nel R, Coetzee PS, Van Niekerk G (1996) The evaluation of two treatments to reduce mud worm (*Polydora hoplura* Claparède) infestation in commercially reared oysters (*Crassostrea gigas* Thunberg). *Aquaculture* 141:31-39
- Newell RI (2004) Ecosystem influences of natural and cultivated populations of suspension-feeding bivalve molluscs: a review. *J Shellfish Res* 23:15-61
- Newell RI, Fisher T, Holyoke R, Cornwell J (2005) Influence of eastern oysters on nitrogen and phosphorus regeneration in Chesapeake Bay, USA. *Comp roles Suspens Ecosyst* 47:93-120
- Niquil N, Arias-González JE, Delesalle B, Ulanowicz RE (1999) Characterization of the planktonic food web of Takapoto Atoll lagoon, using network analysis. *Oecologia* 118:232-241
- Niquil N, Jackson G, Legendre L, Delesalle B (1998) Inverse model analysis of the planktonic food web of Takapoto Atoll (French Polynesia). *Mar Ecol Prog Ser* 165:17-29
- Niquil N, Pouvreau S, Sakka A, Legendre L, Adessi L, Le Borgne R, Charpy L, Delesalle B (2001) Trophic web and carrying capacity in a pearl oyster farming lagoon (Takapoto, French Polynesia). *Aquat living Resour* 14:165-174
- Nizzoli D, Welsh DT, Bartoli M, Viaroli P (2005) Impacts of mussel (*Mytilus galloprovincialis*) farming on oxygen consumption and nutrient recycling in a eutrophic coastal lagoon. *Hydrobiologia* 550:183-198
- Nizzoli D, Welsh D, Fano E, Viaroli P (2006) Impact of clam and mussel farming on benthic metabolism and nitrogen cycling, with emphasis on nitrate reduction pathways. *Mar Ecol Prog Ser* 315: 151-165
- Nizzoli D, Welsh D, Viaroli P (2011) Seasonal nitrogen and phosphorus dynamics during benthic clam and suspended mussel cultivation. *Mar Pollut Bull* 62:1276-87
- Nugues M, Kaiser M, Spencer B, Edwards D (1996) Benthic community changes associated with intertidal oyster cultivation. *Aquac Res* 27:913-924
- O'Connor W (2002) Latitudinal variation in reproductive behavior in the pearl oyster, *Pinctada albina sugillata*. *Aquaculture* 209:333-345
- Odum H (1983) *Systems Ecology; an introduction*. John Wiley, New York, USA
- Officer C, Smayda T, Mann R (1982) Benthic Filter Feeding: A Natural Eutrophication Control. *Mar Ecol Prog Ser* 9:203-210
- Ogilvie SC, Ross AH, Schiel DR (2000) Phytoplankton biomass associated with mussel farms in Beatrix Bay, New Zealand. *Aquaculture* 181:71-80
- Paetzold S, Davidson J (2010) Viability of golden star tunicate fragments after high-pressure water treatment. *Aquaculture* 303:105-107
- Pagano M, Sagarra P, Champalbert G, Bouvy M, Dupuy C, Thomas Y, Charpy L (2012) Metazooplankton communities in the Ahe atoll lagoon ( Tuamotu Archipelago , French Polynesia ): Spatiotemporal variations and trophic relationships. *Mar Pollut Bull* 65:538-548

- Pagès J, Andréfouët S (2001) A reconnaissance approach for hydrology of atoll lagoons. *Coral Reefs* 20(4): 409-414
- Pagès J, Andréfouët S, Delesalle B, Prasil V (2001) Hydrology and trophic state in Takapoto Atoll lagoon: comparison with other Tuamotu lagoons. *Aquat Living Resour* 14:183-193
- Pecquerie L, Nisbet RM, Fablet R, Lorrain A, Kooijman SALM (2010) The impact of metabolism on stable isotope dynamics: a theoretical framework. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 365:3455-68
- Petersen JK (2007) Ascidian suspension feeding. *J Exp Mar Bio Ecol* 342:127-137
- Peterson BJ, Fry B (1987) Stable Isotopes In Ecosystem Studies. *Annu Rev Ecol Syst* 18:293-320
- Petes L, Menge B, Harris A (2008) Intertidal mussels exhibit energetic trade-offs between reproduction and stress resistance. *Ecol Monogr* 78:387-402
- Picot B, Péna G, Casellas C, Bondon D, Bontoux J (1990) Interpretation of the seasonal variations of nutrient in a mediterranean lagoon: étang de Thau. *Hydrobiologia* 207:105-114
- Pietros J, Rice M (2003) The impacts of aquacultured oysters, *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791) on water column nitrogen and sedimentation: results of a mesocosm study. *Aquaculture* 220:407-422
- Pirazzoli PA (1984) Cartographie des hauts fonds par télédétection dans l'archipel des Gambier (Polynésie française). *Espace géographique* 13:277-284
- Pit JH, Southgate PC (2003) Fouling and predation; how do they affect growth and survival of the blacklip pearl oyster, *Pinctada margaritifera*, during nursery culture? *Aquac Int* 11:545-555
- Pond D (1992) Protective-commensal mutualism between the queen scallop *Chlamys opercularis* (Linnaeus) and the encrusting sponge suberites. *J Molluscan Stud* 58:127-134
- Pouvreau S, Bodoy A, Buestel D (1998) Détermination du bilan énergétique chez l'huître perlière, *Pinctada margaritifera*, et premier modèle écophysiological de croissance dans le lagon d'atoll de Takapoto (Polynésie Française). Ifremer, Rapport Interne pp. 64
- Pouvreau S, Jonquière G, Buestel D (1999) Filtration by the pearl oyster, *Pinctada margaritifera*, under conditions of low seston load and small particle size in a tropical lagoon habitat. *Aquaculture* 176:295-314
- Pouvreau S, Tiapari J, Gangnery A, Lagarde F, Garnier M, Teissier H, Haumani G, Buestel D, Bodoy A (2000a) Growth of the black-lip pearl oyster, *Pinctada margaritifera*, in suspended culture under hydrobiological conditions of Takapoto lagoon (French Polynesia). *Aquaculture* 184:133-154
- Pouvreau S, Gangnery A, Tiapari J, Lagarde F, Garnier M, Bodoy A (2000b) Gametogenic cycle and reproductive effort of the tropical blacklip pearl oyster, *Pinctada margaritifera* (Bivalvia: Pteriidae), cultivated in Takapoto atoll (French Polynesia). *Aquat Living Resour* 13: 37-48
- Pouvreau S, Prasil V (2001) Growth of the black-lip pearl oyster, *Pinctada margaritifera*, at nine culture sites of French Polynesia: synthesis of several sampling designs conducted between 1994 and 1999. *Aquat Living Resour* 14:155-163
- Prins T, Escaravage V, Smaal A, Peeters J (1995) Nutrient cycling and phytoplankton dynamics in relation to mussel grazing in a mesocosm experiment. *Ophelia* 41:289-315
- Prins T, Smaal A, Dame R (1998) A review of the feedbacks between bivalve grazing and ecosystem processes. *Aquat Ecol* 31:349-359

- Ramsay A, Davidson J, Landry T, Arsenault G (2008) Process of invasiveness among exotic tunicates in Prince Edward Island, Canada. *Biol Invasions* 10:1311–1316
- Rau G, Teyssie J, Rassoulzagedan F, Fowler S (1990)  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  and  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  variations among size-fractionated marine particles: implications for their origin and trophic relationships. *Mar Ecol Prog Ser* 59:33–38
- Redfield A, Ketchum BH, Richards FA (1963) The influence of organisms on the composition of sea water. In: Hill MN (ed) *The sea*. Interscience, p 26–77
- Ribes M, Coma R, Atkinson MJ, Kinzie III RA (2005) Sponges and ascidians control removal of particulate organic nitrogen from coral reef water. *Limnol Oceanogr* 50:1480–1489
- Ribes M, Coma R, Gili J (1998) Seasonal variation of in situ feeding rates by the temperate ascidian *Halocynthia papillosa*. *Mar Ecol Prog Ser* 175:201–213
- Richard M, Archambault P, Thouzeau G, Desrosiers G (2006) Influence of suspended mussel lines on the biogeochemical fluxes in adjacent water in the Îles-de-la-Madeleine (Quebec, Canada). *Can J Fish Aquat Sci* 1213:1198–1213
- Richard M, Archambault P, Thouzeau G, McKindsey C, Desrosiers G (2007) Influence of suspended scallop cages and mussel lines on pelagic and benthic biogeochemical fluxes in Havre-aux-Maisons Lagoon, Îles-de-la-Madeleine (Quebec). *Can J Fish Aquat Sci* 1505:1491–1505
- Riera P, Stal LJ, Nieuwenhuize J (2002)  $\delta^{13}\text{C}$  versus  $\delta^{15}\text{N}$  of co-occurring molluscs within a community dominated by *Crassostrea gigas* and *Crepidula fornicata* (Oosterschelde, The Netherlands). *Mar Ecol Prog Ser* 240:291–295
- Riisgård H (1988) Efficiency of particle retention and filtration rate in 6 species of Northeast American bivalves. *Mar Ecol Prog Ser* 45:217–223
- Riisgård H, Larsen P (2010) Particle capture mechanisms in suspension-feeding invertebrates. *Mar Ecol Prog Ser* 418:255–293
- Rius M, Heasman KG, McQuaid CD (2011) Long-term coexistence of non-indigenous species in aquaculture facilities. *Mar Pollut Bull* 62:2395–2403
- Rocha R, Kremer L., Baptista M., Metri R (2009) Bivalve cultures provide habitat for exotic tunicates in southern Brazil. *Aquat Invasions* 4:195–205
- Rodhouse P, Roden C (1987) Carbon budget for a coastal inlet in relation to intensive cultivation of suspension-feeding bivalve molluscs. *Mar Ecol Prog Ser* 36: 225-236
- Rodriguez LF, Ibarra-obando SE (2008) Cover and colonization of commercial oyster (*Crassostrea gigas*) shells by fouling organisms in San Quintin Bay, Mexico. *J Shellfish Res* 27:337–343
- Rolff C (2000) Seasonal variation in  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  of size-fractionated plankton at a coastal station in the northern Baltic proper. *Mar Ecol Prog Ser* 203:47–65
- Rolheiser KC, Dunham A, Switzer SE, Pearce CM, Therriault TW (2012) Assessment of chemical treatments for controlling *Didemnum vexillum*, other biofouling, and predatory sea stars in Pacific oyster aquaculture. *Aquaculture* 364-365:53–60
- Ropert M, Gouletquer P (2000) Comparative physiological energetics of two suspension feeders: polychaete annelid *Lanice conchilega* (Pallas 1766) and Pacific cupped oyster. *Aquaculture* 181:171-189
- Ross KA, Thorpe JP, Norton TA, Brand AR (2002) Fouling in scallop cultivation: help or hindrance? *J Shellfish Res* 21:539–548

- Ross K, Thorpe J, Brand A (2004) Biological control of fouling in suspended scallop cultivation. *Aquaculture* 229:99–116
- Royer J, Ropert M, Mathieu M, Costil K (2006) Presence of spionid worms and other epibionts in Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) cultured in Normandy, France. *Aquaculture* 253:461–474
- Saint-Béat B, Dupuy C, Agogué H, Carpentier A, Chalumeau J, Como S et al. (sous-pressé) How does the resuspension of the biofilm alter the functioning of the benthos-pelagos coupled food web of a bare mudflat in Marennes-Oléron Bay (NE Atlantic)? *J Sea Res*
- Sakka A, Legendre L, Gosselin M, Niquil N, Delesalle B (2002) Carbon budget of the planktonic food web in an atoll lagoon (Takapoto, French Polynesia). *J Plankton Res* 24:301–320
- Sala A, Lucchetti A (2008) Low-cost tool to reduce biofouling in oyster longline culture. *Aquac Eng* 39:53–58
- Sara G (2007) A meta-analysis on the ecological effects of aquaculture on the water column: Dissolved nutrients. *Mar Environ Res* 63:390–408
- Satheesh S, Godwin Wesley S (2008) Seasonal variability in the recruitment of macrofouling community in Kudankulam waters, east coast of India. *Estuar Coast Shelf Sci* 79:518–524
- Saucedo PE, Ocampo L, Monteforte M, Bervera H (2004) Effect of temperature on oxygen consumption and ammonia excretion in the Calafia mother-of-pearl oyster, *Pinctada mazatlanica* (Hanley, 1856). *Aquaculture* 229:377–387
- Savoie N, Aminot A, Treguer P, Fontugne M, Naudet N, Kerouel R (2003) Dynamics of particulate organic matter delta N-15 and delta C-13 during spring phytoplankton blooms in a macrotidal ecosystem (Bay of Seine, France). *Mar Ecol Prog Ser* 255:27–41
- Sequeira A, Ferreira JG, Hawkins AJS, Nobre A, Lourenço P, Zhang XL, Yan X, Nickell T (2008) Trade-offs between shellfish aquaculture and benthic biodiversity: A modelling approach for sustainable management. *Aquaculture* 274:313–328
- Shumway S, Cucci T, Newell R, Yentsch C (1985) Particle selection, ingestion, and absorption in filter-feeding bivalves. *J Exp Mar Bio Ecol* 91:77–92
- Sievers M, Fitridge I, Dempster T, Keough MJ (2013) Biofouling leads to reduced shell growth and flesh weight in the cultured mussel *Mytilus galloprovincialis*. *Biofouling* 29:97–107
- Sigman DM, Granger J, DiFiore PJ, Lehmann MM, Ho R, Cane G, van Geen A (2005) Coupled nitrogen and oxygen isotope measurements of nitrate along the eastern North Pacific margin. *Global Biogeochem Cycles* 19:GB4022
- Sims N (1993) Size, age and growth of the black-lip pearl oyster, *Pinctada margaritifera* (L.) (Bivalvia, Pteriidae). *J Shellfish Res* 12:223–228
- Smaal A (1991) The ecology and cultivation of mussels: new advances. *Aquaculture* 94(2):245–261
- Smale DA, Chlids S (2011) The occurrence of a widespread marine invader, *Didemnum perlucidum* (Tunicata, Ascidiacea) in Western Australia. *Biol Invasions* 14: 1325-1330
- Smyth D, Roberts D (2010) The European oyster (*Ostrea edulis*) and its epibiotic succession. *Hydrobiologia* 655:25–36
- Sokal R, Rohlf F (1995) *Biometry: the principles and practice of statistics in biological sciences*. WH Free Company, New York, USA
- Sornin J, Feuillet M, Héral M, Fardeau J (1986) Influence des cultures d'huîtres *Crassostrea gigas* sur le cycle du phosphore en zone intertidale: rôle de la biodéposition. *Oceanol acta* 9:313–322

- Souchu P, Vaquer A, Collos Y, Landrein S, Deslous-Paoli J, Bibent B (2001) Influence of shellfish farming activities on the biogeochemical composition of the water column in Thau lagoon. *Mar Ecol Prog Ser* 218:141-152
- Southwell MW, Weisz JB, Martens CS, Lindquist N (2008) In situ fluxes of dissolved inorganic nitrogen from the sponge community on Conch Reef, Key Largo, Florida. *Limnol Oceanogr* 53:986-996
- Srithongouthai S, Sonoyama YI, Tada K, Montani S (2003) The influence of environmental variability on silicate exchange rates between sediment and water in a shallow-water coastal ecosystem, the Seto Inland Sea, Japan. *Mar Pollut Bull* 47:10-17
- Stenton-Dozey J, Probyn T, Busby A (2001) Impact of mussel (*Mytilus galloprovincialis*) raft-culture on benthic macrofauna, in situ oxygen uptake, and nutrient fluxes in Saldanha Bay, South Africa. *Can J Fish Aquat Sci* 58(5):1021-1031
- Stimson J, Larned S (2000) Nitrogen efflux from the sediments of a subtropical bay and the potential contribution to macroalgal nutrient requirements. *J Exp Mar Bio Ecol* 252:159-180
- Storlazzi C, Field M, Bothner M (2011) The use (and misuse) of sediment traps in coral reef environments: theory, observations, and suggested protocols. *Coral Reefs* 30: 23-38
- Strickland J, Parsons T (1972) A practical handbook of seawater analysis. Fish Res Board Canada, Ottawa: 432
- Stuart V, Klumpp DW (1984) Evidence for food-resource partitioning by kelp-bed filter feeders. *Mar Ecol Prog Ser* 16:27-37
- Sussarellu R, Fabioux C, Le Moullac G (2010) Transcriptomic response of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* to hypoxia. *Mar Genomics* 3(3):133-143
- Switzer SE, Therriault TW, Dunham A, Pearce CM (2011) Assessing potential control options for the invasive tunicate *Didemnum vexillum* in shellfish aquaculture. *Aquaculture* 318:145-153
- Talvard C (2011) La perliculture en 2010. Polynésie française. Points Forts de la Polynésie Française - Institut de la Statistique de la Polynésie Française n° 10/2011
- Talvard C (2014) Bilan, La perle en 2012. Polynésie française Points Forts de la Polynésie Française - Institut de la Statistique de la Polynésie Française
- Taylor J, Rose RA, Southgate PC (1997) Fouling animals and their effect on the growth of silver-lip pearl oysters, *Pinctada maxima* (Jameson) in suspended culture. *Aquaculture* 153:31-40
- Thielley M (1993) Etude cytologique de la gamétogenèse, de la sex-ratio et du cycle de reproduction chez l'huître perlière *Pinctada margaritifera* (L) var. *cumingii* (Jameson). Comparaison avec le cycle *Pinctada maculata*. Thèse de doctorat. Université de la Polynésie française. 233 pp.
- Thomas Y (2009) Écologie larvaire de l'huître perlière (*Pinctada margaritifera* L.), croissance et dispersion dans un lagon d'atoll polynésien. Thèse de doctorat. Université de Bretagne Occidentale, 178 pp.
- Thomas Y, Garen P, Courties C, Charpy L (2010) Spatial and temporal variability of the pico- and nanophytoplankton and bacterioplankton in a deep Polynesian atoll lagoon. *Aquat Microb Ecol* 59:89-101
- Topçu NE, Pérez T, Grégori G, Harmelin-Vivien M (2010) In situ investigation of *Spongia officinalis* (Demospongiae) particle feeding: Coupling flow cytometry and stable isotope analysis. *J Exp Mar Biol Ecol* 389:61-69

- Torréton J, Dufour P (1996) Temporal and spatial stability of bacterioplankton biomass and productivity in an atoll lagoon. *Aquat Microb Ecol* 11: 251-261
- Torréton J, Pagès J, Harris P, Talbot V, Pourlier S, Fichez R (1997) Eutrophisation en milieu lagonaire. *Compte rendu CORDET 94 T 09*
- Torréton JP, Pagès J, Talbot V (2002). Relationships between bacterioplankton and phytoplankton biomass, production and turnover rate in Tuamotu atoll lagoons. *Aquat Microbial Ecol* 28(3): 267-277
- Torréton J-P, Rochelle-Newall E, Pringault O, Jacquet S, Faure V, Briand E (2010) Variability of primary and bacterial production in a coral reef lagoon (New Caledonia). *Mar Pollut Bull* 61:335-348
- Trottet A, Roy S, Tamigneaux E, Lovejoy C, Tremblay R (2008) Influence of suspended mussel farming on planktonic communities in Grande-Entrée Lagoon, Magdalen Islands (Québec, Canada). *Aquaculture* 276: 91-102
- Underwood A, Chapman M (2006) Early development of subtidal macrofaunal assemblages: relationships to period and timing of colonization. *J Exp Mar Bio Ecol* 330:221-233
- Urban H (2000) Culture potential of the pearl oyster (*Pinctada imbricata*) from the Caribbean.: II. Spat collection, and growth and mortality in culture systems. *Aquaculture* 189:375-388
- Vacelet E, Arnoux A, Thomassin B (1996) Particulate material as an indicator of pearl-oyster excess in the Takapoto lagoon (Tuamotu, French Polynesia). *Aquaculture* 144:133-148
- von Bertalanffy L (1938) A quantitative theory of organic growth. *Hum Biol* 10:181-213
- Wada KT, Komaru A (1996) Color and weight of pearls produced by grafting the mantle tissue from a selected population for white shell color of the Japanese pearl oyster *Pinctada fucata martensii* (Dunker). *Aquaculture* 142:25-32
- Wahl M (1989) Marine epibiosis. I. Fouling and antifouling: some basic aspects. *Mar Ecol Prog Ser* 58:175-189
- Wahl M (2008) Ecological lever and interface ecology: epibiosis modulates the interactions between host and environment. *Biofouling* 24:427-38
- Watson D, Shumway S, Whitlatch RB, Rodrick GE (2009) Biofouling and the shellfish industry. *Shellfish Safety and quality* 317-336
- Welschmeyer N (1994) Fluorometric analysis of chlorophyll-*a* in the presence of chlorophyll-*b* and pheopigments. *Limnol Oceanogr* 39:1985-1992
- Willemsen P (2005) Biofouling in European aquaculture: is there an easy solution? *Eur Aquac Soc Spec Publ*. Available online at <http://craproject.com>
- Woods CMC, Floerl O, Hayden BJ (2012) Biofouling on Greenshell™ mussel (*Perna canaliculus*) farms: a preliminary assessment and potential implications for sustainable aquaculture practices. *Aquac Int* 20:537-557
- Xiao Y, Ferreira J, Bricker S, Nunes J, Zhu JP, Zhang X (2007) Trophic assessment in Chinese coastal systems-review of methods and application to the Changjiang (Yangtze) Estuary and Jiaozhou Bay. *Estuar Coast* 30(6):901-918
- Yakovis EL, Artemieva AV, Fokin MV, Varfolomeeva MA (2012) Intraspecific variation in stable isotope signatures indicates no small-scale feeding interference between a horse mussel and an ascidian. *Mar Ecol Prog Ser* 467:113-120
- Yamamuro M, Koike I (1993) Nitrogen metabolism of the filter-feeding bivalve *Corbicula japonica* and its significance in primary production of a brackish lake in Japan. *Limnol Oceanogr* 38:997-1007

- Ye L, Ritz D, Fenton G, Lewis M (1991) Tracing the influence on sediments of organic waste from a salmonid farm using stable isotope analysis. *J Exp Mar Bio Ecol* 145(2) 161-174
- Yukihira H, Klumpp D, Lucas J (1998) Comparative effects of microalgal species and food concentration on suspension feeding and energy budgets of the pearl oysters *Pinctada margaritifera* and *P. maxima* (Bivalvia: Pteriidae). *Mar Ecol Prog Ser* 171:71–84
- Yukihira H, Lucas J, Klumpp D (2000) Comparative effects of temperature on suspension feeding and energy budgets of the pearl oysters *Pinctada margaritifera* and *P. maxima*. *Mar Ecol Prog Ser* 195:179–188