



Université du Québec
à Rimouski

**Performance du naissain de moule bleue (*Mytilus edulis*) :
identification des mécanismes de production d'un naissain de qualité**

Thèse présentée

dans le cadre du programme de doctorat en océanographie
en vue de l'obtention du grade de *Philosophiæ Doctor* (Ph.D)

PAR

© EFFLAM GUILLOU

Décembre 2021

Composition du jury :

Céline Audet, présidente du jury, Université du Québec à Rimouski

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

Nicolas Toupoint, codirecteur de recherche, Merinov / Université du Québec à Rimouski

**Franck Lagarde, examinateur externe, Institut français de recherche pour l'exploitation
de la mer**

Dépôt initial le 16 août 2021

Dépôt final le 15 décembre 2021

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

À ma mère

À mon filleul Riwal, et mes trois nièces,
Aëla, Abygaëlle et Erell, né.e.s pendant
mon séjour au Québec pour ce doctorat

AVANT-PROPOS

Depuis plus de 25 ans, le bassin du Havre-Aubert (BHA) est le principal site de captage de naissain (juvénile) de moule bleue (*Mytilus edulis*) pour les mytiliculteurs des Îles-de-la-Madeleine (Québec, Canada). Cela en raison de la performance différentielle de ce naissain en termes de croissance et de survie, mais aussi de sa forte résistance au stress, par rapport à tout autre naissain de l'archipel. Malgré cet avantage, l'espace disponible dans cette petite lagune et la variabilité interannuelle du succès de captage limitent fortement le développement de l'activité mytilicole dans l'archipel. Un projet fut élaboré en 2014 pour évaluer la performance des sources d'approvisionnement en naissain, de manière à vérifier si l'avantage différentiel démontré dans les années 1990 subsiste toujours entre les stocks locaux. Issu d'une collaboration entre Merinov et l'Université du Québec à Rimouski, le projet s'intitulant "*Identification de stratégies d'approvisionnement en naissain de moules aux Îles-de-la-Madeleine*" avait pour but d'approfondir les connaissances permettant d'identifier de nouvelles stratégies d'approvisionnement en naissain et d'élevage de moule. Le présent projet de doctorat fut intégré dans cette vaste étude durant l'été 2016, et les échantillonnages réalisés par l'équipe de Merinov y furent incorporés. Par ailleurs, il a été suggéré que le maintien d'une performance différentielle des stocks de naissain puisse reposer sur un phénomène de sélection locale, s'appliquant au BHA. Ainsi, la collaboration fut prolongée dans un autre projet intitulé "*Mécanismes sous-jacents à la performance du naissain de moule du bassin du Havre-Aubert, aux Îles-de-la-Madeleine*". L'identification et la démonstration d'un tel phénomène semblent primordiales pour soutenir la pérennité de la mytiliculture locale, encourager la venue d'éventuels nouveaux producteurs, et décrire les mécanismes de sélection qui opèrent en milieu naturel. Dans le cadre de cette collaboration, il fut établi que Merinov ait l'opportunité de mener des essais et analyses de pointe pour offrir son soutien technique et scientifique à l'industrie aquacole québécoise, et que l'UQAR puisse incorporer un volet académique à ce projet, en y intégrant ma thèse de doctorat.

REMERCIEMENTS

En ce mois de décembre 2021, je m'apprête à faire le dépôt final de cette thèse, marquant ainsi l'aboutissement d'une grande aventure et de cinq années de travail. Cinq années parsemées d'excitation, de curiosité, d'apprentissage, de réflexion et de dépassement de soi. Cinq années qui furent marquées par des instants inoubliables, des rencontres formidables, de l'enrichissement et de la réussite, mais aussi parfois contrastées par des moments de découragement ou d'échecs. Cinq années en somme, durant lesquelles j'ai eu la chance d'être entouré par de nombreuses personnes qui, à mes côtés ou depuis un autre continent, auront toujours su me conseiller, m'encourager ou encore m'apporter un soutien moral indéfectible. Voilà pourquoi, je souhaite ici adresser mes remerciements à tous ceux qui auront participé au succès de ce doctorat.

Je souhaite tout particulièrement remercier mes deux directeurs de recherche, le Professeur Réjean Tremblay et le Docteur Nicolas Toupoint. Merci à vous d'avoir cru en moi et de m'avoir donné la chance de réaliser ce projet de recherche. Je me sens chanceux de vous avoir eu comme binôme et reste persuadé que ce doctorat n'aurait pas été le même sans la bienveillance, la confiance et la sympathie qu'il a régné entre nous. Par ailleurs, l'encadrement proposé a toujours été mené de manière complémentaire, unidirectionnelle et avec une certaine qualité pédagogique. Merci donc à vous de m'avoir guidé dans ma réflexion et de m'avoir laissé m'approprier ce beau sujet, tout en définissant certaines limites (je pense notamment à mes grandes tirades démonstratives proposées durant les phases de rédaction !) pour finalement m'épanouir pleinement dans la recherche entreprise.

Un grand merci à toi Réjean, pour m'avoir laissé réintégrer ton équipe pour la troisième fois en 10 ans et m'avoir proposé ce beau projet aux Îles-de-la-Madeleine, où je rêvais d'aller depuis quelque temps. Merci pour ton mentorat, ta disponibilité et ton engagement dans mon travail, mais aussi pour ton écoute, ton humanité et tes encouragements lors des moments de

doute que j'ai pu traverser. Merci également d'avoir façonné mon profil scientifique toutes ces dernières années, et en m'ayant fait confiance dès notre première rencontre. Qui sait quel profil j'aurais pu avoir si jamais tu ne m'avais pas offert cet emploi d'été au Musée Canadien de la Nature à Ottawa-Gatineau en 2011, suivi de ce stage de Master 2 à l'ISMER en 2013, et finalement ce doctorat en 2016 ? Je t'en suis très reconnaissant et demeure conscient que ces expériences accumulées garderont une valeur très importante pour mon avenir.

Un grand merci à toi Nico, pour l'intégration à mon arrivée aux Îles-de-la-Madeleine et pour avoir pris le temps de bien m'exposer la vie maricole local et ses problématiques. Merci de m'avoir aidé à relativiser par rapport au doctorat et pour tous ces conseils précieux apportés quant à cet exercice académique. Je te remercie également de m'avoir initié si spontanément à la recherche industrielle au sein de Merinov et de m'avoir permis de m'imprégner si rapidement de ce projet scientifique, tant par les aspects techniques et pratiques que des aspects plus fondamentaux ou conceptuels. Merci aussi pour tes encouragements, ton investissement ainsi que toutes tes suggestions faites à distance (mais toujours en mode insulaire !) afin de m'épauler, tout au long de cette aventure.

Je tiens également à exprimer toute ma gratitude envers la Professeure Céline Audet et le Docteur Franck Lagarde, pour avoir accepté si spontanément d'évaluer mon travail en tant que présidente du jury et examinateur externe, respectivement. Merci de vous êtes intéressés à mes travaux, d'avoir consacré votre temps pour la lecture de cette thèse ainsi que pour vos propositions et suggestions me permettant d'améliorer la version initiale de ce manuscrit. J'adresse aussi mes remerciements à la Professeure Fanny Noisette et le Docteur Rémi Sonier, pour avoir fait parti de mon comité de thèse et m'avoir partagé vos conseils et suggestions scientifiques quant à chacune des expérimentations menées dans ce projet.

Bien évidemment, j'aimerais adresser mille mercis à toutes les équipes techniques et industrielles, de Merinov ou de l'ISMER, notamment pour leur précieuse participation envers ce projet. Je commence avec les Îles-de-la-Madeleine, où cette aventure doctorale a commencé. Je remercie la fabuleuse équipe de Merinov, pour son accueil et sa bonne humeur quotidienne. Merci aux chercheurs Carole Cyr, Jean-François Laplante, François Bourque du

MAPAQ et Madeleine Nadeau, pour leurs implications respectives. Merci à Claude Poirier, Denis Boudreau et Jules Arsenau avec qui chaque session d'échantillonnage en mer s'est déroulée à merveille. Un gros merci à Francine Aucoin, Michelle Langford, François Gallien, Stéphanie Arnold, Pascale Chevarie, Valérie Poirier, Thierry Marcoux, Yvon Chevarie et Sandra Vigneau, pour leur bienveillance et leur aide dans les différentes phases d'acquisition de données. À Rimouski ensuite ; je souhaite exprimer un gros merci à Jean-Bruno Nadalini pour son dévouement systématique dans tous les projets des étudiants de la *Team Réjean* (Laboratoire d'Écophysiologie et d'Aquaculture). Merci pour ta disponibilité, mais aussi ton sourire et ta bonne humeur à chaque fois que j'ai pu travailler (et donc rire !) à tes côtés. De même, merci à toi Nathalie Gauthier qui a fait en sorte que mes expérimentations à la Station Aquicole se sont bien déroulées et que mes moules ont toujours pu manger à leur faim ! Je remercie également Renée Gagné, Charlotte Falaise et Bertrand Genard pour leur aide et leurs instructions dans les différentes étapes d'analyses génétiques. Enfin, merci au personnel technique de l'ISMER ; Claude Belzile, Dominique Lavalée, Mélanie Simard, Pascal Rioux et Nathalie Morin. J'aimerais par ailleurs, remercier les personnes pour lesquelles je me dirigeais toujours avec un grand sourire, lorsque j'avais à leur poser des questions. Merci donc à vous quatre, Martine Belzile, Brigitte Dubé, Nancy Lavergne et Marielle Lepage, pour votre gentillesse et votre dévouement indéniables concernant tous les aspects logistiques et administratifs de la vie des étudiants de l'ISMER.

La réalisation d'un projet scientifique ne peut se faire sans l'important soutien financier prévu pour la recherche. Merci alors aux contributions du programme Mitacs – Accélération, du Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et en Génie du Canada (CRSNG), du Fonds de Recherche du Québec – Nature et Technologies (FRQNT), du Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec (MAPAQ), de l'Institut des Sciences de la Mer de Rimouski (ISMER) et du groupe stratégique Ressources Aquatiques Québec (RAQ).

Je remercie très chaleureusement toute la troupe rimouskoise, avec qui j'ai partagé tellement de bons moments. Un groupe d'amis formé autour d'un noyau solide, rencontré dès mon arrivée à Rimouski, c'est-à-dire mes partenaires et collègues de la TEAM O-262. Je

veux donc rendre un hommage particulier à ces amis de tous les jours (et nuits aussi !), à savoir Schmutz, Martin, Tony, Lola, Camille, Léo, Delphine, Myriam, Guillaume, Laoul, Maria, Sarah, Clémence et Safwen... auxquels se rajoutent certains squatteurs de canapé comme Quentin, Thibault, Marie, Guillaume, Richard et Tinou. Je pense que ça prend vraiment des personnes comme vous pour réussir à passer au travers d'une telle expérience. Merci donc à vous tous pour la bonne humeur présente tous les jours entre nous, les conseils, le soutien moral, les débats sur les stats, les fous rires, les lundis-pâtisseries et toutes les pauses café... oui, beaucoup de café !! Un gros merci à mes coloc du 137. En particulier à toi Phil, pour m'avoir accueilli de 2016 à 2021 dans cette belle maison qui est maintenant la tienne et où il fait toujours bon vivre, mais aussi à vous Éli et Geneviève avec qui j'ai passé l'essentiel de ma cohabitation dans cette demeure. Que la bonne ambiance (et les jokes vaseuses) prospère sous ce toit... j'ai évidemment confiance au succès de cette requête !

Je voudrais saluer tous les miens, qui depuis la Bretagne m'ont vu partir et ont toujours su m'encourager, même à distance. Je tiens ainsi à remercier mes deux grandes troupes d'amis, la team lannionaise et la team brestoïse, qui m'ont attendu et m'ont accueilli les bras ouverts une fois rentré pour rédiger à l'hiver 2021... et qui ont fait comme si de rien n'était, malgré ce temps écoulé et les multiples naissances de votre côté !

Par ailleurs, je souhaite adresser un énorme merci à ceux qui m'ont offert de vrais petits cocons de concentration durant cette phase de rédaction. J'adresse donc un gros merci à vous, Élie, Igor et Elaouenn, pour m'avoir laissé occuper votre demeure pendant tout le printemps. Merci également à toi Pauline, qui m'a laissé vivre au calme dans ton appart de Brest et merci aussi à toi Claire, qui t'es arrangée pour m'ouvrir la porte de chez ton voisin, afin de m'y laisser travailler pendant quelque temps tout en étant à tes côtés.

Enfin et surtout, je remercie ma famille pour son soutien constant et infaillible. Merci à vous d'avoir compris et respecté mes envies pour une autre grosse aventure à l'étranger, même sans avoir trop compris la durée nécessaire ni l'étendue des sacrifices engendrés pour accomplir une telle épreuve. Rassurez-vous, je rentre pour profiter de la famille, ainsi que des quatre nouvelles petites têtes apparues durant mon absence.

RÉSUMÉ

L'élevage de mollusques bivalves domine la production mondiale de l'aquaculture marine. Au Canada, la mariculture de bivalves représente une composante majeure de l'économie, et la mytiliculture en constitue la principale source de production. Pour l'heure, la conchyliculture globale est essentiellement pratiquée dans les milieux côtiers et protégés, mais face aux contraintes sociales, administratives, environnementales et économiques associées, la culture au large, ou offshore, semble constituer une stratégie nouvelle à développer. De manière générale, il est souvent admis que la productivité aquacole dépend surtout des performances de survie et de croissance des organismes. Le succès d'un élevage peut donc largement varier d'un stock de production à l'autre, même sur de faibles échelles géographiques, puisqu'il dépend des interactions multiples entre facteurs exogènes et endogènes qui s'appliquent tout au long du cycle de production. Pour prévoir les meilleurs niveaux de performance d'élevage, il semble primordial d'évaluer les caractéristiques des stocks de juvéniles et des sites de grossissement utilisés en conchyliculture.

Dans ce contexte, le présent projet de recherche avait pour objectif de définir les modalités permettant d'obtenir un stock de naissain de moule bleue (*Mytilus edulis*) de qualité et de produire de hauts niveaux de performance en élevage. Ce projet s'est articulé autour de deux axes distincts. Dans un premier temps, le but était d'évaluer les niveaux de performance de plusieurs stocks de moule en fonction de leurs origines et leurs sites d'élevage, aux Îles-de-la-Madeleine (Québec, Canada). Dans un second temps, le but était de définir les mécanismes de sélection et d'obtention d'un naissain de moule performant.

Dans le premier axe de recherche, les variations de performance commerciale, de survie, de croissance et des tendances physiologiques ont été évaluées pour plusieurs stocks de moule d'origine voisine, cultivés dans deux sites aux conditions environnementales très contrastées – en milieu lagunaire (élevage côtier) et en pleine mer (élevage au large) – durant un cycle traditionnel d'élevage de deux ans. Selon une approche par transferts croisés de type "stock-site", il avait été envisagé d'observer une performance différentielle en fin de cycle de production, dépendante des caractéristiques génétiques et physiologiques des stocks et des conditions environnementales (notamment de température) des sites. Les résultats obtenus ont démontré qu'un approvisionnement en naissain dans la lagune du bassin du Havre-Aubert (BHA) permet d'obtenir de meilleurs niveaux de performance. Comparativement aux autres stocks, ce naissain a présenté une meilleure taille au début de sa phase de grossissement et démontré de forts niveaux d'expressions de gènes pour des enzymes associées à la réponse au stress cellulaire et aux défenses antioxydantes. Au moment de la récolte finale, ce naissain a démontré de très bons taux de survie ($\geq 90\%$), peu importe le site d'élevage utilisé,

favorisant alors le niveau de sa performance commerciale. En parallèle, l'absence de conditions thermiques stressantes dans le site d'élevage au large, en Baie de Plaisance (BP), a stimulé la croissance estivale des stocks de moules (+ 27 %), amélioré le contenu en réserves énergétiques, doublé l'indice de condition et favorisé la survie finale (+ 23 %). D'un point de vue industriel, ce milieu offshore a grandement augmenté la performance commerciale puisque les revenus nets en fin de cycle de production ont été augmentés par trois, comparativement à ceux obtenus en milieu côtier.

Le second axe de recherche était basé sur les faits mis en lumière en première partie d'étude, montrant qu'une performance supérieure est maintenue depuis 25 ans pour un stock prélevé chaque année dans le milieu naturel puis systématiquement transféré dans plusieurs sites d'élevage, sur une échelle microgéographique. Il avait été considéré que les caractéristiques morphologiques du site de captage associé y induisent un réchauffement hâtif et plus intense durant l'été. Par ailleurs, il avait été envisagé que les températures estivales maximales de ce site puissent engendrer une pression de sélection durant l'ontogénie du naissain, et en améliorent les performances au cours du grossissement. Les résultats obtenus en mésocosme ont démontré l'existence d'une température sélective affectant les juvéniles de moule. L'application d'un stress thermique semblable à ce qui est observé dans le milieu naturel (24 °C pendant 85 heures) a induit une augmentation des taux de mortalité (+ 37 %) pour des juvéniles dont la taille est comprise entre 4,5 et 7 mm. Ce pic thermique a également engendré une amélioration de la croissance de la coquille (+ 22 %) et des tissus (+ 51 %) pour le groupe de survivants. Ces résultats soutiennent l'idée qu'une sélection taille-dépendante a permis d'éliminer le naissain moins résistant et moins performant. Aucune sélection thermique n'a semblé affecter les performances des post-larves (< 1 mm).

Dans son ensemble, ce projet de doctorat propose des orientations de haute valeur pour optimiser l'approvisionnement en juvéniles de moule et leur grossissement en site d'élevage. L'étude menée constitue la première observation des mécanismes de sélection aboutissant à l'obtention d'un naissain de qualité. À la suite de ce premier constat, une attention particulière devrait être portée pour, d'une part, approfondir nos connaissances sur le phénomène démontré, et d'autre part, mieux caractériser le naissain de haute performance ainsi sélectionné. Les résultats de ce projet de recherche constituent également des arguments puissants pour encourager la mariculture côtière à s'orienter vers le milieu offshore. Ils démontrent l'alternative rentable que constitue cette stratégie, notamment pour traiter les enjeux actuels du réchauffement des masses d'eau.

Mots clés: *Mytilus edulis*, transferts croisés, stock, site, performance commerciale, survie, croissance, mariculture, élevage côtier, élevage au large, pression de sélection

ABSTRACT

Farming bivalve molluscs dominates the global marine aquaculture. In Canada, bivalve farming is an important component of the economy, and mussels constitute the main source of production. Shellfish aquaculture development has occurred almost exclusively in protected and nearshore environments, but faced with social, administrative, environmental and economic constraints, the offshore development seems to be a promising strategy. It is commonly assumed that productivity depends on both survival and growth performances. Farming performances can thereby highly fluctuate between spat stocks, even at a microgeographic scale, since it depends on the multiple interactions between exogenous and endogenous factors along the production cycle. To predict the best levels of productivity, it seems essential to assess the characteristics of spat stocks and grow-out sites used in bivalve aquaculture.

In this context, the main objective of this research project was to define the modalities to obtain a blue mussel (*Mytilus edulis*) spat stock of quality, allowing high levels of performance productivity. This doctoral project was composed of two distinct research axes. The first goal was to assess the farming performance levels of several mussel spat stocks, according to their origins and the grow-out site used in the Îles-de-la-Madeleine archipelago (Québec, Canada). The second goal of this project was to identify the selection mechanisms providing a performant mussel spat stock.

Firstly, variations in commercial, survival and growth performances, as well as physiological trends, were evaluated for neighbouring blue mussels spat stocks, cultivated in such contrasted environments that are shallow lagoons (nearshore environment) and open sea waters (offshore environment), through a traditional two-year production cycle. According to a "stock-site" spat transfer design, a differential performance pattern was expected among combinations at the end of the production cycle, considering the variability of genetic and physiological features of stocks, as well as the environmental (particularly temperature) characteristics of grow-out sites. The obtained results showed that mussel spat originating from the lagoon of bassin du Havre-Aubert (BHA) lagoon provided the best levels of performance. When compared to the other stocks, the spat displayed a larger size for sleeving and showed the higher gene expression for enzymes involved in the cellular stress response and antioxidant defences. At the harvest time, this spat stock exhibited the best survival rate ($\geq 90\%$) in both nearshore and offshore sites, therefore promoting its commercial performances. Meanwhile, the absence of summer stressful thermal condition in the offshore site of Baie de Plaisance (BP) stimulated the summer growth of mussel stocks (+ 27%), improved the energy reserves content, doubled the condition index and favored the final

survival rates (+ 23 %). Compared to the industrial productivity in coastal environment, commercial performance of mussel farming was improved by offshore grow-out conditions, since the mean net income was three times higher at the end of the production cycle.

Secondly, works from the first part of the research confirmed that higher performance has been maintained for 25 years, for a mussel spat stock collected each year in the field then transferred in several grow-out sites, at a microgeographic scale. It is considered that morphological characteristics of the associated collection site induce an earlier and more intense seawater warming during the summer. Then, it is expected that maximum summer temperature generates a selection pressure on ontogenic stages of spat, which therefore improves its general performances during the grow-out phase. Results obtained in mesocosm conditions demonstrate the existence of a thermal selection affecting juvenile mussels. By applying a similar temperature to the thermal maximum peak observed in the environment (24 °C for 85 hours), an increase of mortality rates (+ 37 %) was observed on juveniles whose size was between 4.5 and 7 mm. This thermal peak improved as well as the shell (+ 22 %) and tissues (+ 51 %) growth performances of survivors. These results support the hypothesis that a size-dependent selection allowed the elimination of less resistant and non-performant spat. No thermal selection was observed on performances of post-larvae (<1 mm).

This overall research project provides highly valuable guidance for optimizing spat supply and grow-out processing for the mussel farming industry. This study constitutes the first observation of selection mechanisms leading to the production of a mussel spat stock of quality. Following this initial point, a special emphasis should be addressed to characterize more precisely this phenomenon and the performance of the spat thereby selected. The results of this research constitute some powerful elements to promote the offshore orientation of marine aquaculture. This alternative strategy represents a profitable option to deal with the global issues associated to water warming.

Keywords: *Mytilus edulis*, spat transfer, stock, site, commercial performance, survival, growth, mariculture, nearshore, offshore, selective pressure

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	ix
REMERCIEMENTS	xi
RÉSUMÉ	xv
ABSTRACT.....	xvii
TABLE DES MATIÈRES	xix
LISTE DES TABLEAUX	xxiii
LISTE DES FIGURES	xxv
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1. ÉTAT GLOBAL DE LA PRODUCTION AQUACOLE	1
2. MARICULTURE DE MOLLUSQUES BIVALVES	3
3. MYTILICULTURE	8
4. CARACTÉRISATION DES MOULES DE CULTURE	13
4.1 Notion de stock.....	13
4.2 Cycle biologique.....	15
4.3 Facteurs de développement	20
5. PROBLÉMATIQUE	33
6. OBJECTIFS DE LA THÈSE	35
CHAPITRE 1 PERFORMANCE COMMERCIALE DE STOCKS DE MOULE BLEUE (<i>MYTILUS EDULIS</i> , L.) SUR UNE ÉCHELLE MICROGÉOGRAPHIQUE	39
1.1 RÉSUMÉ	40

1.2	COMMERCIAL PERFORMANCE OF BLUE MUSSEL (<i>MYTILUS EDULIS</i> , L.) STOCKS AT A MICROGEOGRAPHIC SCALE	41
1.3	ABSTRACT.....	42
1.4	INTRODUCTION.....	43
1.5	MATERIALS AND METHODS.....	45
	1.5.1 Experimental design.....	45
	1.5.2 Spat supply performance.....	47
	1.5.3 Commercial harvest performance	47
	1.5.4 Environmental and trophic parameters	48
	1.5.5 Statistical analyses	49
1.6	RESULTS.....	50
	1.6.1 Spat supply performance.....	50
	1.6.2 Commercial performance.....	52
	1.6.3 Environmental and trophic conditions in grow-out sites	54
1.7	DISCUSSION.....	59
	1.7.1 Spat supply performance.....	59
	1.7.2 Environment and stock performance	61
	1.7.3 Commercial performance in different grow-out sites	63
	1.7.4 Stock-site productivity	66
1.8	AUTHOR CONTRIBUTIONS	68
1.9	FUNDING	68
1.10	ACKNOWLEDGMENTS	69
1.11	APPENDIX A	69

	CHAPITRE 2 SURVIE, CROISSANCE ET TENDANCES PHYSIOLOGIQUES DE STOCKS DE MOULE BLEUE (<i>MYTILUS EDULIS</i> , L.) : ÉLEVAGE CÔTIER VS. ÉLEVAGE AU LARGE	71
2.1	RÉSUMÉ.....	72
2.2	SURVIVAL, GROWTH AND PHYSIOLOGICAL TRENDS OF CULTURED BLUE MUSSEL (<i>MYTILUS EDULIS</i> , L.) STOCKS: NEARSHORE VS. OFFSHORE.....	73
2.3	ABSTRACT.....	74

2.4	INTRODUCTION	75
2.5	MATERIALS AND METHODS	78
	2.5.1 Experimental design	78
	2.5.2 Gene expression measurements.....	79
	2.5.3 Energetic status.....	83
	2.5.4 Temperature and trophic parameters	84
	2.5.5 Statistical analysis	84
2.6	RESULTS	85
	2.6.1 Initial conditions of spat stocks	85
	2.6.2 Energetic status at harvest	88
	2.6.3 Productivity performances in cage	90
	2.6.4 Performances and environmental conditions.....	92
2.7	DISCUSSION	94
	2.7.1 Productivity performances.....	95
	2.7.2 Physiological conditions at the end of the experiment.....	100
2.8	ACKNOWLEDGMENTS.....	102
	CHAPITRE 3 PRESSION SÉLECTIVE SUR LES STADES ONTOGÉNIQUES DE MOULES BLEUES (<i>MYTILUS EDULIS</i> , L.).....	103
3.1	RÉSUMÉ	104
3.2	SELECTIVE PRESSURE ON ONTOGENIC STAGES OF BLUE MUSSELS (<i>MYTILUS EDULIS</i> , L.)	105
3.3	ABSTRACT	106
3.4	INTRODUCTION	107
3.5	MATERIALS AND METHODS	109
	3.5.1 Potential selective pressure on peri-metamorphic mussels (< 1 mm)....	110
	3.5.2 Potential selective pressure on post-metamorphic mussels (> 1 mm)....	113
	3.5.3 Statistical analysis	116
3.6	RESULTS	116
	3.6.1 Effect on peri-metamorphic mussels (< 1 mm).....	116
	3.6.2 Effect on post-metamorphic mussels (> 1 mm)	120

3.7	DISCUSSION.....	122
3.7.1	No selection on peri-metamorphic mussels (< 1 mm).....	122
3.7.2	Selection on post-metamorphic mussels (> 1 mm).....	126
3.7.3	Acknowledgments.....	130
	DISCUSSION GÉNÉRALE	131
1.	CONNAISSANCES ACQUISES CONCERNANT LA MYTILICULTURE.....	133
2.	HYPOTHÈSES NON VÉRIFIÉES DURANT L'ÉTUDE MENÉE.....	137
3.	PERSPECTIVES DE RECHERCHE.....	142
4.	CONCLUSION	150
	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	151

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Production globale de la mariculture de mollusques en 2018, présentée (a) par volume produit par pays, ainsi que (b) par volume et valeur par type d'élevage	5
Table 2. Summary of the stock-site design conducted into the Îles-de-la-Madeleine	46
Table 3. Multivariate PERMANOVA results investigating environmental conditions between the lagoon (HAM) and offshore (BP) sites used for mussel growth in Year 2 and Year 3	55
Table 4. SIMPER analysis investigating the contribution of environmental and trophic parameters measured in the lagoon (HAM) and offshore (BP) sites used for mussel growth in Year 2 and Year 3	58
Table 5. Details of genes and their oligonucleotide primer sequences used in the quantitative real-time polymerase chain reaction (RT-qPCR) relative expression analysis	82
Table 6. Initial conditions of mussel spat stocks collected in November (Fall 2015) and the following May (Spring 2016)	87
Table 7. Results of the forward stepwise multiple regression analyses performed to explain the contribution of six variables (13 dates, n = per date) on the variation of summer growth and mortality rates in HAM and BP sites	93
Table 8. Survival, shell growth and prodissoconch measurements of six batches of spat from the two mussels stocks maintained for 70 days in mesocosm conditions	117

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Production totale de l'aquaculture mondiale en 2018, exprimée en termes de volume et de valeur, par type de produit.....	2
Figure 2. Types d'élevage de moules en culture hors fond sur : (a) radeau, (b) bouchot, (c) filière en sub-surface, (d) filière en profondeur.....	9
Figure 3. Cycle traditionnel de production de moules sur filière dans l'est canadien.....	11
Figure 4. Principaux paramètres pouvant influencer le succès d'élevage mytilicole.....	13
Figure 5. Cycle de développement de la moule bleue <i>Mytilus edulis</i> (L., 1758).....	16
Figure 6. Comparaison des coquilles de deux post-larves récoltées dans une même lagune des Îles-de-la-Madeleine, en juin (gauche) et juillet (droite) 2017.....	18
Figure 7. Représentation schématique des effets de la température sur les organismes.....	21
Figure 8. Résumé schématique des effets de la température de l'eau sur la moule bleue <i>M. edulis</i> (L. 1758) selon les fenêtres thermiques.....	24
Figure 9. Représentation schématique (a) d'un phospholipide et (b) du remodelage lipidique de la membrane cellulaire par adaptation homéovisqueuse.....	26
Figure 10. Localisation des aires d'activité mytilicole aux Îles-de-la-Madeleine (Québec, Canada).....	34
Figure 11. Location of mussel stocks and production sites in the Îles-de-la-Madeleine archipelago, southern Gulf of St. Lawrence, Canada.....	46
Figure 12. Mussel spat stock performance (origin × year × season) from the Îles-de-la-Madeleine.....	51
Figure 13. Commercial performance of the nine spat stocks sleeved and harvested after a two-year production cycle at the HAM (dark gray) and BP (light gray) grow-out sites.....	53
Figure 14. Monitoring environmental conditions in the HAM (dark gray) and BP (light gray) grow-out sites in Year 2 and Year 3 (2015, 2016).....	56

Figure 15. Monitoring plankton component concentrations in the HAM (dark gray) and BP (light gray) grow-out sites, in Year 2 and Year 3 (2015, 2016)	57
Figure 16. Variation of the gamete volume fraction (GVF) measured on mussels from BHA and grown in HAM (dark gray) and BP (light gray), in 2004.....	70
Figure 17. Map of the study area in the Îles-de-la-Madeleine archipelago (southern Gulf of St. Lawrence, Canada) and location of mussel stocks and grow-out sites used for the two-year production cycle	79
Figure 18. Relative expression of five genes in mussels from three spat stocks collected traditionally on artificial collectors (November 2015) in the Îles-de-la-Madeleine	86
Figure 19. Energetic status in mussels from the six spat stocks grown in suspended cages and harvested after a two-year production cycle at the nearshore HAM (white bars) and offshore BP (gray bars) grow-out sites.....	89
Figure 20. Performance of the six spat stocks harvested after a two-year production cycle in the nearshore HAM (left side) and offshore BP (right side) sites.....	91
Figure 21. Location of mussel stocks in the Îles-de-la-Madeleine archipelago, southern Gulf of St. Lawrence, Canada.....	110
Figure 22. Experimental design used on peri-metamorphic mussels (< 1 mm).....	111
Figure 23. Experimental design used on mussel post-larvae (> 1 mm)	113
Figure 24. Monitoring environmental conditions measured from early-June to mid-October into BHA (light gray) and HAM (dark gray) spat collection sites in 2017	119
Figure 25. Performance of three size classes of post-larvae from BHA, after control (white bars) and heat stress (gray bars) treatments, in mesocosm conditions	121
Figure 26. Représentation schématique résumant les mécanismes d’obtention d’un naissain de qualité et les avantages d’une production mytilicole en offshore (au large), tels qu’identifiés au cours du présent projet, avec un stock de naissain de moules capté au BHA puis placé en grossissement au site de BP, aux Îles-de-la-Madeleine (Québec, Canada)	135

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1. ÉTAT GLOBAL DE LA PRODUCTION AQUACOLE

L'aquaculture désigne toute production animale et végétale réalisée en eaux continentales ou marines (mariculture). Elle se pratique dans des bassins, étangs ou enclos aménagés (aquiculture) ou en utilisant des structures installées en rivière, en bord de mer, en lagune ou au large. L'aquaculture est un secteur alimentaire extrêmement diversifié, allant par exemple de la production en photobioréacteurs d'algues unicellulaires du genre *Chlorella* (Görs et al., 2010) à l'élevage en cage de saumon *Salmo salar* (Asche et al., 2013). Près de 600 espèces distinctes sont actuellement produites par l'aquaculture dans le monde, parmi lesquelles 369 espèces de poissons (dont 5 hybrides), 40 d'algues, 64 de crustacés, 109 de mollusques, 9 autres espèces d'invertébrés aquatiques et 7 espèces de reptiles et amphibiens (FAO, 2018). En 2013, la production aquacole totale (végétale et animale) a dépassé pour la première fois le tonnage des captures de pêche, en suivant une augmentation annuelle moyenne de 6,3 % depuis 1994 (FAO, 2016; Tacon, 2020). Les dernières statistiques disponibles reportent des records de production globale, avec 96,4 millions de tonnes issues de la pêche et 114,5 millions de tonnes produites en aquaculture (FAO, 2020a). La production aquacole représente une valeur de 263,6 milliards USD, dont 95 % (250,3 milliards USD ; 82,1 millions de tonnes) est issue de la production animale contre seulement 5 % (13,3 milliards USD ; 32,4 millions de tonnes) pour la production algale (Figure 1). Il existe de très fortes inégalités géographiques puisque 89 % de la production aquacole animale provient d'Asie (dont 58 % par la Chine, 9 % par l'Inde et 7 % par l'Indonésie) alors que l'Europe et l'Amérique du Nord (Canada, États-Unis et Mexique) contribuent respectivement à 3,8 % et 0,8 % de cette production (FAO, 2020a). En 2018, l'aquaculture d'espèces animales a produit majoritairement du poisson (139,7 milliards USD ; 54,3 millions de

tonnes), provenant essentiellement d'élevages en eaux continentales (47 millions de tonnes) et majoritairement en eau douce (FAO, 2020a). Outre la pisciculture, l'élevage aquacole comprend une production de 17,5 millions de tonnes (34,6 milliards USD) de mollusques (essentiellement des bivalves marins), 9,4 millions de tonnes (69,3 milliards USD) de crustacés ainsi que 936,7 milliers de tonnes d'autres invertébrés aquatiques (e.g. échinodermes et éponges de mer) ou encore des tortues aquatiques et grenouilles (Figure 1).

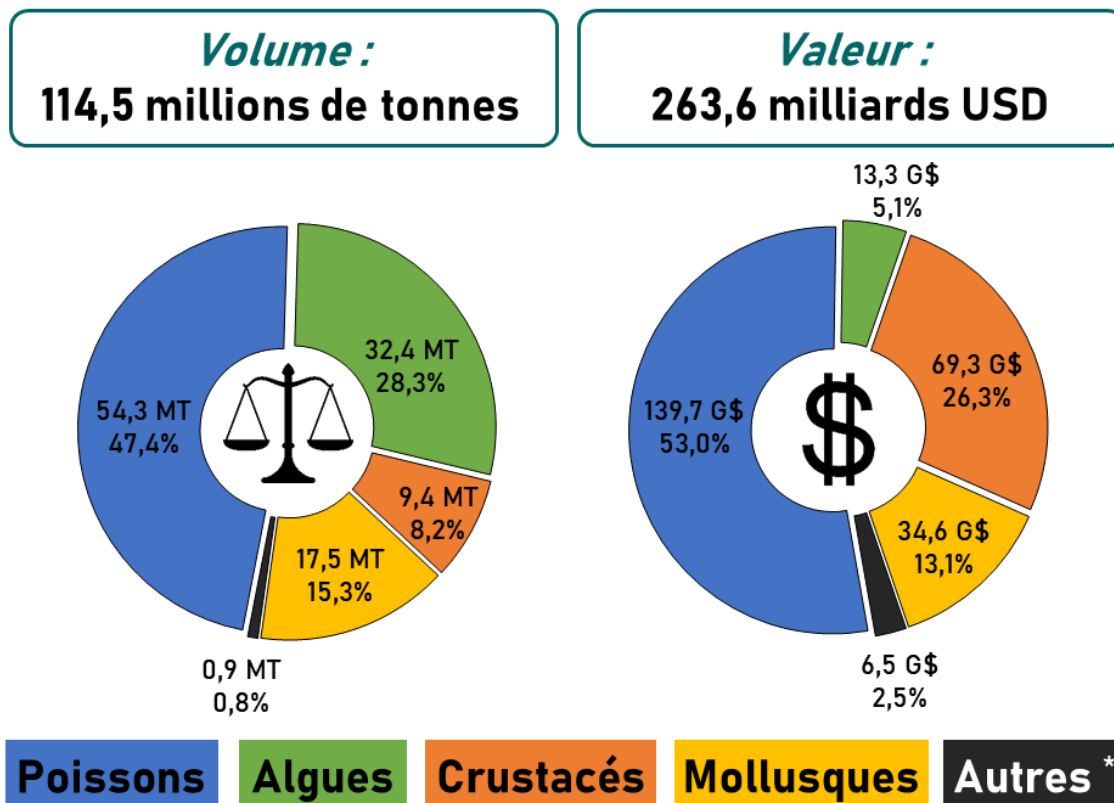


Figure 1. Production totale de l'aquaculture mondiale en 2018, exprimée en termes de volume et de valeur, par type de produit
 Inspiré de Tacon et al. (2020) et FAO (2020a). * = autres invertébrés aquatiques, tortues aquatiques, grenouilles. MT = millions de tonnes. G\$ = milliards de dollars américains

L'accès à une ressource durable en protéines demeure l'un des défis majeurs du XXI^e siècle (Duarte et al., 2009), notamment dans le contexte où les dernières projections estiment que la population humaine atteindra les 9,7 milliards d'individus d'ici à 2050 (UN, 2019). Par ailleurs, la consommation annuelle *per capita* de produits marins est passée de 9 à 20,3 Kg entre 1961 et 2017 (FAO, 2020a). Alors que les tonnages issus de la pêche stagnent depuis 1994 (Tacon, 2020), l'aquaculture représente une alternative durable et adaptée pour garantir une sécurité alimentaire globale (Godfray et al., 2010; Merino et al., 2012) à condition de s'organiser afin de limiter différentes contraintes spatiales et sociales (Lester et al., 2018; Galparsoro et al., 2020). Depuis l'adoption par les Nations Unies du programme de développement durable, comprenant 17 "*Objectifs de développement durable*" à atteindre d'ici 2030 (UN, 2015), l'Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture (dite la FAO) a défini de nombreux engagements pour promouvoir une aquaculture durable (FAO, 2017). Notamment, il s'agit de définir une production plus avantageuse pour les pays les moins avancés, en favorisant un dialogue multipartite (i.e. industries aquacoles et promoteurs, décideurs politiques et gestionnaires, recherche, ONGs et société civile, et enfin, secteurs touristique, récréatif et éducatif), mais aussi en considérant la plupart des dimensions socio-économiques, en intégrant les fonctions et services écosystémiques, et en améliorant le bien-être humain et l'équité sociale de ces différentes parties prenantes (Soto et al., 2008; Custódio et al., 2019; Galparsoro et al., 2020; Krause et al., 2020).

2. MARICULTURE DE MOLLUSQUES BIVALVES

Les prémices de l'aquaculture reposent sur des preuves de l'existence d'élevages d'anguilles (*Anguilla australis*), opérés par les communautés d'aborigènes d'Australie il y a environ 7 siècles. Le premier ouvrage relatant des techniques aquacoles remonte à 500 ans avant notre ère, et décrit les rudiments de l'élevage de la carpe commune (*Cyprinus carpio*), comme opéré en Chine depuis plusieurs siècles. L'élevage de mollusques marins, appelé conchyliculture en français, nous provient d'Asie (Chine, Corée, Japon), où la population

utilisait des pieux de bois pour récolter les huîtres et les moules qui s’y fixaient. Ces types de cultures se sont largement répandus dans le bassin méditerranéen puis dans toute l’Europe, à l’époque de la Grèce antique. Bien que la mariculture de mollusques fût initiée il y a très longtemps, le déploiement à une très grande échelle de la conchyliculture est très récent et date du XX^e siècle (Castagna, 1983; Gosling, 2015a). Selon les dernières données (FAO, 2020a), la mariculture animale mondiale est dominée par l’élevage de mollusques (56,3 %), elle-même constituée majoritairement de bivalves (97,5 %), avec près de 17 millions de tonnes produites (Tableau 1) associées au marché alimentaire ou, dans une moindre mesure, à la production de perles. La Chine détient le monopole de la production mondiale de mollusques (83,4 %), avec plus de 14 millions de tonnes produites en 2018 (FAO, 2020a ; 2020b).

L’élevage de bivalves se distingue selon deux modes de culture : sur le fond ("*on-bottom*"), où l’individu est fixé directement sur ou dans le substrat, ou encore conservé dans une cage jusqu’au moment de la récolte, et hors fond ("*off-bottom*"), où le bivalve est maintenu en suspension dans la colonne d’eau grâce à des structures variées (cages, pieux, filières), le rendant inaccessible aux prédateurs benthiques (Gosling, 2015a). Les types d’élevage se réfèrent aux types de bivalves cultivés. Par ordre d’importance (Tableau 1), on distinguera principalement l’ostréiculture pour les huîtres (famille des Ostreidae), représentant 34,6 % du poids global de bivalves produit en 2018, suivi par la vénériculture et la cérastoculture (32,2 %) pour les élevages de palourdes (Veneridae) et de coques (Cardiidae), la pectiniculture (12,3 %) pour les pétoncles et coquilles Saint-Jacques (Pectinidae), et la mytiliculture (12,2 %) pour les moules (Mytilidae). Avant la récolte et la commercialisation de la production, chaque cycle d’élevage suit classiquement deux phases distinctes. La première correspond à (i) **l’approvisionnement en juvéniles (naissain)**, collectés directement dans le milieu naturel (le captage) ou produits alternativement en milieu contrôlé (écloserie). Le captage est effectué durant la période de reproduction des bivalves et permet de récupérer le naissain grâce à des structures artificielles (les collecteurs). En écloserie, celui-ci est produit selon des critères de quantité et de qualité bien spécifiques. Après cette première phase, le cycle de production se poursuit par (ii) **le grossissement**,

appliqué selon les modes d'élevage sur le fond ou hors fond. Le naissain est généralement placé dans de nouvelles structures (cages, boudins, filets), puis installé dans des sites de grossissement, qui seront plus ou moins éloignés des sites d'origine du naissain et sélectionnés selon l'espèce cultivée, le mode de culture, mais aussi les paramètres physico-chimiques (courants et échanges tidaux, profondeur, qualité de l'eau, turbidité, pollution), les interactions biologiques (prédation, compétition, contaminants biologiques, biosalissures), la localité, les autres activités socio-économiques présentes, ou encore le modèle d'affaires choisi par le producteur (Quayle & Newkirk, 1989; Helm et al., 2004; Gosling, 2015a).

Tableau 1. Production globale de la mariculture de mollusques en 2018, présentée (a) par volume produit par pays, ainsi que (b) par volume et valeur par type d'élevage
Extrait de FAO (2020b). KT = milliers de tonnes. G\$ = milliards de dollars américains

a)			b)				
PAYS	Poids (KT)	%	TYPE D'ÉLEVAGE	Poids (KT)	%	Valeur (G\$)	%
<i>Chine</i>	14 433	83,4	Huîtres	5 995	34,6	7,23	21,1
<i>Corée du Sud</i>	418	2,4	Palourdes, coques	5 578	32,2	9,72	28,3
<i>Chili</i>	378	2,2					
<i>Japon</i>	350	2,0	Pétoncles	2 136	12,3	5,86	17,1
<i>Vietnam</i>	301	1,7	Moules	2 113	12,2	4,52	13,2
<i>Espagne</i>	287	1,7					
<i>États-Unis d'Amérique</i>	181	1,1	Autres bivalves et non identifiés	1 056	6,1	4,47	13,0
<i>France</i>	145	0,8					
<i>Italie</i>	93	0,5	Gastéropodes Ormeaux, bigorneaux ...	427	2,5	2,49	7,3
<i>Thaïlande</i>	93	0,5					
<i>Nouvelle-Zélande</i>	88	0,5					
<i>Taïwan</i>	72	0,4					
<i>Corée du Nord</i>	62	0,4					
<i>Philippines</i>	55	0,3					
<i>Pays-Bas</i>	46	0,3					
<i>Canada</i>	43	0,3					
Autres	259	1,5					
TOTAL	17 304	100	TOTAL	17 304	100	34,29	100

Dans le cas majoritaire d'un approvisionnement en milieu naturel, le succès de captage constitue l'élément clé pour les rendements, la productivité et la performance commerciale de l'élevage. Les facteurs exogènes (température, ressources nutritives et salinité) peuvent grandement affecter les cycles de reproduction des géniteurs ainsi que le succès de recrutement du naissain (Gosling, 2015b; 2015c). Les structures servant de collecteurs sont choisies de telle sorte à proposer un milieu propice à la fixation-métamorphose de l'espèce visée, afin de garantir un bon succès de captage. Les collecteurs doivent aussi permettre de limiter la fixation naturelle des espèces indésirables, ou de faciliter les actions visant à les contrôler (e.g. saumurage des collecteurs de moule) (Gosling, 2015a; 2015b). En effet, le développement d'épibiontes et/ou de prédateurs sur les collecteurs (e.g. étoiles de mer, tuniciers ou macroalgues) constitue un obstacle à la fixation et à la survie du naissain, et peut induire une forte diminution des densités récupérées en fin de captage. Ainsi, les collecteurs sont, par exemple, des coupelles de plastiques pour les huîtres, des tapis benthiques pour les palourdes, des poches de filets pour les pétoncles ou des cordes en suspension pour les moules. Le captage en milieu naturel se fait à proximité des lits de géniteurs sauvages, ou à proximité des stocks en culture.

L'approvisionnement en naissain se fait en éclosérie lorsque : (i) le site de captage a atteint la limite maximale de son exploitation, (ii) l'approvisionnement naturel en naissain est insuffisant ou irrégulier, (iii) les stocks de géniteurs ont été surexploités ou décimés, (iv) l'espèce cible n'existe pas localement (espèce exotique), (v) la stratégie maricole est de cultiver un naissain d'une certaine qualité génétique et/ou physiologique (Helm et al., 2004; Gosling, 2015a). Un approvisionnement en éclosérie a l'avantage d'être fiable et disponible selon les quantités et moments désirés. Toutefois, son coût est bien plus important qu'un captage en milieu naturel, étant donné les techniques spécifiques de conditionnement, d'alimentation et de culture des géniteurs ainsi que de leurs progénitures (Helm et al., 2004).

Contrairement aux modèles intensifs souvent appliqués en pisciculture (apports d'aliments, vitamines et antibiotiques), les bivalves sont des espèces idéales pour une aquaculture extensive. L'alimentation de ces filtreurs ne nécessite aucun apport et repose sur

la productivité planctonique du milieu et les apports en matière organique induits par les courants et échanges tidaux (Helm et al., 2004; Wijsman et al., 2019). Ils constituent une ressource alimentaire durable, car leur niveau trophique (2) est inférieur à celui des crustacés (2,2 – 3) ou des poissons (3 – 4,8), qui nécessitent davantage de transferts de biomasses issus des producteurs primaires (Duarte et al., 2009). Les bivalves marins sont appréciés des consommateurs de par leur goût caractéristique et leurs bienfaits nutritifs, comme notamment leur teneur en protéines, en vitamines A et D, en minéraux essentiels (iode et sélénium), et en acides gras polyinsaturés (dont les essentiels, ω -3 et ω -6) (Wijsman et al., 2019). Enfin, la conchyliculture fournit de nombreux services écosystémiques ayant une influence sur les paramètres biotiques et abiotiques de l'environnement :

- Régulation des processus hydrodynamiques, modification des courants et flux d'eau,
- Structure physique servant de dispositif de concentration de poissons, effet nourricerie,
- Biodéposition des nutriments, dénitrification, resuspension des nutriments,
- Contrôle des risques d'eutrophisation par bioremédiation des nutriments, consommation et sédimentation de l'excès en phytoplancton, réduction du déficit en oxygène la nuit,
- Modération de l'occurrence de blooms d'algues toxiques et/ou de pathogènes microbiens,
- Atténuation des effets du changement climatique

(Smaal et al., 2019; van der Schatte Olivier et al., 2020; Mascorda Cabre et al., 2021).

Par ailleurs, les effets du changement climatique constituent un défi majeur pour le développement global de la mariculture (Pernet & Browman, 2021). Le changement climatique tel que défini par le GIEC (Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat) correspond à une modification de l'état du climat sur une période de temps définie, résultant de processus internes naturels et des forçages externes qui sont attribuables aux modifications anthropiques de la composition de l'atmosphère. Aujourd'hui, l'origine humaine des changements globaux actuels est établie de manière consensuelle (Cook et al., 2016). Entre 1901 et 2010, les océans ont emmagasiné 93 % de l'excédent de chaleur causé par les gaz à effets de serre, séquestré 30 % des émissions de CO₂ anthropogéniques et subi une augmentation moyenne de 14 cm du niveau de la mer (Barange et al., 2018). Les impacts

des facteurs liés au changement climatique (réchauffement, acidification, hypoxie, changements dans la production primaire, inondation et ouragan, risques accrus de maladies, de parasites, de pathogènes, et efflorescences d'algues nuisibles ...) sont à l'origine de :

- Perturbations de la croissance, survie, reproduction et du métabolisme des bivalves,
- Baisse des rendements à la récolte et de la productivité maricole,
- Déclin de l'approvisionnement en naissain naturel, à compenser par les écloséries,
- Perte de qualité de la production et déclin de sa valeur marchande,
- Nécessité d'adapter, déplacer, ou encore de changer les structures et stratégies d'élevage (Barange et al., 2018; D'Abramo & Slayer, 2019; Pernet & Browman, 2021).

3. MYTILICULTURE

On raconte que l'origine de la mytiliculture en Europe remonterait à plus de 750 ans. En essayant de capturer des oiseaux marins à l'aide de filets tendus au-dessus de la mer, un irlandais naufragé sur les côtes françaises aurait remarqué que les pieux qu'il avait plantés dans la zone de marée s'étaient rapidement couverts de moules, plus grosses et de meilleure qualité que celles récoltées sur le fond. L'élevage sur bouchot était né. (Gouletquer, 1997)

De nos jours, la mytiliculture mondiale s'est développée à 85 % selon le mode de culture hors fond (McKindsey et al., 2011), essentiellement dans des zones côtières protégées et baies fermées (Perez Camacho et al., 1991; Weitzman et al., 2019) ou encore en milieu estuarien (Drapeau et al., 2006; Filgueira et al., 2016). Il existe trois principales méthodes de culture de moules hors fond (Figure 2) : sur radeau flottant ("*raft-culture*"), sur structure fixe verticale dite aussi "bouchot" ("*pole-culture*"), et sur ligne flottante horizontale dite "filière" ("*longline-culture*"), pouvant être en subsurface ou submergée en profondeur (Hickman, 1992; Avdelas et al., 2021; Mascorda Cabre et al., 2021). La production mondiale en 2018 a dépassé les 2 millions de tonnes, représentant une valeur de 4,5 milliards de dollars américains (Tableau 1).

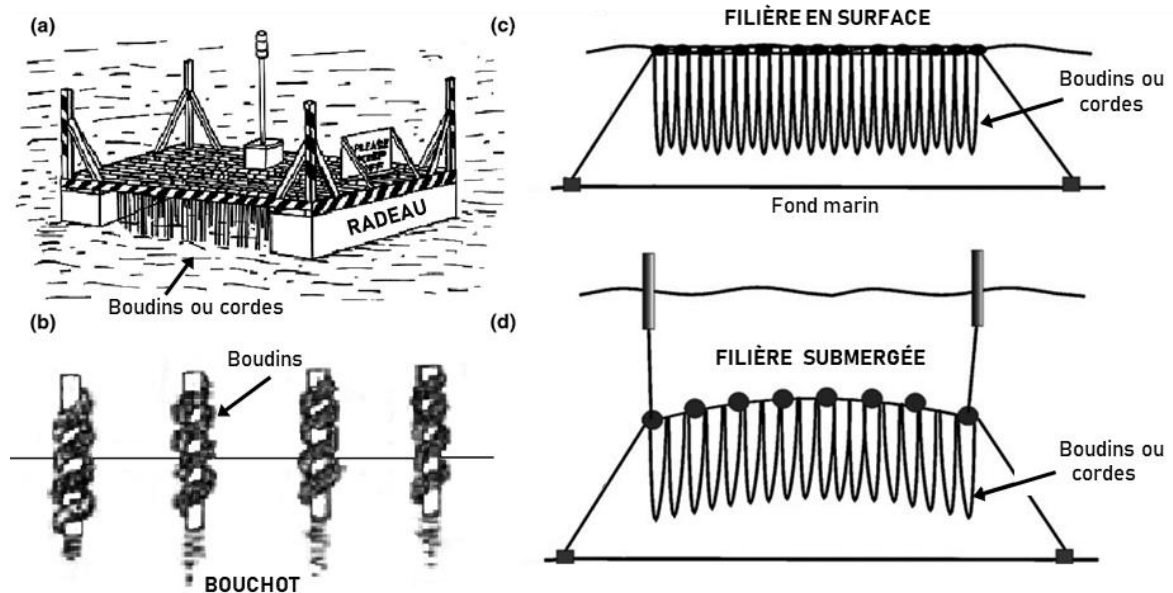


Figure 2. Types d'élevage de moules en culture hors-fond sur : (a) radeau, (b) bouchot, (c) filière en subsurface (d) filière en profondeur
 Traduit et adapté de Mascorda Cabre et al. (2021)

L'élevage de moules en milieu côtier est de plus en plus limité du fait des contraintes liées (i) aux procédures administratives, à l'organisation de l'espace côtier et aux conflits avec les autres usagers (Langan, 2012; Lester et al., 2018; Galparsoro et al., 2020), (ii) à la volonté d'améliorer la productivité et la performance des élevages de moules (Ogilvie et al., 2004; Cheney et al., 2010; Gallardi et al., 2017), (iii) à la qualité de la production en lien avec les préoccupations pour la santé humaine (Cheney et al., 2010; Langan, 2012), (iv) à l'atteinte des limites de capacité des zones aquacoles (McKindsey et al., 2006; Weitzman & Filgueira, 2020), (v) aux enjeux concernant les espèces exotiques et envahissantes, l'enrichissement côtier en nutriments et la perturbation des réseaux trophiques (Cheney et al., 2010; Weitzman et al., 2019; Mascorda Cabre et al., 2021), et (vi) aux effets néfastes des changements globaux (Callaway et al., 2012; Filgueira et al., 2016; Steeves et al., 2018; Mizuta et al., 2019).

De plus en plus d'études soutiennent l'idée d'une conchyliculture opérée en milieu ouvert (pleine mer), dit aussi milieu "*offshore*", comme alternative face aux contraintes de l'élevage en milieu côtier. Les avantages démontrés sont que le milieu offshore propose des conditions d'élevage plus stables pour la mytiliculture, notamment en termes d'exposition aux stress environnementaux (e.g. stress thermique), avec des répercussions directes sur les taux de mortalité, les taux de croissance, l'état de santé des stocks à la récolte et donc sur la qualité de la production (Cheney et al., 2010; Langan, 2012; Gallardi et al., 2017; Steeves et al., 2018; Mizuta & Wikfors, 2019; Mizuta et al., 2019). Dans une récente revue de littérature consacrée à la mytiliculture au large, Mascorda Cabre et al. (2021) ont statué qu'en comparaison aux zones côtières qui tendent à devenir naturellement oligotrophes, les milieux ouverts offrent une bonne qualité d'eau, de bonnes conditions d'oxygénation, moins de risques d'exposition aux toxines (blooms phytoplanctoniques toxiques) grâce à l'absence de surcharge en nutriments et à une moindre production primaire, et enfin une moins forte exposition aux maladies, parasites, ou contaminations d'origines anthropiques.

Dans le monde, la moule méditerranéenne (*Mytilus galloprovincialis*) est l'espèce la plus cultivée (~ 400 000 tonnes), notamment en Asie orientale et en Europe méridionale. Elle est suivie par *M. chilensis* au Chili (~ 300 000 tonnes), la moule bleue (*M. edulis*) en Europe occidentale, Europe septentrionale et sur les côtes Est du Canada et des États-Unis (~ 200 000 tonnes), la moule verte d'Asie (*Perna viridis*) largement cultivée en Thaïlande (~ 100 000 tonnes), et la moule verte de Nouvelle-Zélande (*P. canaliculus*) dont la production ne cesse de croître (> 100 000 tonnes) (Gosling, 2015a).

Au Canada, la production de mollusques est dominée par la mytiliculture (60,4 %), avec 26 091 tonnes de moules (43,73 millions de dollars canadiens) produites en 2019 (Statistique Canada, 2020). Sur les côtes Est des États-Unis et du Canada, l'élevage de moule repose sur deux espèces (*M. edulis* et *M. trossolus*) co-existantes dans le golfe du Saint-Laurent, le plateau néo-écossais et le golfe du Maine, qui peuvent s'hybrider, ne sont pas dissociables à l'œil nu, mais dont des optimums physiologiques sont différents (Mallet & Carver, 1995; Rayssac et al., 2010; Tremblay & Landry, 2016).

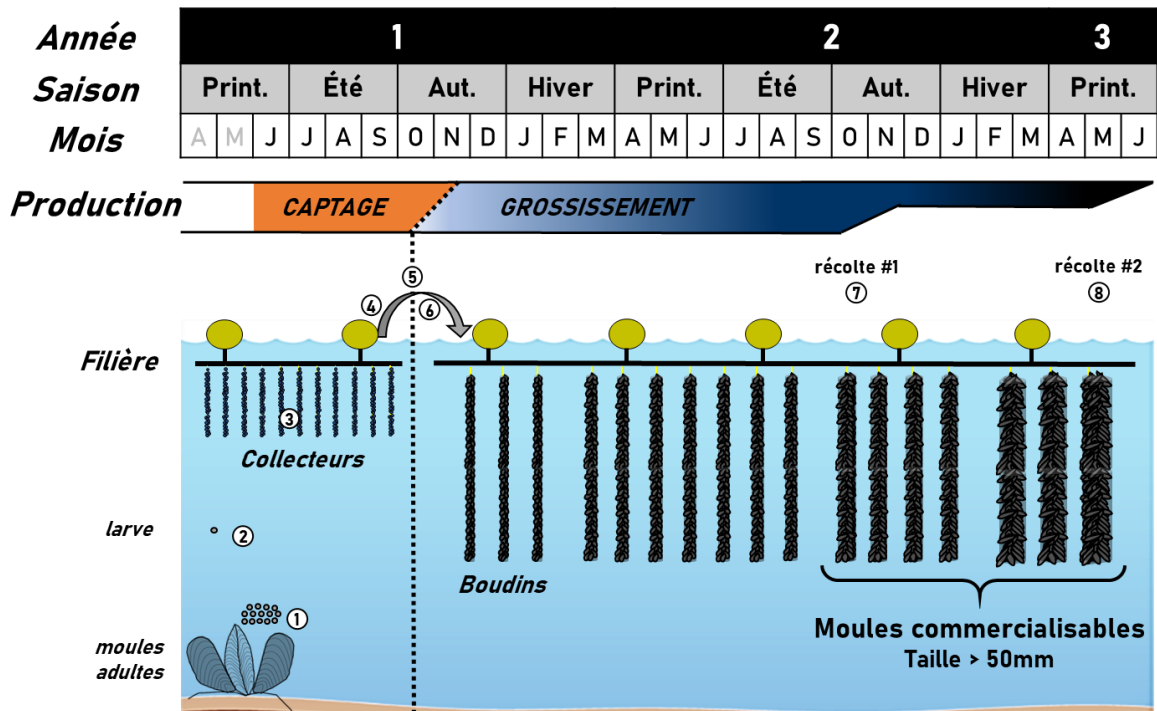


Figure 3. Cycle traditionnel de production de moules sur filière dans l’est canadien
 (1) ponte des moules établies dans le milieu naturel au mois de juin & installation des collecteurs dans le site de captage, (2) larves en dispersion dans le milieu pélagique, (3) fixation-métamorphose des larves sur les collecteurs, (4) retrait des collecteurs en octobre-novembre, (5) boudinage du naissain récupéré, (6) installation des boudins en site de grossissement, (7) récolte partielle du stock, moules âgées de ~18 mois, (8) récolte complète du stock, opérée avant le début de la prochaine saison de captage, moules âgées de ~24 mois

Au Québec et dans les provinces maritimes du Canada, la mytiliculture repose essentiellement sur l’élevage de naissain récupéré dans le milieu naturel, puis mis en grossissement sur filière selon un cycle qui s’étire sur deux années (Figure 3). À partir du mois de juin, des cordes de polypropylène (collecteurs) sont placées en suspension dans les sites de captage, puis ces collecteurs sont récupérés vers octobre-novembre. Le naissain est immédiatement boudiné dans des structures tubulaires en filet maillant (boudins) puis replacé

en suspension dans les sites de grossissement. Ces boudins peuvent être des structures individuelles (3-5 m) ou un unique long boudin s'étirant sur toute la filière mytilicole. La production sur boudins est partiellement récoltée à l'automne (12 mois de grossissement) puis au printemps suivant (18 mois). Les individus récoltés, âgés de 18 et 24 mois respectivement, sont commercialisables lorsqu'ils atteignent une taille de 50 mm de long.

Le succès de l'élevage de moule pourrait être défini par les niveaux de performances observables à chaque stade de développement des individus durant les étapes de captage et de grossissement, c'est-à-dire les patrons de survie, de croissance et de reproduction au stade adulte. Cette performance biologique se répercute sur la performance de l'approvisionnement en naissain et sur la productivité à la récolte, pour finalement induire une certaine performance commerciale de l'élevage (Figure 4). De nombreux paramètres, d'origine exogène et endogène, peuvent entrer en interaction et orienter le développement des bivalves (Bayne, 2004; Toupoint et al., 2012a; 2012b; Bourque & Myrand, 2014; Gosling, 2015d). Toutefois, leur influence est modelée par les stratégies d'élevage appliquées. En effet, la réponse des organismes en culture dépend des caractéristiques du stock de naissain capté (essentiellement génétiques et physiologiques), des caractéristiques du site de grossissement (essentiellement environnementales), ainsi que du type d'élevage utilisé (Lupo et al., 2021). Il semble alors important de pouvoir définir chaque aspect du développement des moules de culture, afin de mieux en décrire les différentes caractéristiques et ainsi de prévoir les meilleurs niveaux de performance.

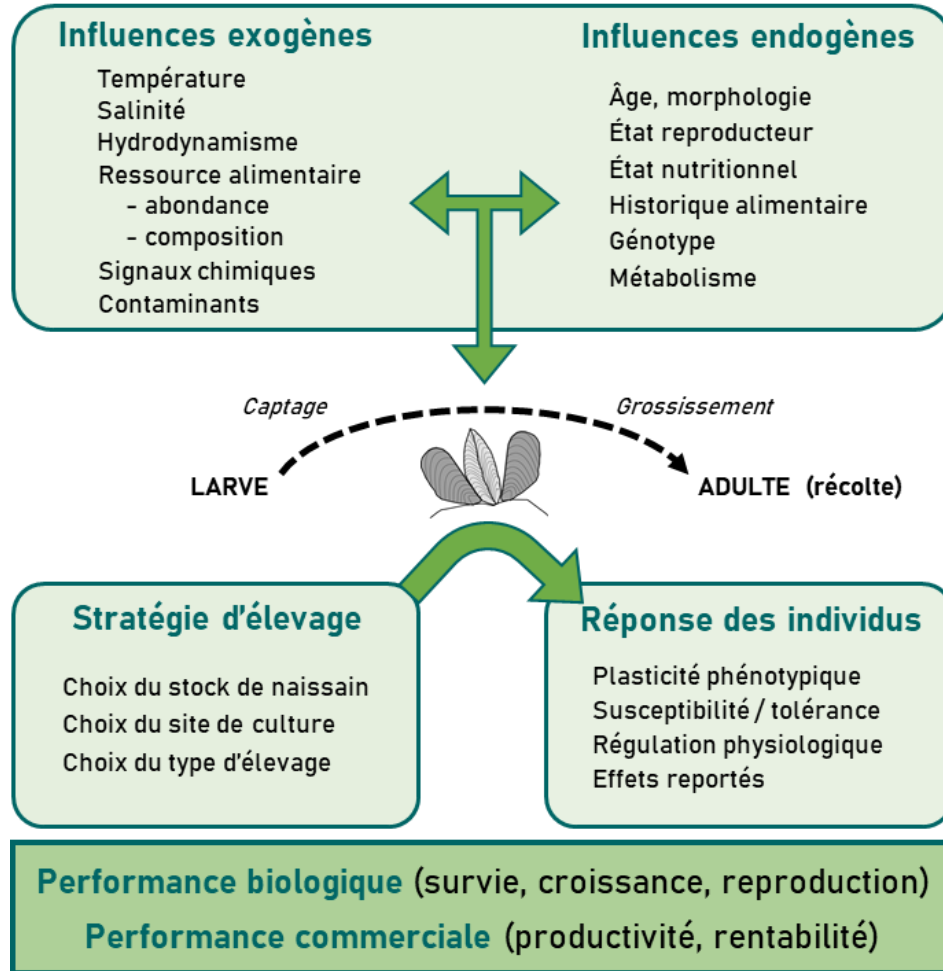


Figure 4. Principaux paramètres pouvant influencer le succès d'élevage mytilicole

4. CARACTÉRISATION DES MOULES DE CULTURE

4.1 Notion de stock

La notion de "stock" est un concept très hétérogène utilisé essentiellement pour définir des unités de gestion des pêches ou de production (Cadrin et al., 2014). De manière générale, un stock est défini comme une sous-unité d'une population (Cushing, 1968; Secor, 2005) et

correspond à la partie exploitable d'une espèce donnée, dans une zone géographique donnée et durant une période de temps donnée (Cadrin et al., 2014; Gosling, 2015e).

Il peut aussi être défini arbitrairement pour parler de cohorte, classe d'âge, sous-population, métapopulation, sous-espèce ou espèce (Secor, 2005). Deux méthodes complémentaires permettent de définir un stock tout en conciliant biologie et gestion des pêches, il s'agit des méthodes génotypique et phénotypique (Cadrin et al., 2014). Un stock génotypique regroupe plusieurs membres d'une même espèce dont l'intégrité génétique persiste, tant qu'ils restent isolés spatialement et temporellement des autres stocks, notamment lors de leur reproduction. Cette définition d'un stock génotypique se rapproche fortement de celle d'une population écologique (Futuyma, 1986). Par contre, deux stocks phénotypiques sont deux groupes intraspécifiques différenciables par l'expression de certains de leurs caractères (e.g. taux de croissance) face à des variations génétiques et/ou environnementales (Cadrin & Secor, 2009).

Si les avancées techniques en termes de discrimination génétique ont permis de favoriser la définition de stocks génotypiques, la distinction phénotypique garde toute sa valeur lorsque l'on considère des paramètres de recrutement, croissance et mortalité (Cadrin et al., 2014). Chez *M. edulis*, des différences génotypiques (Johannesson et al., 1990) et phénotypiques (Myrand & Gaudreault, 1995) ont permis de distinguer des stocks venant de localités très proches (quelques kilomètres), issus de classes d'âges successives ou de cohortes similaires. On peut alors définir des stocks de bivalves sur une échelle spatiale très petite (lagunes voisines) et une échelle temporelle très restreinte (années successives).

4.2 Cycle biologique

La moule bleue, *M. edulis* (Linné, 1758), est un mollusque bivalve des eaux côtières boréales tempérées, appartenant à la famille des Mytilidae (Seed, 1976). Hautement tolérante, l'espèce est dite euryhaline et eurytherme, car elle se développe dans de larges gammes de salinité (15-40 PSU) et de température (5 à 20 °C) (Brenko & Calabrese, 1969; Widdows, 1973; Bayne 1976; Incze et al., 1980). La moule vit dans les eaux peu profondes de la zone subtidale, mais peut facilement être retrouvée à plus de 20 m de fond. Elle atteint une taille de 100-130 mm en condition optimale, bien que des mesures de seulement 20 mm aient été faites sur des individus de 15-20 ans, vivant en milieu fortement exposé (Seed, 1976). La moule bleue est un animal grégaire se fixant au substrat grâce à un faisceau de filaments (le byssus), en formant des amas denses (lits de moules) pour éviter de se faire déloger par les courants et vagues. Les deux sexes sont habituellement distincts (espèce dioïque) bien que certains cas d'hermaphrodisme aient été reportés (Seed, 1976). Au printemps, le tissu gonadique envahit le tissu conjonctif du manteau (Mikhailov et al., 1995) puis à maturité, les gamètes sont émis via le siphon exhalant dans la colonne d'eau, et de manière synchrone entre les sexes afin d'optimiser la fécondation externe (Gosling, 2015c).

Chez les invertébrés benthiques, plus de 70 % des espèces possèdent un cycle de vie benthopélagique, impliquant une phase de dispersion larvaire dans le plancton (Thorson, 1950). Pour les moules, cette phase pélagique est suivie d'une phase sessile, lors de laquelle l'individu ne bouge plus et demeure fixé sur le fond benthique. L'environnement pélagique comprend de nombreux paramètres décisifs pour le succès d'établissement des moules, une fois fixées sur le fond (Navarette et al., 2005; Broitman et al., 2008). La portion d'individus d'une même classe d'âge ayant survécu, puis pouvant à leur tour se reproduire au stade adulte, constitue les recrues d'une reproduction annuelle donnée (Caley et al., 1996). Ce recrutement est considéré comme un moment clé, déterminant les variations d'abondance des espèces benthiques (Hughes, 1990; Caley et al., 1996). Le taux de mortalité durant la phase de recrutement est très important et peut atteindre les 99 % chez *M. edulis* (Lutz & Kennish, 1992), comme pour la plupart des espèces d'invertébrés benthiques (Pedersen et al., 2008).

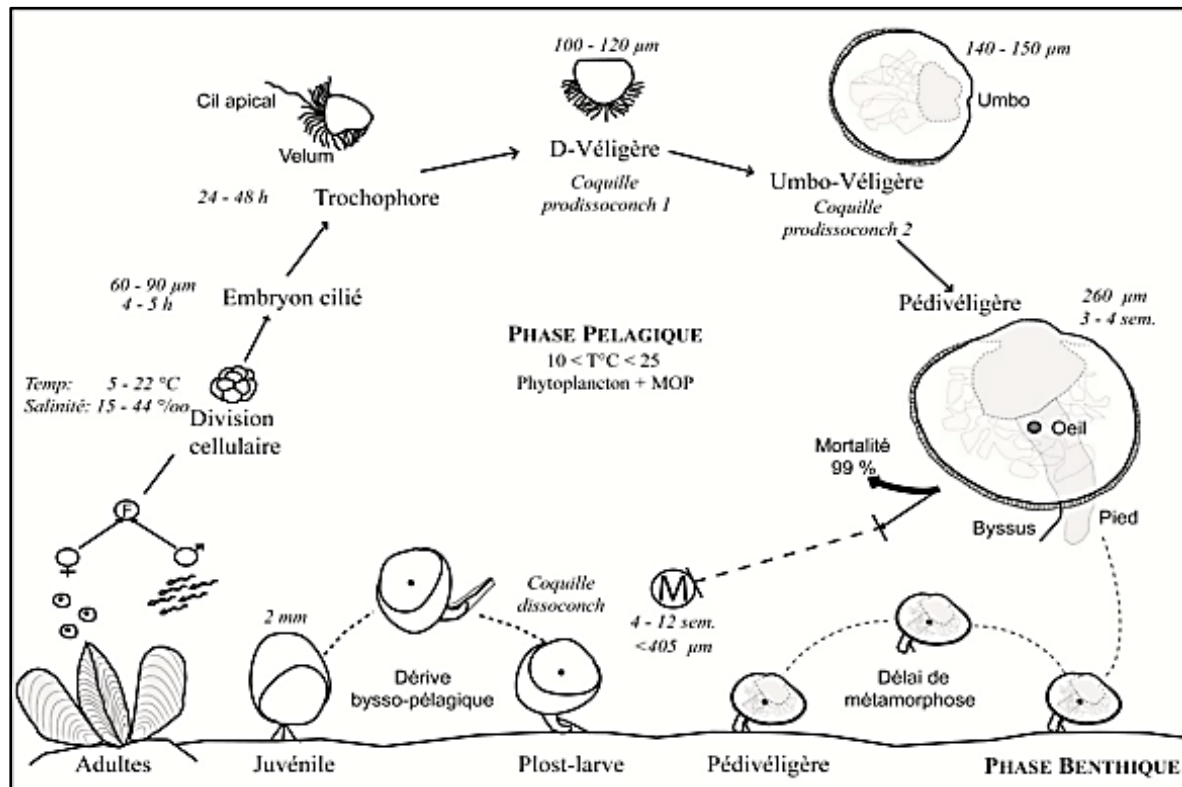


Figure 5. Cycle de développement de la moule bleue *Mytilus edulis* (L., 1758)
 Extrait de Toupoint (2012). F = fécondation; M = métamorphose

Le cycle de développement de la moule (Figure 5) commence par une courte phase lecitotrophe (s'alimentant sur les réserves vitellines). Quelques heures après la fécondation, l'embryon acquiert déjà des compétences de nage grâce à son velum (larve trochophore), puis d'alimentation grâce à son système digestif qui devient fonctionnel (larve D-véligère). La phase larvaire strictement planctotrophe (stade véligère; s'alimentant sur le plancton) s'achève par l'apparition du pied, qui se traduit par l'acquisition de la compétence à se fixer (larve pédivéligère). Commence alors la phase de colonisation benthique, durant laquelle la larve pédivéligère se métamorphose en post-larve. La compétence induit des changements morphologiques majeurs dont (i) une croissance rapide sur l'axe postéro-ventrale, conférant

à la moule sa forme asymétrique caractéristique, (ii) le développement d'un pied (stade plantigrade), contenant des glandes sécrétrices des filaments de byssus, mais permettant aussi à l'individu de ramper pour scruter et choisir le substrat, (iii) une transition des processus de rétention de particules, comprenant la désintégration du vélum qui servait aussi bien à la filtration qu'à la nage, le développement progressif des palpes labiaux et l'apparition de quelques filaments branchiaux, (iv) le développement d'un œil photosensible (Bayne, 1971; 1976; Lutz & Kennish, 1992; Cannuel et al., 2009). Une fois métamorphosée, la post-larve sécrète une nouvelle coquille, composée d'un mélange de calcite et d'aragonite (dissococonque) et qui se distingue de la coquille larvaire (prodissococonque) par sa minéralogie, sa texture et sa structure (Martel et al., 1995) en provoquant la formation d'une ligne distincte entre ces deux types de coquilles (Figure 6).

Chez la moule, comme pour toute autre espèce de bivalve avec un stade larvaire planctonique, la coquille prodissococonque est composée de deux régions distinctes : la prodissococonque I (PI) et la prodissococonque II (PII) (Ockelmann, 1965; Lutz & Kennish, 1992). La PI possède une surface poreuse ponctuée, composée d'aragonite. Sa structure contraste avec la PII, composée également d'aragonite, mais décrivant de nombreuses lignes de croissance co-marginales sur la coquille (Lutz et Kennish, 1992; Martel et al., 1995). Les tailles maximales des deux régions de la coquille larvaire de *M. edulis* varient classiquement de 100 à 120 μm pour le PI (Jablonski & Lutz, 1980; Sprung, 1984) et de 260 à 300 μm pour le PII (McGrath et al., 1988; Martel et al., 2014). Morphologiquement, la taille de la PI est corrélée à la taille de l'œuf fécondé (Ockelmann, 1965; Martel et al., 1995; 2000), stade à partir duquel l'individu est devenu une larve dotée d'un système digestif (D-véligère). La mesure de la taille maximale de la PII nous donne, quant à elle, une information importante sur la taille atteinte lors de la fixation-métamorphose et permet ainsi d'estimer la durée de la phase pélagique (Martel et al., 1995; 2014).

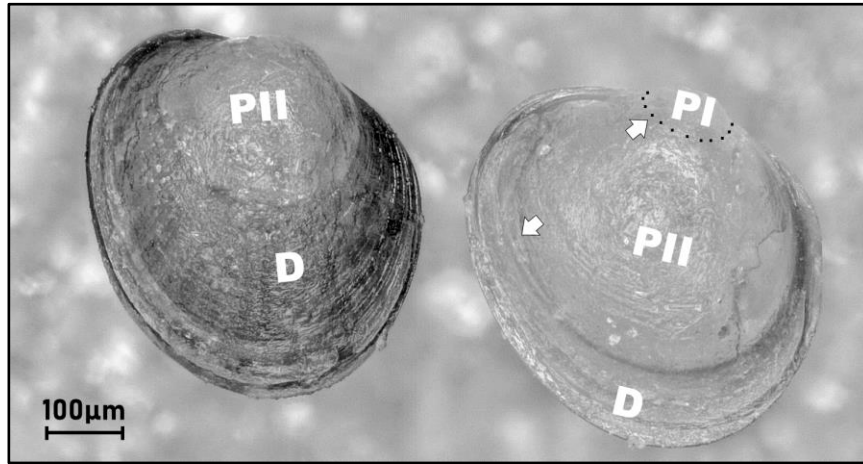


Figure 6. Comparaison des coquilles de deux post-larves récoltées dans une même lagune des Îles-de-la-Madeleine, en juin (gauche) et juillet (droite) 2017

D = dissoconque (post-larve); PI et PII = prodissoconque I et II (larve). La PI est non visible à gauche (érodée) et a été mise en surbrillance par des pointillés à droite. L'individu de gauche s'est métamorphosé de manière optimale au mois de juin puisqu'il s'est développé dans une eau à 19 °C (taille totale = 494 µm; PII = 280 µm; PI = 119 µm). S'étant développé dans une eau dépassant les 24 °C au mois de juillet, l'individu de droite a retardé sa métamorphose pour finalement atteindre une taille à la métamorphose (PII) bien plus importante (taille totale = 513 µm ; PII = 419 µm; PI = 122 µm) que celle de l'individu échantillonné au mois de juin

La durée du stade larvaire de la moule bleue varie de deux à quatre semaines, mais peut s'étendre à plus de deux mois en fonction des facteurs conditionnant le déclenchement et/ou le retard de la métamorphose (Bayne, 1965; 1976; Sprung, 1984; Lutz & Kennish, 1992; Lachance et al., 2008; Toupoint et al., 2012a; Jolivet et al., 2016). Pour qu'il y ait métamorphose, il faut que la larve soit physiologiquement compétente (pédivélégère), mais aussi que le substrat disponible soit adéquat pour son établissement en tant qu'adulte, et enfin que les conditions environnementales soient bien appropriées. En l'absence d'un de ces éléments, la larve a la capacité d'effectuer un retard ou "délai de métamorphose" (Figure 5), afin de poursuivre la prospection de l'habitat durant une période pouvant s'étirer jusque

45 jours (Bayne, 1965; Pechenik et al., 1990; Lutz & Kennish, 1992; Martel et al., 1995). Durant cette exploration, la larve continue de grandir et de sécréter sa coquille prodissoconque II (Figure 6) qui peut alors atteindre des tailles dépassant les 400 µm (Bayne, 1976; Martel et al., 2014). Ce délai se fait au détriment des réserves énergétiques de la larve (Pechenik, 1990) et du succès de recrutement (Bishop et al., 2006). L'étude d'un tel phénomène chez les bivalves a permis de démontrer les effets des facteurs de l'environnement sur le recrutement, basés sur la corrélation existante entre température et taille maximale à la métamorphose, observée chez la moule bleue (Bayne, 1965), l'huître japonaise (Flores-Vergara et al., 2004), la mye commune (Lutz & Jablonski, 1978) et la coquille Saint-Jacques (Cragg, 2006).

Après la métamorphose, les post-larves ont encore la capacité de se remettre en suspension dans la colonne d'eau, toujours à la recherche de nouveaux habitats plus propices, selon un mécanisme dit de "dérive bysso-pélagique" (Figure 5), pouvant s'opérer jusqu'à une taille de 1,8 à 2,5 mm chez les Mytilidae (Sigurdsson et al., 1976; Forêt et al., 2018a). Tous les comportements induisant la colonisation du fond dépendent de signaux thermiques, salins, hydrodynamiques (Lachance et al., 2008), mais aussi de la dynamique des ressources trophiques (Toupoint et al., 2012a; 2012b; Forêt et al., 2018b) ou encore du bruit anthropique (Jolivet et al., 2016). Le succès de recrutement, ou la performance de captage dans le cas de l'élevage, dépendent donc intrinsèquement des conditions environnementales auxquelles sont soumis les différents stades ontogéniques de la moule. Parmi lesquelles, les plus importantes à considérer sont souvent la température et la ressource trophique (Bayne, 1976; Seed, 1976; Seed & Suchanek, 1992; Gosling, 2015b).

La maturité sexuelle arrivant dès la première année chez *M. edulis* (Duinker et al., 2008), elle peut être initiée au mois d'octobre dans l'Atlantique Nord (Gosling, 2015c). Ainsi, le stade adulte peut être atteint dès deux mois après la fixation, lorsque les individus ont une taille de 15-20 mm (Suchanek, 1981).

4.3 Facteurs de développement

Les températures et les conditions trophiques sont les facteurs exogènes ayant la plus forte influence sur le développement des bivalves, et de la plupart des organismes poikilothermes (Seed, 1976; Seed & Suchanek, 1992; Gosling, 2015b). La température est un facteur abiotique affectant strictement toutes les fonctions biologiques des bivalves comme l'alimentation, la reproduction, la croissance et la respiration, ainsi que les cinétiques de réactions chimiques, physiologiques et de maintien des structures cellulaires. Ce facteur agit également sur les patrons de distribution spatiale des organismes. Par ailleurs, la ressource trophique est un facteur biotique dont la disponibilité (quantité) et la composition (qualité) se reflètent sur l'état physiologique de l'organisme et le niveau de ses réserves énergétiques. Les apports nutritionnels impactent entre autres le succès de recrutement et la performance de croissance, et jouent un rôle de premier plan sur les étapes les plus énergivores du développement, comme par exemple la fixation-métamorphose des larves, les comportements de prospection du fond, la gamétogénèse, le maintien cellulaire ou encore la réponse aux stress environnementaux. D'autres paramètres, comme la salinité (abiotique) ou la pression de prédation (biotique), ont aussi une influence notable sur les patrons de survie, de distribution, d'homéostasie et de dépenses en énergie, tout au long du développement.

4.3.1 La température

L'adaptation des animaux face aux températures se caractérise par des gammes ou fenêtres thermiques pour lesquelles les performances sont optimisées, mais aussi par des seuils thermiques au-delà desquels ces performances déclinent voire échouent, et dont les niveaux de tolérance demeurent limités dans le temps (Hofmann & Todgham, 2010). Les seuils permettant de maintenir une performance sur le long terme sont plus étroits pour les fonctions de croissance et de reproduction que pour celles du métabolisme de base, dit aussi métabolisme de maintien (maintenance cellulaire, digestion, respiration), puis s'élargissent

strictement à la survie de l'individu lorsqu'il fait face à une pression thermique d'intensité et de durée chroniques (tolérance au stress thermique) ou aiguës (résistance au stress thermique) (Figure 7a).

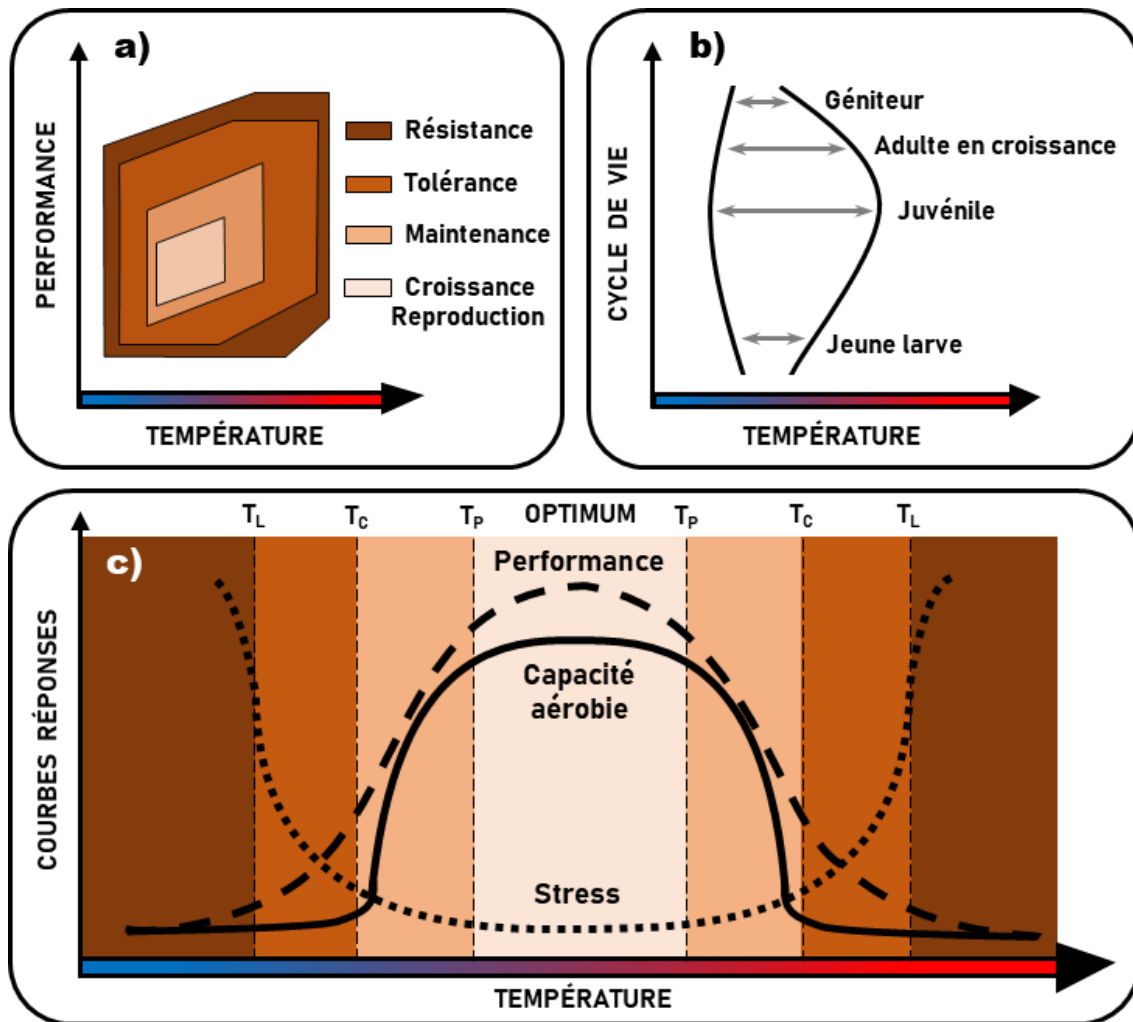


Figure 7. Représentation schématique des effets de la température sur les organismes (a) fractionnement de la performance par fenêtres thermiques, (b) fenêtre thermique de maintenance selon le cycle de vie, et (c) fluctuations théoriques des effets de la température sur le stress physiologique et cellulaire, la capacité aérobie du métabolisme et les performances (croissance, reproduction et abondance de la population). Traduits et adaptés de (a) Hofmann & Todgham (2010), (b) Pörtner et al., (2017), (c) Kassahn et al. (2009). T_P = température de péjus; T_C = température critique; T_L = température létale

Ces fenêtres thermiques sont asymétriques. De plus, leurs tailles varient en fonction du stade de vie de l'organisme (Figure 7b), mais aussi selon la localisation géographique de la population à laquelle il appartient (Pörtner, 2002; 2012; Jones et al., 2009; Pörtner, et al., 2017). Les premiers stades ontogéniques des bivalves ont effectivement une sensibilité thermique plus accrue que les juvéniles (Rayssac et al., 2010; Zyppay & Helmuth, 2012; Gosling, 2015b), du fait des comportements induisant l'utilisation des réserves en énergie (Figure 5). Une hausse des températures entraîne une augmentation de la vitesse des réactions chimiques et enzymatiques, et agit sur la fluidité membranaire et la structure des protéines (Hochachka & Somero, 2002). Bien que la hausse de la température provoque chez les bivalves une amélioration des processus de croissance et d'acquisition de l'énergie (efficacité d'alimentation et d'assimilation) (Bayne, 2004), elle engendre de manière antagoniste une élévation des coûts métaboliques et des besoins cellulaires en oxygène (capacité cardiaque et respiration) (Bayne, 2017). Les effets de la température sur les taux physiologiques, la croissance et la survie ont été définis selon les concepts de "courbes" et de "fenêtres" de performance thermiques (e.g. Pörtner, 2002; 2012; Pörtner, et al., 2017).

Les limites inférieures et supérieures des "*températures de péjus*" (T_P) et "*températures critiques*" (T_C), définissent respectivement les fenêtres d'optimum thermique de performance et de maintenance aérobie de l'organisme (Figure 7c). La performance de croissance de l'organisme et sa capacité métabolique sont maximisées dans la fenêtre de l'optimum (limites T_P), alors que le stress subi y est minimal. La "capacité aérobie" définit un équilibre entre les mécanismes de génération d'énergie et les mécanismes d'approvisionnement en oxygène pour les cellules. Dans l'optimum thermique, cette capacité aérobie fournit suffisamment d'oxygène et d'énergie pour les fonctions de croissance et reproduction (métabolisme actif maximal) de l'organisme. Cependant au-delà des T_P , cette capacité aérobie diminue progressivement en se rapprochant des T_C . Face au stress, des processus d'ajustement (e.g. accroissement du rythme cardiaque) viennent compenser les diminutions d'oxygène et d'énergie nécessaires au métabolisme de maintien. Par conséquent, les fonctions de croissance et de reproduction décroissent fortement à proximité des T_C . La mention "gamme de tolérance" d'une espèce est communément utilisée pour faire référence

à la fenêtre comprise entre les limites T_C . Elle correspond à la fenêtre pour laquelle un organisme (ou une espèce) peut maintenir son métabolisme en aérobie et assurer les fonctions de maintenance de base. Au-delà des T_C , le stress thermique induit un important stress oxydatif (hypoxie sévère). La croissance s'arrête dans cette fenêtre et la capacité aérobie devient nulle (Figure 7a, c). Afin de pouvoir tolérer le stress subi, la demande énergétique (métabolisme anaérobie) priorise les processus de maintien et de réparation cellulaires dont (i) la production d'ATP (l'adénosine triphosphate, fournissant l'énergie aux cellules), ainsi que (ii) la réparation des dommages cellulaires (protéines chaperonnes HSP "*heat shock proteins*") et les défenses antioxydantes (enzymes CAT "*catalase*" et SOD "*superoxyde dismutase*"). La performance continue de décroître tant qu'un retour vers des températures tolérées n'est pas établi. Au-delà des "*températures létales*" (T_L), les capacités de défenses et de réparation ne suffisent plus à compenser les dommages du stress thermique. La dénaturation est telle qu'elle entraîne la mort de l'organisme, s'il n'arrive pas à résister (Figure 7a, c) (Kassahn, 2009; Bayne, 2017; Pörtner, et al., 2017).

Comme mentionné précédemment, les gammes de tolérance (limites T_C) thermohaline de *M. edulis* décrivent de larges spectres de température (5-20 °C) et de salinité (15-40 ppm), et leurs interactions ont des effets sur la distribution spatiale et la biologie de l'espèce. La pression sélective liée à des températures stressantes est souvent reportée comme étant le paramètre le plus influent chez les bivalves (Gosling, 2015b). Pour *M. edulis*, la fenêtre d'optimum thermique (limites T_P) est comprise entre 17 et 18 °C pour les stades péri-métamorphiques (larves et post-larves récemment métamorphosées) (Figure 8) (Bayne, 1965; Rayssac et al., 2010). Au stade adulte, la fenêtre optimale peut s'étirer de 17 à 20 °C, selon Lutz & Kennish (1992). La fenêtre de maintenance aérobie (limites T_C) est établie entre 5 et 20 °C, bien que la gamme 10-20 °C soit plus communément reportée dans la littérature, étant donné la corrélation positive existante entre la température et l'efficacité d'alimentation, l'acquisition de l'énergie et la capacité de croissance des moules (Bayne, 1965; Widdows, 1973; Incze et al., 1980; Almada-Villela et al., 1982; Stirling & Okumuş, 1994; Comeau et al., 2008; Hiebenthal et al., 2013; Cottrel et al., 2016). Par ailleurs, cette fenêtre devient plus étroite durant la gamétogénèse des moules adultes (Gosling, 2015c).

Les seuils de dénaturation (limites T_L) reportés pour cette espèce sont fixés à $-1,8$ et $28,3$ °C (Compton et al., 2007). Une forte résistance des moules aux faibles températures a été observée par les auteurs de cette étude, puisqu'une limite inférieure létale de -13 °C a été détectée pour *M. edulis*, au moyen de techniques empêchant l'eau de mer de geler. Toutefois, il est important de rappeler que ces seuils fluctuent fortement avec le stade de développement (Figure 7b), l'aire biogéographique, la saison, ou encore la distance à la côte (Zyppay & Helmuth, 2012). Ainsi plusieurs études ont reporté une limite supérieure létale variant de 27 à 36 °C (Read & Cumming, 1967; Chapple et al., 1998; Rajagopal et al., 2005). Face au stress thermique en période d'exondation, une étude a défini le seuil léthal de la température de l'air à 34 °C, pour des post-larves de *M. trossulus* (Jenewein & Gosselin, 2013).

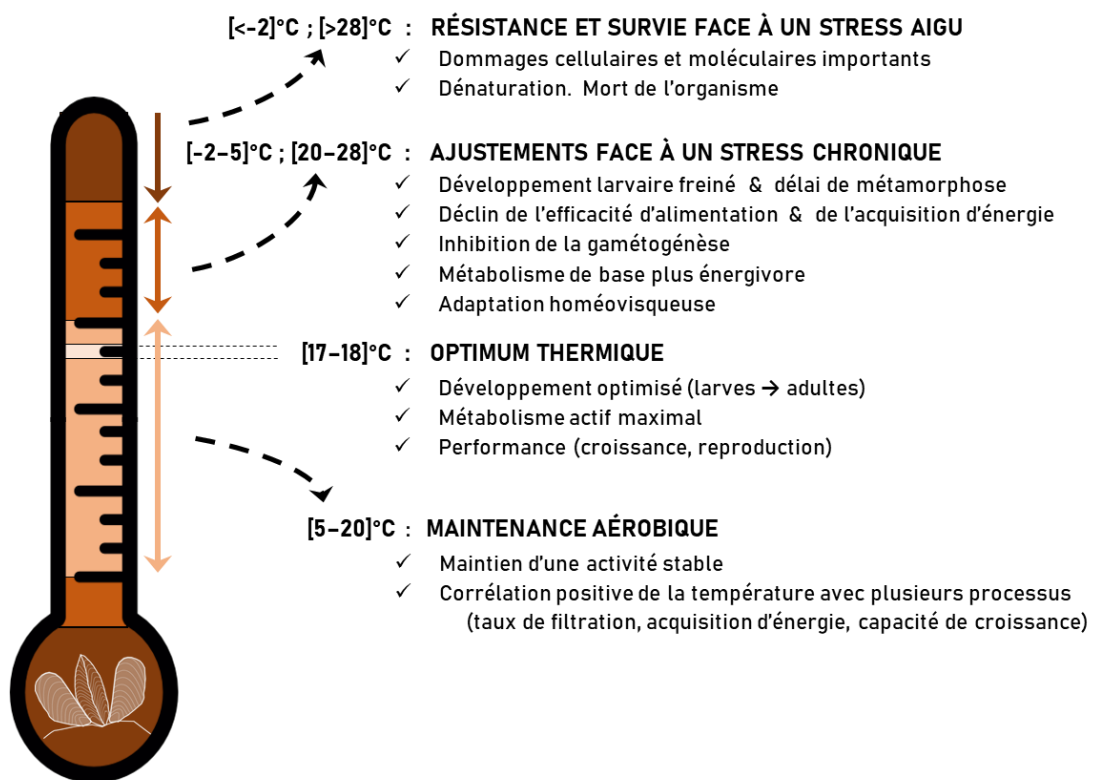


Figure 8. Résumé schématique des effets de la température de l'eau sur la moule bleue *M. edulis* (L. 1758) selon les fenêtres thermiques

Au-delà des 20 °C (Figure 8), la température freine le développement larvaire, retarde l'acquisition de la compétence pour la fixation (Incze et al., 1980; Pechenik et al., 1990) et induit donc un retard de la métamorphose (Lutz & Kennish, 1992). Des températures *in situ* stressantes (> 20 °C) induisent effectivement une augmentation de la taille de la prodissoconque II (> 400 µm) chez la moule bleue (Martel et al., 2014), alors qu'une corrélation négative avait été démontrée entre ces deux paramètres dans la gamme 5-20 °C (Bayne, 1965). L'efficacité d'alimentation (taux filtration, efficacités de rétention, de sélection et d'absorption) et le potentiel d'accumulation d'énergie de la moule commencent à diminuer autour de 22 °C (Bayne, 2004; Pernet et al., 2007). Le taux métabolique maximal (croissance) décroît graduellement après 20 °C, voire 25 °C selon les populations, et la respiration mitochondriale augmente en réponse à l'élévation du métabolisme de maintien des moules (Tremblay et al., 1998a; 1998b). Pour la reproduction, de fortes températures peuvent inhiber la ponte (Seed, 1976) et l'embryogenèse devient impossible au-delà des 25 °C (Bayne, 1976). Par ailleurs, le manque d'énergie induit par la gamétogénèse peut se révéler fatal lorsque l'individu doit subir un stress thermique en période post-ponte (Incze et al., 1980). Le cumul des stress énergétique et thermique peut alors être responsable de mortalités massives, comme cela a déjà été reporté par plusieurs mytiliculteurs du continent nord-américain (e.g. Mallet et al., 1990; Myrand & Gaudreault, 1995, Myrand et al., 2000).

Enfin, sous l'effet des températures froides, l'un des principaux enjeux des organismes ectothermes est de maintenir une fluidité membranaire garantissant les échanges biomoléculaires et bioénergétiques de la cellule. Une diminution de la température rigidifie la bicouche lipidique de la membrane et l'entraîne dans une "phase de gel" où les échanges membranaires deviennent dysfonctionnels (Hazel, 1995). Les organismes sont néanmoins capables de remodeler la composition lipidique de leur membrane selon l'hypothèse d'"adaptation homéovisqueuse" (Sinensky, 1974; Hayward et al., 2007). Pour optimiser son activité membranaire et améliorer sa fluidité en milieu froid, *Mytilus edulis* peut modifier la composition en acides gras de sa membrane cellulaire en augmentant son degré d'insaturation, par intégration d'acides gras polyinsaturés (Figure 9) (Pernet et al., 2007). Un processus inverse de diminution du degré d'insaturation de la membrane s'applique face à

des températures chaudes, mais représente d'importantes dépenses énergétiques, pouvant affecter la croissance de l'individu.

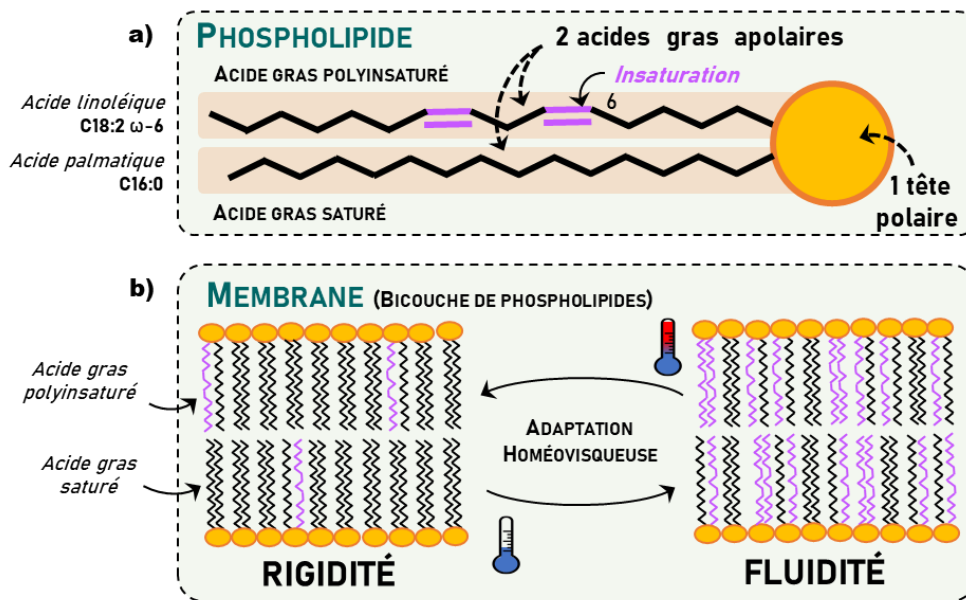


Figure 9. Représentation schématique (a) d'un phospholipide et (b) du remodelage lipidique de la membrane cellulaire par adaptation homéovisqueuse (a) exemple arbitraire d'un phospholipide composé d'un acide gras polyinsaturé et d'un acide gras saturé, (b) modulation de la perméabilité membranaire par adaptation homéovisqueuse : augmentation du degré d'insaturation dans le but d'augmenter la fluidité membranaire face à des températures froides, et diminution du degré d'insaturation afin d'augmenter la rigidité membranaire en cas de températures chaudes

4.3.2 Les apports trophiques

La moule bleue est un organisme microphage suspensivore (filtreur) qui s'alimente en piégeant la matière organique particulaire (MOP) de l'eau, acheminée depuis le siphon inhalant jusqu'aux palpes labiaux grâce à un mucus sécrété par les branchies. Les particules y sont alors triées selon leur taille puis ingérées en entrant dans l'orifice buccal. L'excédent

(mucus et grosses particules) est évacué sous forme de pseudofécès, via le siphon exhalant. Les moules filtrent de 3 à 5 litres d'eau de mer par heure pour satisfaire tous leurs besoins alimentaires. La corrélation positive reliant la disponibilité en MOP et les patrons de croissance de la moule confirme l'aspect limitant de ce facteur trophique pour son développement (Pernet et al., 2012; Gosling, 2015d).

M. edulis s'alimente des communautés phytoplanctoniques ainsi que de protistes hétérotrophes et des bactéries (Raby et al., 1997; Trottet et al., 2008) contenus dans un mélange de particules organiques, détritiques, fécès et pseudofécès (Pernet et al., 2012; Sonier et al., 2021). Durant la saison estivale, les moules ont la capacité d'adapter leur mécanisme de rétention des particules en fonction de leur taille et de leur disponibilité dans le milieu (Strohmeier et al., 2012). Le pico-phytoplancton (PPP), dont la taille varie de 0,2 à 2 µm, regroupe les plus petites cellules autotrophes des systèmes aquatiques (Raven, 1998). Il est principalement constitué de pico-cyanobactéries et pico-eucaryotes (Kamiyama et al., 2009). Le nano-phytoplancton (NPP), compris entre 2 et 20 µm, a souvent été considéré comme étant le plus retenu par les bivalves (Ward & Shumway, 2004). Toutefois, la dominance de la biomasse en protistes hétérotrophes dans les assemblages planctoniques a mis en avant l'importance de cette source alimentaire pour les moules (Trottet et al., 2007; 2008), notamment dans les milieux typiquement oligotrophes, comme les lagunes par exemple. Pour *M. edulis*, les taux de rétention particulière soulignent l'importance des hétérotrophes de grande taille (notamment des ciliés) comme source planctonique de carbone (69-88 %), comparativement aux taxons de plus petite taille (< 2 µm) (Trottet et al., 2007; 2008). Au sein des autotrophes, l'efficacité de rétention en PPP et NPP est de 3-37 % et 19-81 %, respectivement (Strohmeier et al., 2012; Sonier et al., 2016), dont essentiellement des dinophycées (15 %) et diatomées (6,5 %) (Trottet et al., 2008). Ainsi les trois groupes – ciliés, dinoflagellés, diatomées – constituent les apports planctoniques majeurs de la nutrition des moules (Trottet et al., 2008).

La disponibilité trophique ne dépend pas uniquement de sa concentration en particules puisque selon Strohmeier et al. (2012), c'est sa caractéristique de taille et la

capacité de filtration des organismes qui servent à définir l'importance d'une ressource trophique donnée. Au-delà de la quantité, le potentiel nutritif d'une ressource trophique dépend également de sa qualité, et plus particulièrement de sa composition biochimique (Helm et al., 2004; Gosling, 2015a; Jones et al., 2020). Cette qualité influence les différentes étapes de développement de la moule et donc, la performance d'un stock de bivalves une fois mis en culture. La saisonnalité des contenus en protéines, en glycogène et en lipides est bien connue pour la moule et dépend aussi bien de la saisonnalité de la ressource trophique disponible, que des patrons de mise en réserve et de consommation de l'énergie par l'individu pour le recrutement, la croissance, la reproduction et la survie (Bayne et al., 1975; Okumuş & Stirling, 1998). Si les protéines constituent la principale source nécessaire pour la biosynthèse des tissus et la croissance de l'organisme, le glycogène et les lipides représentent quant à eux la composante majeure des réserves énergétiques de l'individu (Gabott & Bayne, 1973; Bayne & Newel, 1983; Hawkins & Bayne, 1991; Knauer & Southgate, 1999).

Les protéines peuvent être catabolisées pour fournir de l'énergie aux bivalves, mais leur fonction primaire est de fournir des acides aminés et de l'azote pour la biosynthèse des tissus (Knauer & Southgate, 1999). Le renouvellement en protéines (de l'anglais "*protein turnover*") correspond à un mécanisme perpétuel de production et de remplacement des protéines cellulaires, et constitue une forte proportion des demandes énergétiques du métabolisme de maintien (Hawkins & Day, 1996).

Les sucres totaux, dont le glycogène, permettent d'équilibrer l'utilisation des protéines et lipides destinés à la biosynthèse, mais aussi d'en limiter le catabolisme pour la production d'énergie (Knauer & Southgate, 1999). Le glycogène représente une source énergétique non négligeable en période de faible disponibilité de la ressource trophique, c'est-à-dire de la fin de l'automne au début du printemps, et joue un rôle crucial dans le développement des gonades (gamétogénèse) et lors des événements de ponte (Gabott & Bayne, 1973; Gabbott, 1976; Okumuş & Stirling, 1998).

La valeur nutritive du phytoplancton ingéré, c'est-à-dire son contenu lipidique, représente le constituant le plus important pour garantir la performance d'un élevage (Webb

& Chu, 1983; Helm et al., 2004). Les lipides représentent une source majeure de l'énergie métabolique des organismes marins, et un matériel essentiel à la formation des membranes cellulaires (Bergé & Barnathan, 2005). Ils sont subdivisés en deux différentes classes (neutres et polaires) en fonction de leur polarité pour certains solvants utilisés en chromatographie liquide (Parrish et al., 1987, 1999). Les lipides neutres sont des molécules hydrophobes sans charge (e.g. cires et stérols estérifiés, triacylglycérols, diacylglycérols, acides gras libres, alcools gras) et constituent les réserves destinées aux diverses fonctions métaboliques de l'individu. Les stérols sont considérés comme des lipides neutres, mais sont intégrés à la membrane, au même titre que les lipides polaires. La tête hydrophile de ces derniers (e.g. phospholipides, sphingolipides, glycolipides) leur confère une fonction de structure permettant de former la bicouche lipidique des membranes cellulaires (Figure 9a). Ils peuvent aussi servir de connecteur à l'insertion de certaines protéines dans la membrane, de métabolites d'énergie ou encore de messagers intra et extracellulaires (Dalsgaard et al., 2003; Bergé & Barnathan, 2005; Couturier et al., 2020).

La composition en acides gras des phospholipides (PL) reflète le niveau de régulation physiologique destiné à optimiser l'activité membranaire (Hazel, 1995; Delaporte et al., 2005), selon l'hypothèse d'adaptation homéovisqueuse mentionnée plus tôt (Figure 9b). La composition en acides gras dans les triacylglycérols (TAG) reflète, quant à elle, la qualité de la ressource nutritive à disposition des moules de culture (Dalsgaard et al., 2003; Helm et al., 2004). Par ailleurs, durant les étapes de production en éclosion, la teneur en TAG chez les larves peut servir d'indice de la qualité larvaire, et donc du succès de fixation-métamorphose ainsi que de leurs performances de croissance et survie (Fraser, 1989; Pernet et al., 2004).

Les acides gras constituent la classe majoritaire de lipides, toutefois leur proportion et leur composition sont spécifiques à chaque organisme et dépendent des conditions de l'environnement (Bergé & Barnathan, 2005). Tous les organismes vivants ont la capacité de synthétiser des acides gras saturés et monoinsaturés (Glencross, 2009). Cependant, comme les bivalves marins ont une capacité absente, ou très restreinte, à biosynthétiser des acides gras polyinsaturés, leur approvisionnement (constituant plus de 35 % des acides gras chez la

moule) dépend exclusivement de la ressource trophique (Knauer & Southgate, 1999; Alkanani et al., 2007; Da Costa et al., 2015). De nombreuses études ont démontré qu'une ressource trophique riche en acides gras polyinsaturés ω -3 (oméga 3) et ω -6 (oméga 6), dont notamment les acides gras essentiels arachidoniques (20:4 ω -6; AA), eicosapentanoïques (20:5 ω -3; EPA), et docosahexaenoïques (22:6 ω -3; DHA), est corrélée à la survie, au développement et à la métamorphose des larves de bivalves, à la performance de croissance des juvéniles et des adultes, à la gamétogénèse ou encore à la réponse aux stress environnementaux (Soudant et al., 1998; Pernet et al., 2003; 2004; 2005; Alkanani et al., 2007; Toupoint et al., 2012a). La disponibilité en acides gras polyinsaturés varie en fonction du temps (Freites et al., 2002) et de la composition taxonomique du plancton (Helm et al., 2004). Ainsi, il semble évident que la qualité d'un stock de moules placé en culture dépendra de la qualité de la ressource trophique et de son abondance durant le grossissement.

4.3.3 Les aptitudes endogènes

On parle de stress lorsque la réponse physiologique d'un bivalve face aux conditions de l'environnement génère un déséquilibre homéostatique et induit un effet négatif sur ses réponses immunitaires, sa reproduction, sa croissance et/ou sa survie (Bayne, 1975; 2017). Face à un stress, le coût énergétique nécessaire pour rétablir l'équilibre prend l'ascendant sur la production active de l'organisme. En réponse à quoi, un compromis ("*trade-off*" en anglais) physiologique permet à l'individu d'investir plus d'énergie dans les mécanismes de résistance et de défense, au détriment d'un autre trait de vie (Bayne, 2004; Petes et al., 2008). Le stress existe lorsque la "*fitness*" de l'organisme, ou encore sa valeur sélective (notion de succès reproducteur combinant survie et fécondité), est en jeu. Il dépend donc à la fois de l'environnement et de la condition de l'individu (Bayne, 2017).

Les réponses des organismes face aux variations des paramètres environnementaux se distinguent en acclimatation ou adaptation. L'acclimatation correspond à une réponse rapide et réversible d'un organisme vivant, sans modification de son patrimoine génétique et

induisant une réponse physiologique efficace pour apprivoiser les changements de l'environnement. L'acclimatation est souvent associée à la notion de plasticité phénotypique, qui définit la capacité de l'organisme à modifier un ou plusieurs traits caractéristiques apparents, afin de s'accommoder des modifications environnementales subies. Dans tous les cas, l'acclimatation s'étend sur une courte échelle de temps, pouvant être de l'ordre d'une portion, voire de l'étendue, de la vie de l'organisme. En parallèle, l'adaptation est un concept graduel, irréversible, associé à une échelle de temps plus longue (évolution), et pour laquelle des modifications du génotype sont induites selon les principes de la sélection naturelle (meilleure chance de survie et meilleure reproduction). Cette adaptation va induire des modifications comportementales, développementales, physiologiques et morphologiques chez la descendance. (Price et al., 2003; Ghalambor et al., 2007; Sanford & Kelly, 2011; Blanquart et al., 2013).

Comme nous l'avons vu précédemment, deux stocks de moules de culture peuvent être discriminés par l'expression de certains traits phénotypiques, selon qu'ils soient génétiquement différents ou qu'ils aient subi un effet différentiel de l'environnement durant leur cycle de vie. Les conditions environnementales, comme la température ou la qualité de la ressource trophique, peuvent exercer une pression de sélection sur les populations marines selon qu'elles soient distribuées sur de petites (kilomètre) ou larges (latitude) échelles. La population génétique la plus en concordance face à des conditions stressantes représente un génotype adapté, ayant une meilleure fitness que les autres génotypes présents dans cet habitat donné (Kawecki & Ebert, 2004). La transmission héréditaire de ce trait génétique en fait, à terme, un génotype répondant positivement à la sélection naturelle (Gosling, 1992). La combinaison des variations génétiques et des différences environnementales favorise alors le développement d'une adaptation locale, permettant ainsi de faire la distinction entre deux voire plusieurs populations ou stocks de culture (Kawecki & Ebert, 2004; Blanquart et al., 2013; Hughes et al., 2016). Toutefois, pour les invertébrés marins, une variation génotypique effective dépend du niveau de dérive génétique, qui peut être dû à des mutations ou à une sélection, et qui varie selon le degré de dispersion et de potentiels flux génétiques entre les stocks adaptés ou non (Sanford & Kelly, 2011; Gosling, 2015e).

Jusqu'au début des années 2000 environ, la variabilité génétique de *M. edulis* se faisait en estimant, par électrophorèse, le nombre de phénotypes associés à l'expression de plusieurs allozymes (enzymes codées par différents allèles d'un même gène donné et étant différentes par leur structure, leur taille et leur charge). Cette approche permettait d'illustrer l'hétérozygotie (polymorphisme allélique pour un locus donné) d'un ou plusieurs stocks (Gosling, 1992; 2015d). La notion d'hétérozygotie multi-locus (ou "MLH" pour "*multilocus heterozygosity*") a souvent été utilisée pour rapporter une corrélation positive entre le polymorphisme génétique et la fitness des bivalves (Gosling, 1992, Hawkins & Bayne, 1992; Hawkins & Day, 1996; Saavedra & Guerra, 1996). Mais les travaux statistiques de Britten (1996) ont controversé l'existence d'un lien entre MLH et la croissance. Toutefois, plusieurs études ont pu démontrer que l'hétérozygotie d'un stock de moules était corrélée à une moins forte susceptibilité au stress thermique, une meilleure capacité d'accès aux ressources trophiques et une moindre demande énergétique pour le métabolisme de maintien, induisant ainsi une meilleure disponibilité énergétique pour la croissance et la survie du stock (Tremblay et al., 1998a; 1998b; 1998c; Myrand et al., 2002; 2009a; 2009b).

Outre l'étude des niveaux d'hétérozygotie, des analyses d'expression de gènes chez les bivalves permettent de faire le lien entre le génotype et les traits phénotypiques. Comme par exemple, pour faire le suivi des changements environnementaux et de leurs effets sur les performances d'un bivalve donné (Saavedra & Bachère., 2006). La notion d'expression de gène décrit l'information provenant de l'ADN, transcrite en une protéine donnée pour effectuer une fonction précise (Gosling, 2015f). Les niveaux d'expressions de gènes associés au métabolisme, à l'immunité ou au stress cellulaire permettent de mieux comprendre la réponse d'un organisme, d'un stock ou d'une espèce donnée face à des signaux environnementaux, chimiques ou biologiques (Genard et al., 2012). Les collections de marqueurs de séquences exprimées (dits EST pour "*Expressed Sequence Tag*") spécifiques aux bivalves d'intérêt aquacole se sont largement développées depuis le début des années 2000 (Saavedra & Bachère., 2006; Tanguy et al., 2008), notamment pour l'huître (Fleury et al., 2009) et la moule (Venier et al., 2009). Ces EST constituent un outil important pour les études d'expressions différentielles de gènes ou pour l'identification de gènes impliqués dans

des processus biologiques spécifiques (Romero et al., 2012). Ils ont notamment été utilisés pour relier la réponse physiologique de la moule bleue face à divers stress endurés (Lacroix et al., 2015; Paul-Pont et al., 2016; Yarra et al., 2021). L'étude de l'expression de gène associé au métabolisme ou au stress cellulaire constitue une démarche complémentaire aux connaissances établies par l'étude de l'hétérozygotie, pour définir les niveaux de performance de plusieurs stocks de moules placés en culture.

5. PROBLÉMATIQUE

L'activité conchylicole du Canada se concentre essentiellement autour des provinces maritimes et du Québec, qui produisent 78 % du volume national (33,5 milliers de tonnes en 2019). La production de ces provinces est dominée par la mytiliculture (76 %), soit environ 25 milliers de tonnes de moules en 2019 (Statistique Canada, 2020). Dans ces provinces, l'élevage repose essentiellement sur le captage du naissain en milieu naturel suivi de son grossissement sur filière, tel que décrit en Figure 3. Aux Îles-de-la-Madeleine (Figure 10), les mytiliculteurs élèvent traditionnellement leurs moules dans les lagunes du Havre-aux-Maisons (HAM) et de Grande-Entrée (GE), mais également en pleine mer depuis 2007, dans la Baie-de-Plaisance (BP). Depuis plus de 25 ans, une autre lagune nommée le bassin du Havre-Aubert (BHA) est le principal site de captage en raison de la performance différentielle du naissain qui y est capté, en termes de survie et de croissance des moules (Myrand & Gaudreault, 1995). À la suite de ce premier constat, d'autres études ont démontré que le naissain en provenance du BHA avait, plus que tout autre naissain de l'archipel, une meilleure résistance au stress, et donc aux épisodes de mortalité estivale (Tremblay et al., 1998d; Myrand et al., 2000; 2002). Cette résistance est reliée à un taux d'hétérozygotie plus élevé pour les individus de ce stock (Tremblay et al., 1998c) permettant au naissain du BHA d'avoir une moindre demande énergétique pour son métabolisme de maintien et donc, d'avoir davantage d'énergie disponible pour la croissance, la reproduction et la résistance au stress (Tremblay et al., 1998a; 1998b; Myrand et al., 2002; 2009a; 2009b).

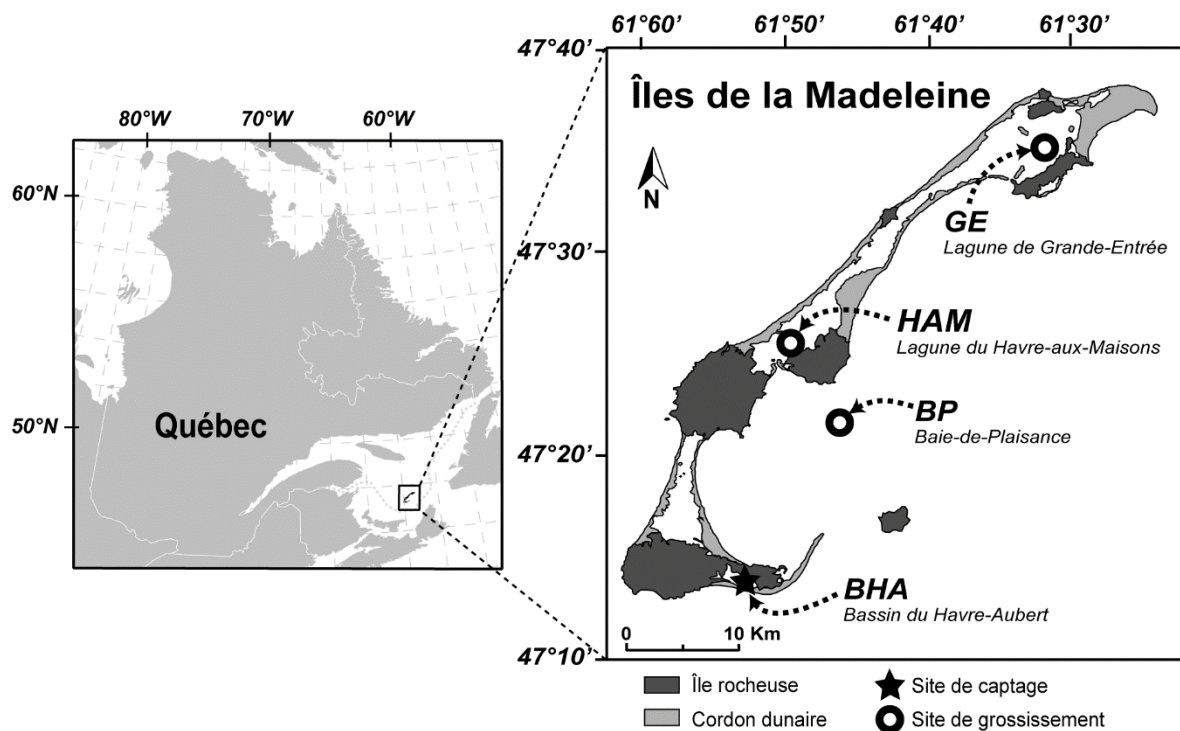


Figure 10. Localisation des aires d’activité mytilicole aux Îles-de-la-Madeleine (Québec, Canada)

Étant donné les régimes thermiques et trophiques du BHA, la ponte y est plus hâtive et les mytiliculteurs récupèrent en fin de saison de captage un naissain d’automne qui est plus gros que dans n’importe quel autre plan d’eau de l’archipel (Bourque et al., 2014). De plus, ce naissain possède de bons niveaux de résistance aux épisodes de mortalité estivale, une fois placé en site de grossissement (Myrand & Gaudreault, 1995; Tremblay et al., 1998d; Myrand et al., 2000; 2002). Ainsi, le BHA demeure le site de captage préférentiel des éleveurs de moules des Îles-de-la-Madeleine depuis environ 25 ans. Malgré cet avantage, l’espace disponible au BHA pour le développement d’activités mytilicoles demeure très limité, étant donné la faible surface de ce plan d’eau (~ 3 Km²). Par ailleurs, le succès de captage peut être très variable d’une année à l’autre, puisqu’il dépend de multiples facteurs biotiques (e.g.

synchronisme avec le bloom printanier, qualité de la ressource trophique) et abiotiques (e.g. conditions environnementales, caractéristiques des structures de captage), comme l'ont mentionné Toupoint et al. (2012a; 2012b) puis Bourque et al. (2014). Ainsi, des épisodes désastreux de captage ont par le passé compromis la production des mytiliculteurs locaux (saisons 2004, 2006, 2010 et 2019). Enfin, les informations sur l'évolution de la performance des différents stocks et sur la cinétique de mortalité des moules d'élevage sont trop éparpillées depuis les années 1990 (Myrand et al., 2000; 2002; Bourque & Myrand; 2010; 2014). Il serait donc pertinent, après 25 années de transfert du naissain du BHA, de confirmer les niveaux différentiels de la performance des stocks de naissain initialement décrits par Myrand & Gaudreault (1995). En effet, la situation en termes de signature génétique a pu évoluer pour chaque stock du fait des apports annuels systématiques de naissain en provenance du BHA vers les trois sites de grossissements, mais aussi avec l'évolution graduelle des conditions climatiques du golfe du Saint-Laurent (Galbraith et al., 2015; 2020).

Pour soutenir les mytiliculteurs actifs, mais aussi d'éventuels nouveaux producteurs qui souhaiteraient s'installer, il semble primordial de pouvoir optimiser l'approvisionnement et le grossissement des moules d'élevage dans l'archipel madelinot, de manière à garantir la pérennité de la production locale.

6. OBJECTIFS DE LA THÈSE

L'objectif général de cette thèse est de définir les modalités permettant d'obtenir un stock de naissain de moule de qualité, afin d'offrir de hauts niveaux de performance d'élevage sur l'archipel madelinot. Ce projet de recherche s'articule autour de deux axes d'étude distincts : (i) évaluer les niveaux de performance des stocks de moule bleue (*Mytilus edulis*, L. 1758), en fonction de leurs origines et leurs sites d'élevage (Chapitres 1 et 2), et (ii) définir les mécanismes de sélection et d'obtention d'un naissain de moule de qualité (Chapitre 3).

Chapitre 1 : "Performance commerciale de stocks de moule bleue (*Mytilus edulis*, L.) sur une échelle microgéographique"

L'objectif principal du premier axe d'étude est de vérifier qu'une performance différentielle subsiste entre les stocks retrouvés sur les quatre sites mytilicoles des Îles-de-la-Madeleine, malgré 25 années de transferts du naissain du BHA vers les sites de grossissement de l'archipel. Pour ce faire, l'application de transferts croisés de type "stock-site" représente la méthode la plus efficace pour tester les variations de performance de divers stocks cultivés dans des sites aux conditions environnementales variables (Penney et al., 2006). Ce type d'expérimentation a permis de démontrer que la performance de survie est principalement influencée par la variabilité génétique du facteur "stock", alors que la performance de croissance est surtout influencée par la variabilité environnementale du facteur "site" (Dickie et al., 1984; Mallet & Carver, 1989; Stirling & Okumuş, 1994; Penney et al., 2006),

Pour cette première expérience, plusieurs stocks de naissain originaires de quatre plans d'eau de l'archipel (BHA, HAM, BP et GE) ont été captés durant deux années consécutives et cultivés dans deux sites de grossissement (HAM et BP), afin d'en évaluer les rendements de captage et de production à la récolte. La productivité commerciale de chaque combinaison "stock-site" a été estimée par une méthode originale de calcul des revenus nets induits, selon les coûts et procédures industrielles appliquées localement. Nous envisageons que les rendements de production et la performance commerciale de chaque combinaison reposeraient sur le succès de captage des stocks, mais aussi sur les conditions thermiques des sites de grossissement (Tremblay et al., 1998b; 1998c; Toupoint et al., 2012a; 2012b). Ainsi, les hypothèses que nous avons vérifiées sont :

- 1) il existe toujours une performance différentielle des stocks mis en culture sur les différents sites d'élevage,
- 2) le naissain provenant du BHA demeure le plus performant en termes de succès de captage et de rendements commerciaux.

Cette étude a été publiée sous forme d'article dans la revue *Journal of Marine Science and Engineering*, en mai 2020.

Chapitre 2 : "Survie, croissance et tendances physiologiques de stocks de moule bleue (*Mytilus edulis*, L.) : élevage côtier vs. élevage au large"

Dans cette seconde expérience, les stocks ayant démontré de bons niveaux de performances dans le précédent chapitre (BHA, HAM et BP) ont été cultivés en cage, afin de comparer les performances de survie et de croissance en lagune (HAM) et au large (BP). L'hypothèse que nous avons vérifiée est :

- 1) les caractéristiques d'élevage en pleine mer favorisent la condition des moules au moment de leur récolte ainsi que leurs performances de survie et de croissance.

L'étude de l'expression génique ainsi que l'analyse des conditions physiologiques des moules en début et en fin de grossissement, ont confirmé l'intérêt d'orienter le développement mytilicole en milieu offshore. Les résultats de cette étude seront soumis pour publication dans la revue *Aquaculture*, à l'automne 2021.

Chapitre 3 : "Pression sélective sur les stades ontogéniques de moules bleues (*Mytilus edulis*, L.)"

À la lumière des résultats du premier axe de recherche (Chapitres 1 et 2), le maintien de la performance supérieure pour le naissain du BHA est confirmé, malgré les 25 années de transferts de ce stock. En considérant que cette lagune soit caractérisée par un réchauffement plus hâtif, mais aussi plus intense (Bourque et al., 2014; Cyr et al., 2016), nous avons envisagé pour ce second axe de recherche que la performance supérieure du naissain du BHA dépende d'une pression de sélection induite par les plus fortes températures estivales, en ciblant les larves et/ou les post-larves de cette lagune. Bien que suggéré par le passé (Mallet & Carver 1993, Myrand & Gaudreault 1995), ce phénomène n'a jamais été étudié.

En condition expérimentale durant deux étés successifs, nous avons testé les hypothèses suivantes :

- 1) les températures chaudes subies par les stades péri-métamorphiques (larves et post-larves nouvellement fixées) induisent un meilleur développement post-larvaire du stock du BHA, comparativement au stock du HAM,
- 2) l'effet sélectif des températures estivales affecte une classe de taille très spécifique du naissain du BHA.

Les résultats obtenus ont montré que la température n'a pas d'effet sur la performance des stades péri-métamorphiques (< 1 mm), mais qu'une pression de sélection s'applique sur les stades plus avancés, en éliminant les individus les plus sensibles parmi les post-larves d'une taille comprise entre 4,5 et 7 mm. L'article issu de ce chapitre sera soumis pour publication dans la revue *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, à l'automne 2021.

Dans le cadre de ce projet de doctorat, un stock fait référence au naissain issu d'une même saison de ponte et de récolte des collecteurs, et se délimite géographiquement des autres stocks par les lagunes et baies de l'archipel. La performance d'un stock exploité inclut le succès de captage ainsi que les performances de survie, de croissance et de rendements commerciaux à la récolte. Elle dépend alors des caractéristiques propres des organismes en culture (stock), mais aussi des conditions environnementales durant le développement ontogénique (origine, site de captage) et le grossissement en site de culture (site).

CHAPITRE 1

PERFORMANCE COMMERCIALE DE STOCKS DE MOULE BLEUE (*MYTILUS EDULIS*, L.) SUR UNE ÉCHELLE MICROGÉOGRAPHIQUE

Ce premier article, intitulé "*Commercial performance of blue mussel (Mytilus edulis, L.) stocks at a microgeographic scale*", a été accepté pour publication dans la revue *Journal of Marine Science and Engineering*, en mai 2020 (<https://doi.org/10.3390/jmse8060382>). Cet article fut corédigé par moi-même, le professeur Réjean Tremblay, la chercheuse Carole Cyr et les chercheurs Jean-François LaPlante, François Bourque et Nicolas Toupoint. En tant que premier auteur, ma contribution à ce travail fut l'essentiel de l'état de l'art, le développement de la méthodologie, la collecte et le traitement des données de terrain, les analyses en laboratoire, l'analyse statistique et l'interprétation des résultats, ainsi que la rédaction de l'article. Carole Cyr, Nicolas Toupoint et Réjean Tremblay ont fourni l'idée originale et mis en place le protocole expérimental. Nicolas Toupoint a contribué à la collecte des données sur le terrain. Jean-François LaPlante et François Bourque ont apporté au projet leur expertise en mariculture et ont participé à l'élaboration de l'évaluation technico-commerciale. François Bourque, Nicolas Toupoint et Réjean Tremblay, ont participé à la révision de l'article. Plusieurs éléments de cet article ont été présentés dans des communications orales, lors de conférences : au congrès annuel de l'*Association Canadienne-Française pour l'Avancement des Sciences (ACFAS)* à Montréal (Canada) en mai 2017, au congrès annuel de l'*Association Aquacole du Canada (AAC)* à Halifax (Canada) en mai 2017 puis à la ville de Québec (Canada) en mai 2018, et au colloque annuel du regroupement *Ressources Aquatiques Québec (RAQ)*, à la ville de Québec (Canada) en novembre 2017 puis en novembre 2018.

1.1 RÉSUMÉ

L'aquaculture des bivalves constitue une composante majeure de l'économie dans l'Est canadien. En raison des contraintes sociales, environnementales, économiques et d'accès aux ressources d'élevage, le développement de la mytiliculture au large semble constituer une stratégie nouvelle et prometteuse. Dans le but d'optimiser les techniques d'élevage mytilicole et pour soutenir l'accroissement et la durabilité de cette industrie à une échelle microgéographique, nous avons évalué au moyen d'un cycle traditionnel de production sur deux ans, la performance commerciale du naissain de plusieurs stocks de moule bleue (*Mytilus edulis*), provenant de sites séparés par moins de 65 km, et cultivés dans deux sites de grossissement différents (en lagune peu profonde et en pleine mer). La variation spatio-temporelle de la performance a été étudiée selon une approche par transferts croisés de type "stock-site", dans le milieu naturel et de manière pluriannuelle. Comparativement aux autres stocks étudiés, le naissain provenant de la lagune du bassin du Havre-Aubert (BHA) a systématiquement démontré une plus grande taille au moment du boudinage, ainsi que de meilleurs niveaux de productivité au moment de la récolte finale. Néanmoins, une stratégie alternative pourrait être d'exploiter le naissain provenant de la lagune du Havre-aux-Maisons (HAM), notamment en raison des forts volumes en naissain commercial qui peuvent y être captés. De plus, la performance commerciale (revenus nets) évaluée à la récolte était trois fois plus importante dans le site de grossissement en eau profonde au large, que dans le site en eau peu profonde en lagune. La meilleure productivité obtenue en pleine mer confirme la haute valeur stratégique que constitue le choix d'un élevage mytilicole au large. Nous avons émis l'hypothèse que les conditions environnementales moins stressantes exercent une influence positive sur les tendances de reproduction, de survie et de croissance.

1.2 COMMERCIAL PERFORMANCE OF BLUE MUSSEL (*MYTILUS EDULIS*, L.) STOCKS AT A MICROGEOGRAPHIC SCALE

**Efflam Guillou ^a, Carole Cyr ^b, Jean-François Laplante ^b, François Bourque ^c,
Nicolas Toupoint ^{a, b}, Réjean Tremblay ^a**

^a Institut des Sciences de la Mer de Rimouski (ISMER), Université du Québec à Rimouski (UQAR), 310 Allée des Ursulines, CP 3300, Rimouski, Québec, G5L 3A1, Canada

^b Merinov, Centre d'Innovation de l'aquaculture et des pêches du Québec, Secteur Aquaculture, 107-125 Chemin du Parc, Cap-aux-Meules, Québec, G4T 1B3, Canada

^c Ministry of Agriculture, Fisheries and Food of Québec (MAPAQ - Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec), Fisheries and commercial aquaculture branch,, 101-125, Chemin du Parc, Cap-aux-Meules, Québec, G4T 1B3, Canada

1.3 ABSTRACT

Bivalve aquaculture is an important component of the economy in eastern Canada. Because of current social, environmental, economic, and resource constraints, offshore mussel cultivation seems to be a promising strategy. With the objective of optimizing farming strategies that support the sustainability and development of the mussel industry at a microgeographic scale, we evaluated, after a traditional two-year production cycle, the commercial performance of spat from several mussel (*Mytilus edulis*) stocks originating from sites separated by less than 65 km and cultivated at two different grow-out sites (shallow lagoon and offshore waters). The spatiotemporal variation in spat performance was studied through a multiyear *in situ* "stock-site" spat transfer design. The spat supply originating from the Bassin du Havre-Aubert lagoon systematically exhibited a larger size at sleeving time when compared to other stocks, and a better productivity level when harvested. Nevertheless, an alternative strategy would be to collect spat from the Havre-aux-Maisons lagoon, mostly because of the important commercial volumes of spat that can be collected there. Commercial performance (net incomes) was three times higher in the deep offshore grow-out site than in the shallow lagoon site. This better productivity in the open sea confirms the highly valuable strategy of offshore mussel farming in this area, where it was hypothesized that the less stressful environmental conditions positively influence reproduction, survival, and growth trends.

Keywords: *Mytilus edulis*, spat transfer, stock, site, commercial performance, offshore

1.4 INTRODUCTION

The aquaculture of marine bivalves has increased sharply over the past few decades and will keep growing given the rising global demand (FAO, 2018). In eastern Canada, mussel culture dominates the shellfish market, with an annual production of more than 30 000 tons and a total value of 22 million Canadian dollars in 2015 (Statistics Canada, 2016). Worldwide, mussel culture development has occurred almost exclusively in protected nearshore waters (Perez Camacho et al., 1991; Weitzman et al., 2019) or in estuarine habitats (Drapeau et al., 2006; Filgueira et al., 2016), with off-bottom culture techniques using rafts, pole racks, and long-line systems (Hickman, 1992). However, nearshore bivalve culture is severely constrained by space limitation and user conflicts (Cheney et al., 2010; Langan, 2012), climate change and fluctuating environmental conditions (Filgueira et al., 2016; Steeves et al., 2018), carrying capacity limits or other environmental concerns (McKindsey et al., 2006; Weitzman et al., 2019), and the need for improving mussel performance and productivity (Cheney et al., 2010; Gallardi et al., 2017). On the basis of several pilot projects conducted in different countries over more than a decade, the establishment of offshore suspended long-line mussel farms has been shown to be promising (Cheney et al., 2010; Langan, 2012; Steeves et al., 2018; Mizuta and Wikfors, 2019; Weitzman et al., 2019) in areas like the Îles-de-la-Madeleine Archipelago (Gulf of St. Lawrence, Québec, Canada) (Bourque and Myrand, 2014, Séguin-Heine et al., 2014).

In Canada, blue mussel (*Mytilus edulis*, L. 1758) farming is exclusively supplied by wild spat using ropes as artificial collectors. For more than 25 years, mussel culture in the Îles-de-la-Madeleine has relied on the collection of wild juveniles in a small lagoon, the Bassin du Havre-Aubert (BHA). This area is used to supply spat because this local stock has better performance in terms of survival and growth compared to neighboring sites (< 65 km between the most distant mussel populations) (Myrand and Gaudreault, 1995). Indeed, several studies have demonstrated that this high performance is related to specific metabolic and genetic features that provide better resistance to stressful conditions and lower vulnerability to summer mortality episodes (Tremblay et al., 1998a; 1998b; 1998c; 1998d;

Myrand et al., 2000; 2002). Despite this advantage, BHA is small (3 km²) and shallow (2–3 m), and has a large interannual variability in spat supply; all these restrict the development of local mussel farming (Bourque et al., 2014). Because of this, alternative supply scenarios need to be identified by reassessing the commercial potential of all stocks of mussel spat in the Îles-de-la-Madeleine, particularly for offshore culture.

Stock performance depends on its genetic heterogeneity, the intrinsic adaptive flexibility of individuals and the environmental variability of grow-out sites (Hawkins and Bayne, 1992; Schotanus et al., 2019). A "stock-site" spat transfer design is a reliable way to assess the differential performance (survival and growth) of stocks farmed in specific conditions (Penney et al., 2006) and represents a method of identifying the best stock to farm (Mallet et al., 1987a; 1987b; Mallet and Carver, 1989; Myrand and Gaudreault, 1995; Penney et al., 2006). This design is also used to determine if the adaptive genetic variability remains stable through multiple combinations of stocks and/or sites, and if the adaptive flexibility differently integrates environmental variations (Sanford and Kelly, 2011; Blanquart et al., 2013). Considering the evolution of oceanographic conditions in the Gulf of St. Lawrence following global change trends (Galbraith et al., 2015) and the annual spat transfers of the high-performing BHA stock for 25 years to all grow-out sites of the Îles-de-la-Madeleine, we hypothesize that the differential performance of mussels stocks previously described (Myrand and Gaudreault, 1995) may have been remodeled by phenotypic plasticity and genotypic selection. Thus, the aim of this study was to determine if the pattern of spat performance persists over years at a microgeographic scale. By applying a stock-site design, we first compared the quality of different mussel stocks in 2014 and 2015 and then assessed their related commercial productivity after a traditional two-year production cycle (Bourque and Myrand, 2014) in lagoon and offshore grow-out sites. Commercial productivity was estimated by an original calculation of the net incomes produced by each stock-site scenario, considering the costs of local industrial processes.

1.5 MATERIALS AND METHODS

1.5.1 Experimental design

Our study compares the productivity and commercial performance of different stocks of mussel spat collected in the Îles-de-la-Madeleine archipelago in the southern Gulf of St. Lawrence, Canada (Figure 11). Spat from four sites were sampled, three in the lagoons of Bassin du Havre-Aubert (BHA), Havre-aux-Maisons (HAM), and Grande-Entrée (GE), and one in the offshore site of Baie de Plaisance (BP). In June–July, when the first competent larvae were observed in the water column (Cyr et al., 2015; 2016), ten artificial collectors (1 m long propylene ropes) were submerged 3 m below the surface on long-line structures in lagoons and 10 m below the surface at the offshore site. Five collectors were harvested in November (4–5-month-old spat) and five in May (10–11-month-old spat) respectively for fall and spring season stock recoveries (Table 2). Thus, experimental stocks were characterized by (i) the origin and (ii) the season; and experiments (two-year production cycle) began in 2014 (hereafter Year 1) and 2015 (Year 2). A brining operation was conducted on all collectors in early–August to reduce the predation pressure of benthic species like sea stars (*Asterias sp.*) and spatial competition with fouling filamentous algae (*Cladophora sp.* and *Enteromorpha sp.*), as described by Bourque and Myrand (2007a; 2007b). A total of 16 mussel stocks were collected between 2014 and 2016, including two BHA stocks harvested in fall, which are commonly used by local mussel farmers and served as our control stocks.

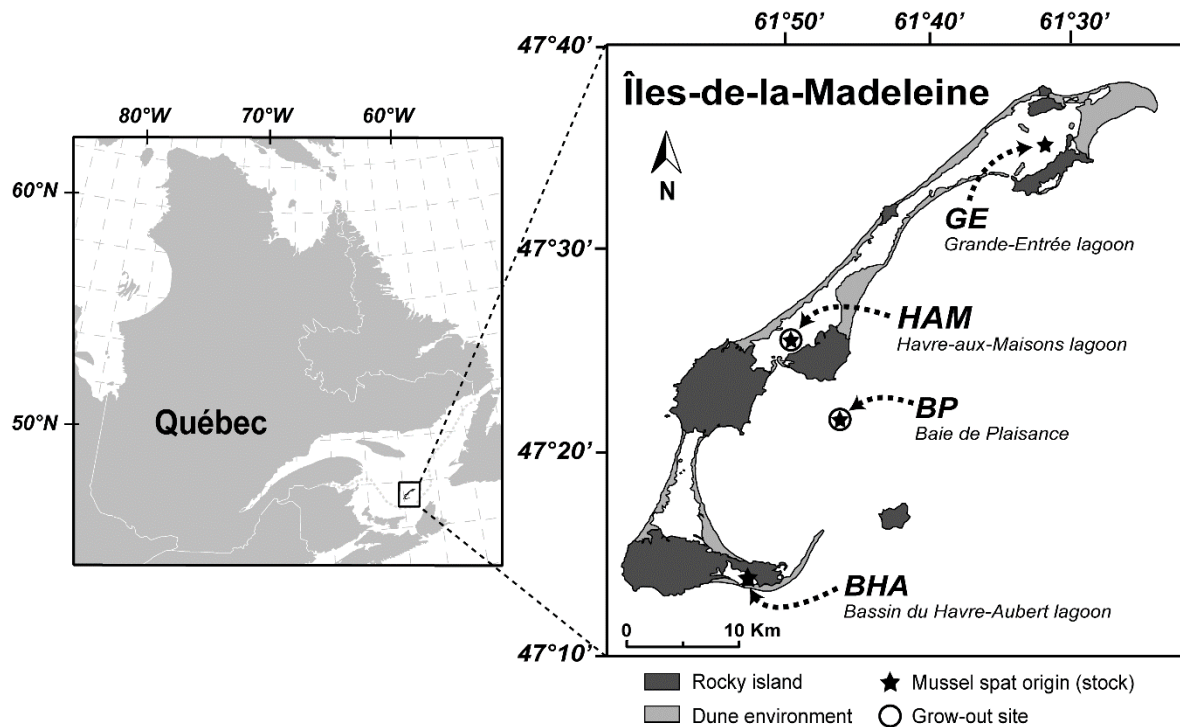


Figure 11. Location of mussel stocks and production sites in the Îles-de-la-Madeleine archipelago, southern Gulf of St. Lawrence, Canada

Table 2. Summary of the stock-site design conducted into the Îles-de-la-Madeleine

Spawn	Year 1		Year 2	
	Fall	Spring	Fall	Spring
Collector recovery	Fall	Spring	Fall	Spring
Spat age at harvest (months)	4–5	10–11	4–5	10–11
Stock origin				
<i>BHA</i>	<i>Control</i>	x	<i>Control</i>	x
<i>HAM</i>	x	x	x	x
<i>GE</i>	x	x	x	x
<i>BP</i>	x	x	x	x
Grow-out site		HAM and BP		
Mussels age at harvest (months)	22–24			

1.5.2 Spat supply performance

The cumulative settlement rates and size frequency distributions were immediately determined after each stock sampling to determine if the industrial criteria required for grow-out processing (sock sleeving) were met. These criteria were (i) a minimum of 35 % of spat (size > 6 mm) exceeding 15 mm in length on each collector, and (ii) production of at least 2 m of mussel socks (40 mm opening) from a single 1 m collector ("sock:collector ratio" > 2:1). These criteria lead to the usual commercial density of around 680 to 830 mussel m⁻¹ (Sénéchal et al., 2008; Myrand et al., 2009a; 2009b). Five socks (3 m in length) were sleeved per stock and suspended on long-lines in the lagoon (HAM) and offshore (BP) grow-out sites. Socks were suspended 3 m below the surface in HAM and 10 m below the surface in BP.

1.5.3 Commercial harvest performance

To compare production performance among the stock-site scenarios, all socks were harvested after a traditional two-year production cycle (22–24-month-old mussels), corresponding to 12 and 18 months of growth in sites for stocks sleeved in spring and fall, respectively (Table 2). Immediately after sampling, total density, size frequency, and mussel fresh mass were assessed on a randomly selected 30 cm section of each sock. The productivity of each stock-site scenario was evaluated by determining the proportion (%) and fresh mass (kg m⁻¹ of sock) of commercial mussels (≥ 50 mm) in order to estimate wholesale volumes of raw, non-transformed mussels at the market price of \$ 1.47 kg⁻¹, as applied by national processing plants during the 2014–2017 period (hereafter \$ refers to the Canadian dollar). The commercial performance (net incomes) was evaluated through a standardized method integrating spat supply and productivity performance at the scale of a standard long-line (122 m long). In addition, variable expenses including working hours along the production cycle, i.e. from supply to harvest, were estimated. Net incomes were calculated following the technical-economical method described in Laplante and Bourque (2014):

- The length of mussel socks produced with one long-line containing 488 m of spat collectors, by applying the sock:collector ratio calculated previously;
- The required quantity of grow-out long-lines, by considering a mean length of 549 m of mussel socks per unit;
- The associated variable costs (human and material resources), including seven distinct steps: (i) spat collector installations, (ii) brining (Bourque and Myrand, 2007a; 2007b), (iii) harvesting, (iv) spat stripping, de-clumping, and size-ranging, (v) sock sleeving, (vi) installations to grow-out, (vii) harvesting and preparation of raw mussels;
- The raw income of the production purchase at \$ 1.47 kg⁻¹.

1.5.4 Environmental and trophic parameters

Environmental and trophic parameters were recorded from mid-May to mid-November 2015 (Year 2) and 2016 (Year 3) in each grow-out site to document conditions experienced by Year 1 and Year 2 mussel stocks, respectively. The seawater temperature was recorded hourly with multi-parameter YSI 6600 probes (Yellow Spring Inc., Yellow Springs, OH, USA) deployed on long-lines, close to the mussel socks. The trophic conditions were monitored every 7–10 days by estimating particulate organic matter (POM), chlorophyll-a, and planktonic group composition. The surrounding seawater was sampled with a Niskin bottle (from a depth of 2 m), immediately sieved on a 20 µm square mesh and stored in opaque bottles. Because the oligotrophic seawater of the archipelago is characterized by small-sized particles (Trottet et al., 2007; Toupoint et al., 2012a; 2012b), we pre-filtered all samples in accordance with the range of size detected for future flow-cytometer analyses. Triplicate samples of 2 L were filtered on GF/C glass fiber filters (1.2 µm; Whatman Ltd., Maidstone, UK), and POM concentration was quantified by gravimetry according to Aminot and Chaussepied (1983). Triplicate samples of 0.5 L were filtered in the dark on GF/F glass fiber filters (0.7 µm; Whatman Ltd., Maidstone, UK), and chlorophyll-a concentration was measured after an overnight extraction in 90 % acetone using a Trilogy fluorimeter (Turner Designs Inc., San Jose, CA, USA). For planktonic composition, duplicate samples of 4.5 mL

were preserved in 0.1 % glutaraldehyde, stored at -80 C, and analyzed with an Epics Altra flow cytometer (Beckman Coulter Inc., Fullerton, CA, USA) as described in Belzile et al. (2008) and Tremblay et al. (2009) for the enumeration of pico ($0.2\text{--}2\ \mu\text{m}$) and nano ($2\text{--}20\ \mu\text{m}$) eukaryotes and cyanobacteria as well as heterotrophic bacteria.

1.5.5 Statistical analyses

For each season (fall and spring), a series of two-way analyses of variance (ANOVA) was used to study the effects of year (two fixed levels) and spat origin (four fixed levels) on the dependent variables describing spat supply performance, i.e. spat density, proportion exceeding 15 mm (%), and the sock:collector ratio. ANOVAs were conducted separately for fall and spring to eliminate a potential seasonal effect on spat performance. For a given year, fall and spring spat were not independent since they both came from the same spawning events. A second series of two-way ANOVAs was performed to test the effects of spat stock (nine fixed levels) and grow-out site (two fixed levels) on the commercial performance variables, i.e. proportion of commercial mussels (%), mass of commercial mussels, and net incomes. ANOVAs were conducted after testing assumptions of normality and homoscedasticity with Kolmogorov–Smirnov and Levene tests, respectively, using R version 3.5.2 (R Development Core Team, 2018). When assumptions were not met, data were log transformed, except for percentage or proportion data, which were arcsine-square-root transformed (Sokal and Rohlf, 1995). When significance occurred, Tukey HSD post-hoc tests were conducted to determine pairwise differences.

For each experimental year, the differences between environmental conditions (temperature and the seven trophic variables) of the two grow-out sites (HAM and BP) were tested through a one-way permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA with 9999 permutations) based on Euclidean dissimilarities using PRIMER 7 version 7.0.12 (PRIMER-e, Quest Research Ltd., Auckland, New Zealand) (Clarke and Gorley, 2015). Assumptions of homoscedasticity had previously been verified with a PERMDISP test

(Anderson et al., 2008) and data were log transformed when necessary. In addition, a similar percent analysis routine (SIMPER) was performed on untransformed data for each experimental year to assess the contribution of environmental variables to dissimilarities between grow-out sites. Finally, two-way ANOVAs were performed to test the effects of grow-out site (two fixed levels) and time (from 14 to 18 levels, according to the year and site) on environmental variables during each experimental year. A significant threshold of $\alpha = 0.05$ was adopted for all statistical analyses.

1.6 RESULTS

1.6.1 Spat supply performance

In both seasons of spat recovery (fall and spring), an interaction effect between year and origin was observed on mussel spat density (Figure 12a). For both years, the control stock (BHA-Fall) had the lowest density (< 5000 ind m^{-1} of collector) compared to the other stocks (HAM, GE, and BP), which could reach up to 9000 ind m^{-1} . In spring, GE stocks density were drastically lower than in the fall, and the BHA and GE stocks had the lowest densities (< 3000 ind m^{-1}). Values for HAM and BP stocks were more than twice as high, but unfortunately their spring stocks were lost in Year 1 due to harsh winter conditions (Figure 12a). The overall interseasonal mean density decreased by 44 % between fall and spring. Among the 14 recovered spat stocks, ten showed a proportion of large spat (> 15 mm) exceeding the industrial threshold of 35 % for sleeving (Figure 12b). We observed interaction between the year and origin effects in the fall and an origin effect in the spring. On Figure 12b, c, all pairwise comparisons (post-hoc test) have been represented to highlight the interseasonal, interannual, and intersite variability existing among the stocks assessed.

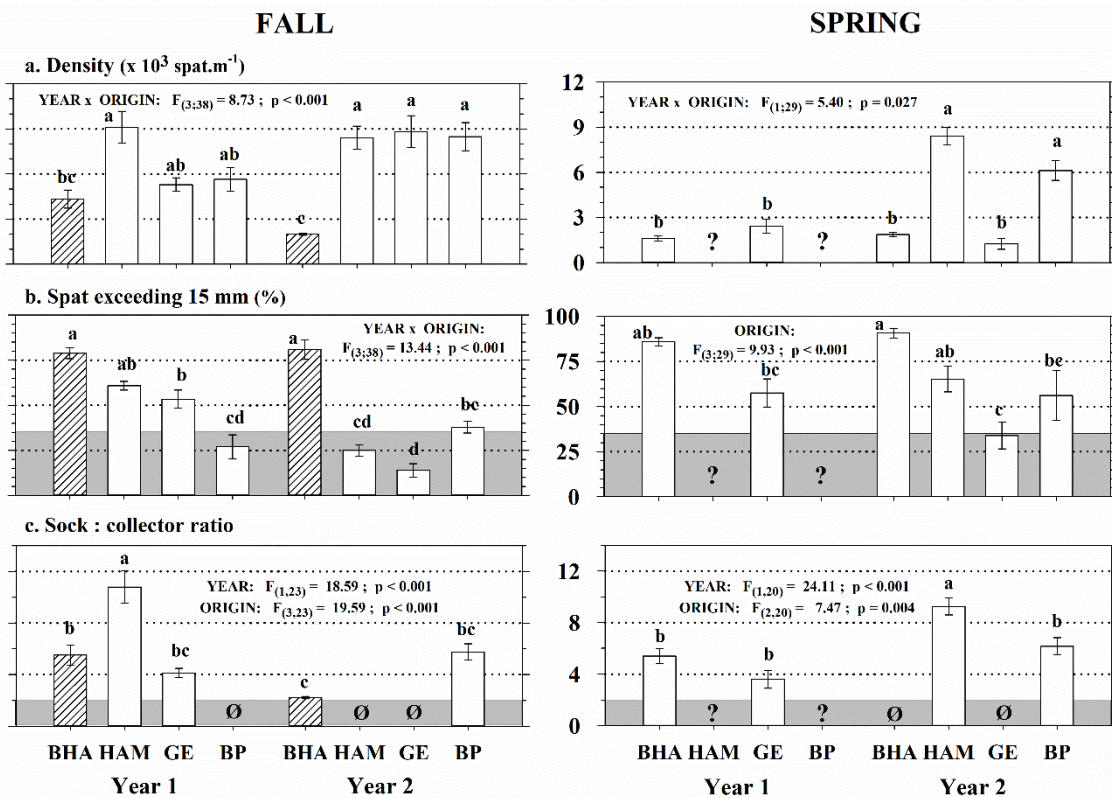


Figure 12. Mussel spat stock performance (origin \times year \times season) from the Îles-de-la-Madeleine

(a) Spat density, (b) proportion of spat > 15 mm and (c) sock:collector ratio. Data are Mean \pm SE; $n = 6$ collectors. BHA, HAM, GE, and BP = spat origin. Striped bars = control stocks. Year 1 and Year 2 = spawning year (2014, 2015). Horizontal gray area (b and c) = industrial criteria to grow-out a mussel stock (threshold of 35 % of spat > 15 mm and sock:collector ratio $> 2:1$). ? = collectors lost during winter. \emptyset = unsleeved stocks (industrial criteria not met). For each season of spat recovery, significant results of two-way ANOVAs are presented and letters indicate significant differences ($p < 0.05$) among stocks. BHA, Bassin du Havre-Aubert; HAM, Havre-aux-Maisons; GE, Grande-Entrée; BP, Baie de Plaisance

For both years and seasons, BHA stocks showed the highest proportions (> 75 %) of mussels > 15 mm compared to other stocks (10 % to 65 %). Overall, this proportion was 27 % lower in the fall than in the spring. BHA stocks were similar between years and seasons, and they were the only stocks to systematically show values above the industrial threshold

of 35 % for sleeving. Because of strong sea star predation on collectors, the volume of spat for the BHA-Year2-Spring stock was too low to produce enough socks for experimental grow-out processing. Thus, only nine stocks that met the second industrial criteria of a sock:collector ratio > 2:1 were used for sleeving (Figure 12c). In both fall and spring, this ratio showed year and origin effects without interaction. Maximal values were observed with HAM-Year1-Fall and HAM-Year2-Spring, with one single collector supplying spat to sleeve more than 9 m of socks.

1.6.2 Commercial performance

The socks produced with the nine spat stocks selected using the industrial criteria were grown in the HAM (lagoon) and BP (offshore) sites, for a total of 18 stock-site scenarios. Unfortunately, the socks produced with the GE-Year1-Fall stock were lost in BP during the winter, so 17 combinations remained at the end of the experiment. Stock \times site interactions were observed for every parameter characterizing commercial performance of each combination harvested after a two-year production cycle (Figure 13). Whatever the stock, the percentage of commercial mussels was higher in BP (> 40 %) than in HAM (< 35 %) (Figure 13a). The overall mean was three times higher offshore than at the lagoon site (55 ± 2 % and 19 ± 2 %, respectively). The most efficient stocks in BP were BHA-Year1-Fall, BP-Year2-Fall, HAM-Year2-Spring, and BP-Year2-Spring with > 55 % commercial mussels. In HAM, the best stocks were BHA-Year1-Fall, BHA-Year2-Fall, and HAM-Year1-Fall with 30–35 % commercial mussels. Surprisingly, the HAM-Year2-Spring stock provided the highest rate of commercial mussels in BP (72.4 ± 2.2 %) but was one of the least productive stocks in HAM (5.3 ± 2.4 %). The proportions of commercial mussels for the stocks sleeved in spring were always drastically lower in HAM (< 10 %) than in BP (> 40 %).

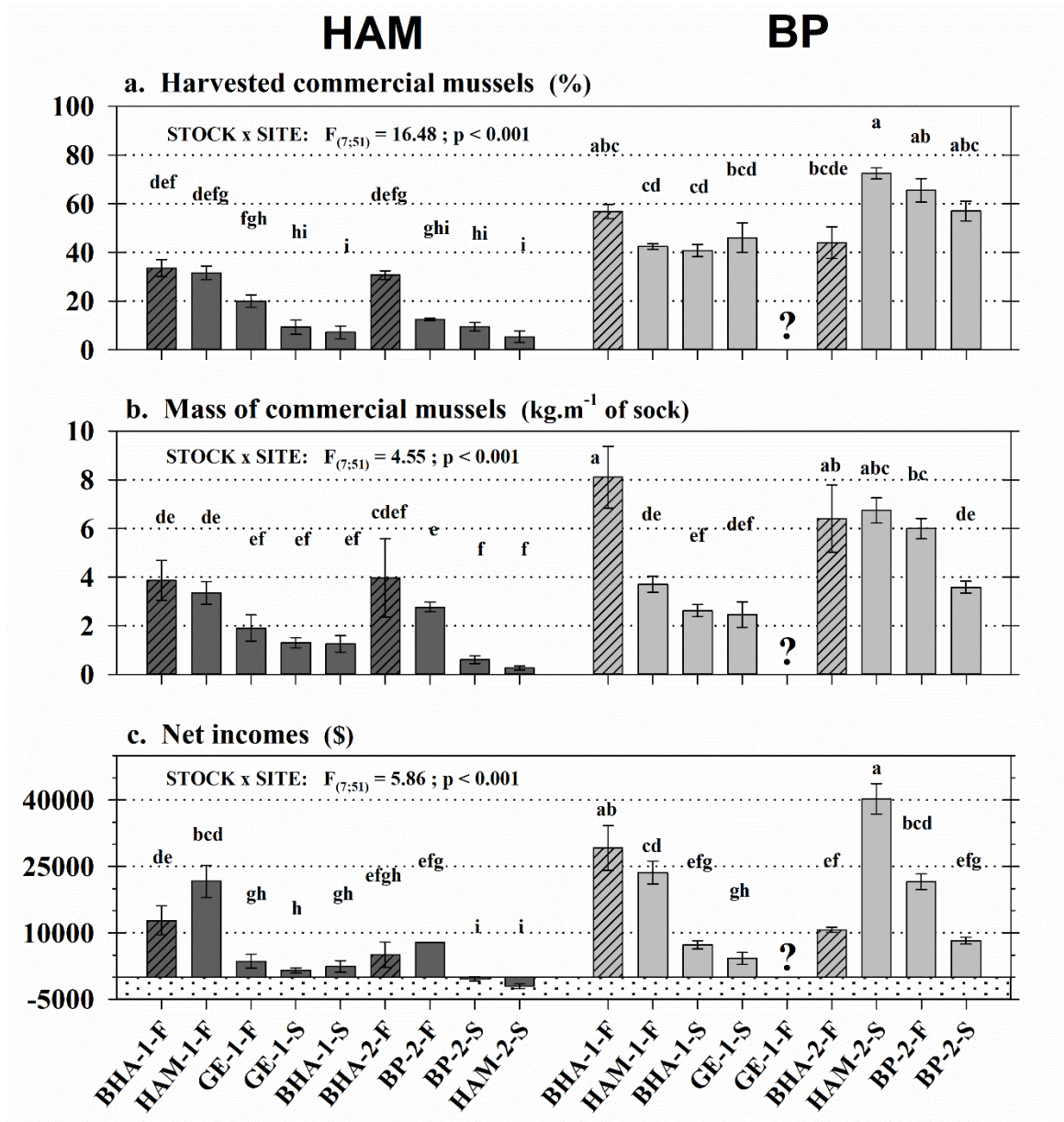


Figure 13. Commercial performance of the nine spat stocks sleeved and harvested after a two-year production cycle at the HAM (dark gray) and BP (light gray) grow-out sites

(a) Proportion and (b) mass of commercial mussels (> 50 mm) as well as the (c) net incomes associated. Data are Mean \pm SE; $n = 2-5$ mussel socks. BHA, HAM, GE, and BP = spat origin. Striped bars = control stocks. 1 and 2 = spawning years (2014, 2015). F and S = fall and spring spat collector recovery. Stippled area = negative net incomes. ? = lost stocks. Significant results of two-way ANOVAs are presented and letters indicate significant differences ($p < 0.05$) among stock-site combinations

In addition, the mass of commercial mussels produced per meter of sock was twice as high in BP compared to HAM (Figure 13b), with mean values of 5.2 ± 0.4 and $2.2 \pm 0.3 \text{ kg m}^{-1}$ of sock, respectively. The most efficient stocks in BP were BHA-Year1-Fall, BHA-Year2-Fall, and HAM-Year2-Spring, with a production mass of more than 6 kg of commercial mussels per meter of sock. In HAM, the most performant stocks had masses of 3–4 kg m^{-1} of sock. There was a drastic difference between grow-out sites with the HAM-Year2-Spring and BP-Year2-Spring stocks: HAM-Year2-Spring was 25 times more productive offshore ($6.7 \pm 0.5 \text{ kg m}^{-1}$) than at the lagoon site ($0.27 \pm 0.09 \text{ kg m}^{-1}$) while BP-Year2-Spring was six times more productive in BP ($3.6 \pm 0.2 \text{ kg m}^{-1}$) than in HAM ($0.61 \pm 0.15 \text{ kg m}^{-1}$). Finally, the mean net income estimated for the 17 stock-site scenarios was $\$ 13\,111 \pm 1\,574$, with great variability related to stock and site (Figure 13c). Overall, mussel culture was three times more lucrative in BP ($\$ 20\,045 \pm 2\,305$) than in HAM ($\$ 6\,573 \pm 1\,475$) at the end of the two-year production cycle. Stocks BHA-Year1-Fall and HAM-Year2-Spring generated the highest net incomes in BP, with respective mean values of $\$ 29\,170$ and $\$ 40\,278$. In parallel, two stocks cultivated in HAM, HAM-Year2-Spring and BP-Year2-Spring, were unprofitable. Among the 17 stock-site scenarios, five were very profitable (exceeding $\$ 20\,000$), including four stocks grown in BP (BHA-Year1-Fall, HAM-Year1-Fall, HAM-Year2-Spring, BP-Year2-Fall) and just one in HAM (HAM-Year1-Fall).

1.6.3 Environmental and trophic conditions in grow-out sites

The lagoon (HAM) and offshore (BP) sites showed strong differences in their environmental conditions from May to November for both years (Table 3, Figure 14 and Figure 15). The SIMPER analysis carried out on data from each year showed that all parameters contributed almost equally to the difference between sites (Table 4), with contributions to the dissimilarity ranging between 10 % and 14 %. However, total heterotrophic bacteria and POM concentrations had slightly higher influences on the

differentiation observed each year. According to the average squared Euclidean distances calculated, the dissimilarity between sites was higher in Year 2 than in Year 3, with respective values of $\delta = 20.44$ and $\delta = 18.71$.

Table 3. Multivariate PERMANOVA results investigating environmental conditions between the lagoon (HAM) and offshore (BP) sites used for mussel growth in Year 2 and Year 3

Variables were temperature, particulate organic matter, chlorophyll-a, total heterotrophic bacteria, pico- and nano-eukaryotes, and pico- and nano-cyanobacteria

PERMANOVAs	df	SS	MS	Pseudo-F	P (perm)	Unique perms
Year 2						
Site	1	70.745	70.745	11.973	0.0002	9948
Residuals	30	177.26	5.9085			
Total	31	248.00				
Year 3						
Site	1	45.959	45.959	7.0274	0.0009	9939
Residuals	26	170.04	6.5400			
Total	27	216.00				

Two-way ANOVAs performed on each of the eight environmental parameters showed site \times date interactions, but values were generally higher in HAM (Figure 14 and Figure 15). In both years, water temperatures were higher in HAM from late-May to September, reaching 15 °C approximately one month earlier. The maximal temperature measured in HAM exceeded 23 °C but remained below 20 °C in BP (Figure 14a). Despite a global similarity between POM concentrations observed in both sites each year (1–2 mg L⁻¹), we observed a major peak from late-August to late-September in 2015 (Year 2), with values three times higher in HAM than in BP (Figure 14b). The period of maximum chlorophyll-a concentration (> 2 µg L⁻¹) ranged from mid-July to mid-October in both sites (Figure 14c), but values were 2–3 times higher in HAM than in BP. At both sites, planktonic communities

were dominated by pico-eukaryotes (Figure 15a) and pico-cyanobacteria (Figure 15c). Overall, bacteria and eukaryotes (pico and nano) concentrations tended to be higher in the shallow lagoon than in the offshore site, with average abundances in HAM being 2–3 times (bacteria) and 4–10 times (eukaryotes) higher than those measured in BP. This spatial pattern was not observed for cyanobacteria in Year 3, where abundances (pico and nano) showed similar patterns at both sites. These trends were associated with interannual variations of planktonic concentrations in HAM. The overall average abundances in HAM decreased by two (pico-plankton) and three (nano-plankton) times between Year 2 and Year 3, while they tended to follow a similar pattern for all planktonic groups in BP.

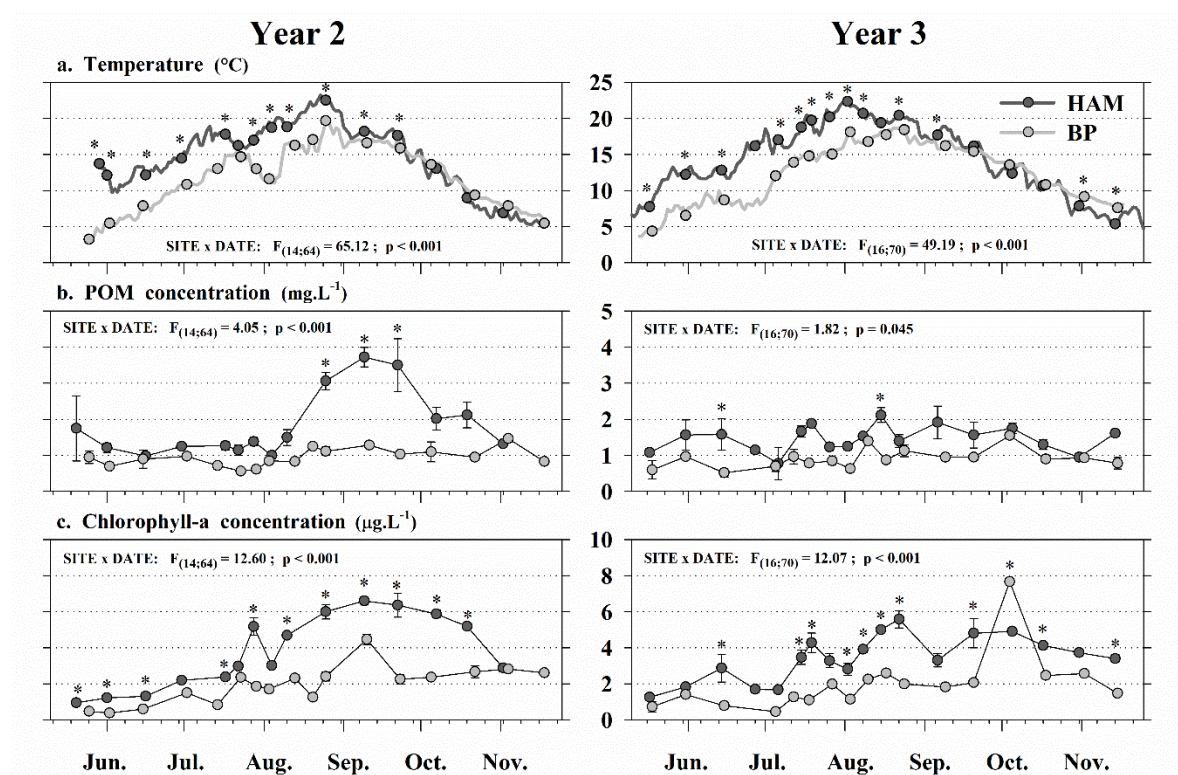


Figure 14. Monitoring environmental conditions in the HAM (dark gray) and BP (light gray) grow-out sites in Year 2 and Year 3 (2015, 2016) (a) Temperature; (b) particulate organic matter; (c) chlorophyll-a. Data are Mean \pm SE; n = 3 samples. Significant results of two-way ANOVAs are presented. * = significant difference ($p < 0.05$) between grow-out sites

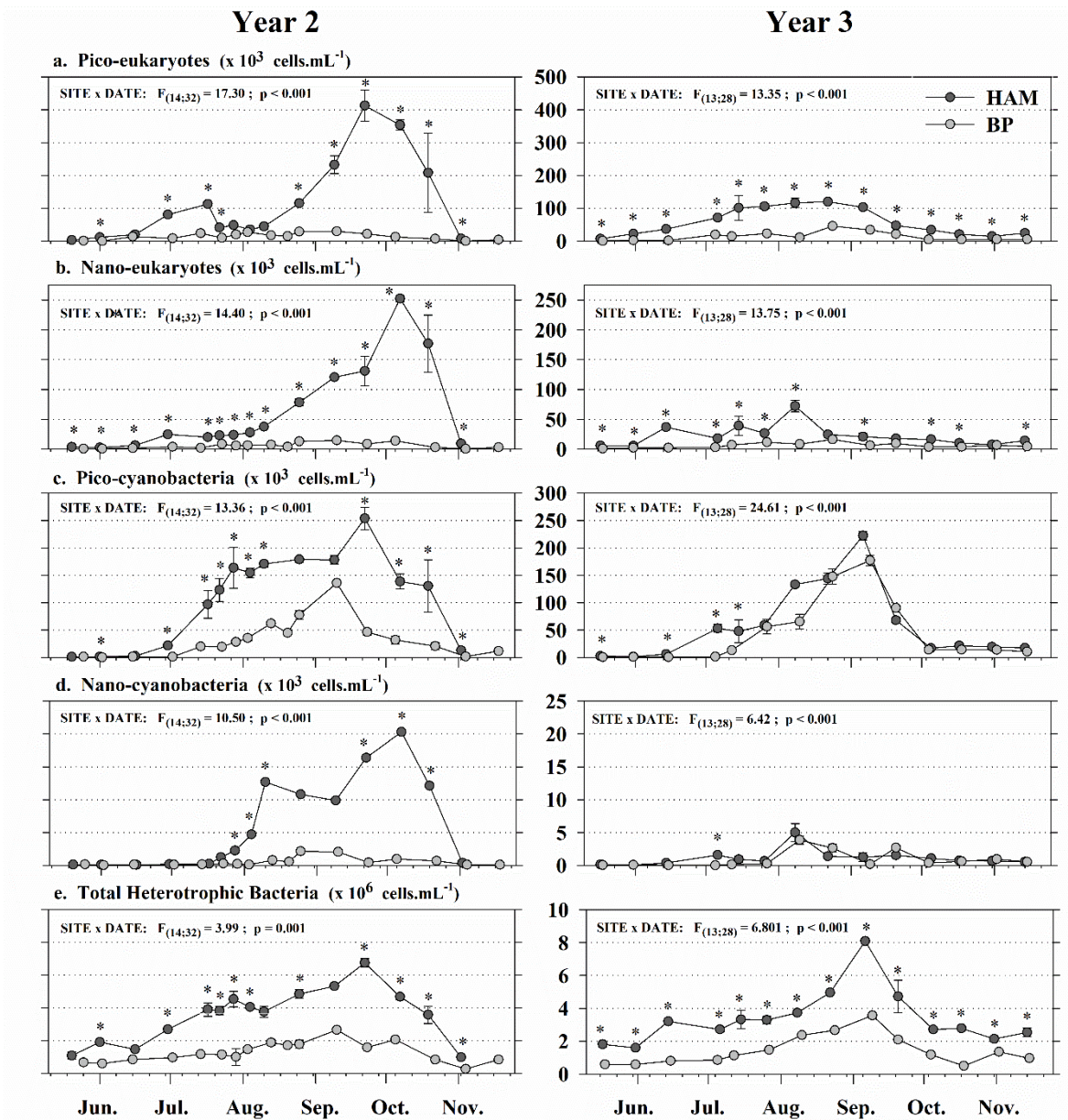


Figure 15. Monitoring plankton component concentrations in the HAM (dark gray) and BP (light gray) grow-out sites, in Year 2 and Year 3 (2015, 2016) (a) Pico-eukaryotes; (b) nano-eukaryotes; (c) pico-cyanobacteria; (d) nano-cyanobacteria; (e) total heterotrophic bacteria. Data are Mean \pm SE; n = 2 samples. Significant results of two-way ANOVAs are presented. * = significant difference ($p < 0.05$) between grow-out sites

Table 4. SIMPER analysis investigating the contribution of environmental and trophic parameters measured in the lagoon (HAM) and offshore (BP) sites used for mussel growth in Year 2 and Year 3

¹ Concentration values (Mean \pm SE) among samples of each site and year. ² Ranked contribution of each parameter to overall average squared Euclidean distance of $\delta = 20.44$ and $\delta = 18.71$, respectively in Year 2 and Year 3

Environmental Variable	Mean Value at HAM Site ¹	Mean Value at BP Site ¹	Average Squared Euclidean Distance	Contribution δ_i (%) ²	Cumulative (%) Contribution $\Sigma\delta_i$
YEAR 2					
Total heterotrophic bacteria ($\times 10^6$ cells/mL)	3.55 \pm 0.43	1.27 \pm 0.15	2.94	14.37	14.37
Particulate organic matter (mg/L)	1.82 \pm 0.23	0.95 \pm 0.06	2.65	12.95	27.32
Pico-cyanobacteria ($\times 10^3$ cells/mL)	108.59 \pm 21.02	31.74 \pm 8.54	2.57	12.59	39.91
Nano-cyanobacteria ($\times 10^3$ cells/mL)	6.10 \pm 1.79	0.53 \pm 0.15	2.55	12.48	52.39
Pico-eukaryotes ($\times 10^3$ cells/mL)	115.16 \pm 3.34	14.25 \pm 2.43	2.53	12.39	64.78
Chlorophyll-a (μ g/L)	3.78 \pm 0.52	1.94 \pm 0.25	2.52	12.34	77.12
Nano-eukaryotes ($\times 10^3$ cells/mL)	62.60 \pm 19.31	5.89 \pm 1.14	2.51	12.30	89.42
Temperature ($^{\circ}$ C)	15.09 \pm 1.09	11.86 \pm 1.14	2.16	10.58	100.00
YEAR 3					
Particulate organic matter (mg/L)	1.42 \pm 0.09	0.94 \pm 0.07	2.72	14.52	14.52
Total heterotrophic bacteria ($\times 10^6$ cells/mL)	3.40 \pm 0.44	1.44 \pm 0.24	2.64	14.09	28.61
Pico-eukaryotes ($\times 10^3$ cells/mL)	58.94 \pm 11.25	14.00 \pm 3.59	2.62	13.99	42.60
Nano-eukaryotes ($\times 10^3$ cells/mL)	22.64 \pm 4.72	6.30 \pm 1.13	2.52	13.44	56.04
Chlorophyll-a (μ g/L)	3.44 \pm 0.33	2.07 \pm 0.46	2.28	12.17	68.22
Temperature ($^{\circ}$ C)	14.29 \pm 1.37	12.04 \pm 1.14	2.04	10.90	79.12
Pico-cyanobacteria ($\times 10^3$ cells/mL)	58.00 \pm 17.46	43.29 \pm 15.46	1.96	10.46	89.58
Nano-cyanobacteria ($\times 10^3$ cells/mL)	1.14 \pm 0.32	0.89 \pm 0.33	1.95	10.42	100.00

1.7 DISCUSSION

We hypothesized that the variable performance of mussel stocks previously described by Myrand and Gaudreault (1995) could have been rewritten by the management strategy used for the last 25 years. Using a novel indicator based on net incomes, this potential mitigation was assessed on commercial productivity rather than only on survival and growth measures obtained in cages. Until now, mussel culture at the microgeographic scale of the Îles-de-la-Madeleine Archipelago (85 km long) has been done with BHA spat transferred to all grow-out sites. We expected that successive massive transfers, year after year, would homogenize the microgeographic performance differences that have been observed (Tremblay et al., 1998a; 1998b; 1998c; 1998d; Myrand et al., 2000; 2002). However, our results clearly show that the commercial performance of spat exhibited significant differences among stocks (characterized by origin, year and season of spat recovery) and grow-out sites, with systematic stock and site interactions for all commercial parameters measured on sleeved mussels. Thus, the microgeographic differences in commercial performance has been maintained, with interannual performance variability. The better performance of BHA stocks – with larger sized spat than those from any other site – has been maintained for two decades. Once sleeved, BHA spat showed high productivity levels, corroborating its commercial efficiency for local mussel growers, such as demonstrated in the 1990s (Myrand and Gaudreault, 1995).

1.7.1 Spat supply performance

Strong variations in spat performance between years and origins highlight the high spatiotemporal variability and corroborate previous observations in different sites of this archipelago (Bourque and Myrand, 2010; 2014; Toupoint et al., 2012a; Bourque et al., 2014; Cyr et al., 2015; 2016). The different patterns in spat recovery observed between seasons (fall and spring) revealed that collector overwintering impacts stock performance (spat density and % of spat > 15 mm). This result agrees with the self-thinning theory, suggesting a

negative relationship between density and biomass to self-regulate the intraspecific competition for food and space (Hughes and Griffiths, 1988; Fréchette et al., 1996; Alunno-Bruscia et al., 2000; Guiñez, 2005). The number of individuals on collectors probably decreases through mussel fall-off during overwintering (Lachance-Bernard et al., 2010), thus improving conditions for the remaining mussels through increased food availability that in turn stimulates growth and increases the percentage of mussels exceeding 15 mm. In a self-thinning modelling study (Fréchette 2012), mussel densities on collectors were constant at first and followed by a sharp decrease after 310 days. We observed a similar trend, with a decrease in spat density coupled with an increase in size between spat sleeved in the fall (i.e. 100–120 days after settlement) and spat sleeved in spring (i.e. 300–340 days after settlement). Furthermore, control stocks (BHA-Fall) exhibited the lowest spat density but the highest percentage of spat exceeding 15 mm. These results are in accordance with a general negative relationship between mussel density and size, as demonstrated in the western Gulf of St. Lawrence by Lachance-Bernard et al. (2010). Nevertheless, some stocks did not follow this trend: stocks from HAM and those from BP in Year 2 did not reveal a drastic decrease in spat density but an increase in size was noted. Unfortunately, the loss of collectors for these stocks in Year 1 means that we only have a single year's observation of this phenomenon with both spat stocks from HAM and BP. Moreover, the lack of coupling between density decrease and size increase could be related to the presence of late or secondary settlement on the collectors in late summer (Newell et al., 2010; Fréchette, 2012). This visible "second set" of spat was discarded in fall with the sleeving size criteria (> 6 mm), but it was large enough to be sleeved in spring. Bourque and Myrand (2014) suggested that second set spat could enhance intraspecific competition, resulting in partial fall-off of spat exceeding 15 mm and reducing the contrast between seasons induced by self-thinning.

Long-lines in the offshore site (BP) are set up just above the potential thermocline, a site also characterized by higher turbulence (Lachance et al., 2008). As an experimental study on giant scallops (*Placopecten magellanicus*, G. 1791) recruitment (Pearce et al., 1998) demonstrated an interaction effect of thermocline and turbulence on the settlement success, we think the depth in BP may have impacted the recruitment success of mussels on collectors.

Several field studies confirmed that blue mussel settlement on artificial collectors is influenced by the presence of a thermocline and depth (Kenchington et al., 2002; Aghzar et al., 2012; Mizuta and Wikfors, 2019). However, we have no indication that collectors' depth is an important driving factor for spat supply differentiation between lagoon and offshore sites in this area. We suggest that settlement and recruitment success differentiation between lagoon and offshore sites could be mostly related to seawater temperature and the differential temporal patterns inducing spawning delay in BP (see Appendix A for variations in gametogenesis in BHA mussels raised at both grow-out sites) and consequently the first occurrence of spat on collectors (approximately 3–4 weeks) and their size in the fall (Figure 12b). However, further study is needed to clearly identify the importance level of each factor on recruitment success of blue mussels in this offshore site.

The sock:collector ratio is a commercial indicator taking into account both spat density and size to determine the volume of commercial-sized spat that can be sleeved; this technique has been recommended in several studies conducted in eastern Canada (Mallet and Myrand, 1995; Lauzon-Guay et al., 2005, Sénéchal et al., 2008; Myrand et al., 2009a; 2009b). In this context, the sock:collector ratio is a standardized way to compare the performance of different spat supplies. Mussel stock efficiency is determined by the level of interseasonal, interannual, and intersite variability. We observed that control stocks (BHA-Fall) performed well for sleeving, but not when spat were collected in spring. With equivalent sock:collector ratios as BHA-Fall, GE-Fall and BP-Spring appeared to be two good alternatives for spat supply, but the two stocks from HAM (HAM-2014-Fall and HAM-2015-Spring) outperformed all the other stocks tested (ratio > 9:1) and represented promising strategies for sleeving.

1.7.2 Environment and stock performance

Collection of juvenile wild mussels depends on biotic (e.g. synchronized with food availability and food quality, unsynchronized with predators) and abiotic (e.g. environmental

conditions, collector structure) factors (Toupoint et al., 2012a; 2012b; Bourque and Myrand, 2014) that act on spawning, larval supply, settlement, and spat performance on collectors (Lachance et al., 2008; Bourque et al., 2014). According to Cyr et al. (2015; 2016), the first occurrence of settled spat on collectors was observed in late–June in BHA, in early–July in HAM and GE, and between late–July / early–August in BP. Thus, since all collectors were retrieved simultaneously, BP mussels had a shorter period to grow on collectors. Bourque and Myrand (2014) suggested that spat collected in the fall at the offshore site (BP) should not be sleeved before the following spring, due to later spawning events. Our results support this recommendation: in fall, we observed only 25 % to 35 % of spat (> 15 mm) in BP compared to > 50 % the following spring. In addition to a longer period of growth for spat from lagoons, shallow sites are characterized by higher food availability, since all trophic markers showed higher values in the lagoon than at the offshore site (Figure 14 and Figure 15). HAM lagoon is characterized by a high level of quality trophic resources, stimulating increased accumulations of energetic reserves (Gilmore-Solomon et al., 2016). Increased energy reserves favor gonadal development and lead to early massive spawning events, these being stimulated in periods of summer temperature increase (Hawkins and Bayne, 1992; Seed and Suchanek, 1992).

Different studies have suggested that spat recruitment success may be affected by the presence of competitor or predator species (Bayne, 1976; Lesser et al., 1992; Seed and Suchanek, 1992). Hydrozoans and filamentous algae (*Cladophora sp.* and *Enteromorpha sp.*), which are favorable habitats for the first settlement of mussel larvae (Dobretsov and Wahl, 2001, Yang et al., 2007), are problematic on suspended collectors since they are related to massive mussel fall-off when spat grow (Sharp et al., 2006; Bourque and Myrand, 2007a; 2014; Bourque et al., 2014). To limit the impact of fouling and predation by benthic species like sea stars (*Asterias sp.*), all collectors underwent brining operations at the same time to limit potential variable impacts. However, another predatory species affected this study – the abundant sea ducks (*Somateria mollissima*, *Clangula hyemalis* and *Aythya marila*) in the GE lagoon. Diving ducks are a widespread problem for mussel farming in eastern Canada; they forage on both spat and adult mussels (Dionne et al., 2006; Varennes et al., 2013; 2015a;

2015b) with a preference for shallow waters and small-sized mussels (Guillemette et al., 1996; Hamilton et al., 1999; Varennes et al., 2015a; 2015b). From our observations, we believe ducks were responsible for the low densities on GE collectors retrieved in spring. The deeper mussel aquaculture practises in BP could offer a higher protection against avian predators comparatively to mussel farming in the lagoon. Generally, sea ducks prefer shallow water due to potential energetic gain by diving shallower, but Guillemette et al. (1996) suggested prey selection is rather related to their preferences (size and nutritional values of species). Tardive spawning of mussels in BP increase their nutritional value during the summer, as gametes are rich in polyunsaturated fatty acids (Miller et al., 2014). Thus, mussels with higher nutritional quality in BP could be stimulating for avian predation, as some molluscivore ducks seem able to discriminate quality of blue mussels (Varennes et al., 2015a; 2015b). Furthermore, sea ducks can dive down to 50 m depth (Varennes et al., 2013) and even if the avian predators' activity could be less recurrent in offshore than in the lagoons, such pressure remains a stake for mussel industry in offshore waters.

The performance of the BHA spat supply could probably be linked to the restricted configuration of this lagoon (3 km², mean depth of 2–3 m), which leads to earlier, faster, and higher warming of the water column that stimulates earlier spawning events (Bourque et al., 2014; Cyr et al., 2015; 2016). In addition, several studies have revealed specific metabolic and genetic characteristics of BHA mussels that provide better resistance to stress as well as higher growth and survival rates (Tremblay et al., 1998a; 1998b; 1998c; Myrand et al., 2000; 2002; 2009a; 2009b). However, these advantages did not systematically improve the commercial performance of this stock.

1.7.3 Commercial performance in different grow-out sites

Our results clearly demonstrate that all mussel stocks sleeved and cultured in the BP offshore site had higher commercial performance after a two-year production cycle, as shown by the higher net incomes (Figure 13). Specifically, the quantity of commercial-sized mussels

was three times higher in BP than in HAM. The commercial mass of mussels harvested per meter of sock was on average twice as high in BP, thus the mean net incomes were three times higher at the offshore site. Our results agree with studies by Bourque and Myrand (2014) and Séguin-Heine et al. (2014), which were conducted at the same sites with mussels spat from BHA. The authors reported that mussel shell weight was lower and meat yield higher in BP compared to HAM. Similarly, in another study in Notre Dame Bay (Newfoundland, Canada), Gallardi et al. (2017) observed higher shell weight in cultivated mussels suspended in shallow water (5 m) than in deep water (15 m). We suggest that specific conditions in the lagoon and offshore sites could induce differential energetic allocation strategies that explain the higher commercial productivity in BP. As a reaction to environmental conditions and competition, mussels differentially allocate their energy to protective tissues including their shells and byssus filaments (Ogilvie et al., 2004; Babarro and Abad, 2013). As already reported, cultured mussels suspended in offshore sites (BP) invest less energy in shell and byssus production than do mussels in lagoons (Séguin-Heine et al., 2014), suggesting that more energy is available for soft tissue production. Contrary to the suggestion of Gallardi et al. (2017), the lower energetic investment in mussel shells cultivated in BP was not related to a less turbulent environment: Séguin-Heine et al. (2014) reported turbulence values $< 1 \text{ J m}^{-3}$ in HAM compared to 5 J m^{-3} in BP. In the same study (Séguin-Heine et al., 2014), the authors suggested that lower investment in protective tissues, particularly in byssus production, could result in higher mussel fall-off in offshore waters and therefore lead to lower commercial productivity. Our results contradict this hypothesis. We demonstrated that the mass of all harvested commercial mussels was systematically higher for each stock cultivated in BP compared to HAM. In addition, different reproduction trends were observed in mussels maintained in BP and HAM (Appendix A). The significantly higher gamete volume fraction in BP and the earlier spawning events in lagoons highlighted the fact that mussels allocate more energy to gamete development when cultured in deep offshore waters. The concomitant periods for mussel commercial harvest and spawning in the lagoons could explain the less valuable productivity in HAM, illustrated by a lower mass of commercial mussels recovered per meter of sock. These observations agree with previous

studies on suspension-cultured mussels (Myrand et al., 2000; Lachance et al., 2008), which showed that mussel growth is affected by early spawning in lagoon sites. Moreover, the large amount of energy invested in gamete production usually weakens mussels and can increase mortality (Mallet and Myrand, 1995; Myrand et al., 2000). Because they are in poor condition due to depleted reserves, mussels are more vulnerable to stressful environmental factors, especially temperature and food quality (Bayne, 1975; 1976; Seed and Suchanek, 1992; Tremblay et al., 1998a; Myrand et al., 2000; 2002).

Temperature and food availability were higher in the shallow lagoon compared to the offshore site, agreeing with previous studies (Myrand and Gaudreault, 1995; Myrand et al., 2000; Bourque and Myrand, 2014; Séguin-Heine et al., 2014). Temperature directly affects physiological rates and thus every aspect of the biology and ecology of mussels (Bayne, 1976; Zippay and Helmuth, 2012; Gosling, 2015b). Although Bayne et al. (1976) established that the scope for growth remains stable between 10 °C and 20 °C, other studies demonstrated that temperatures greater than a 20 °C threshold are associated with stressful conditions for recruitment, metabolism, growth, and survival of *M. edulis* (Widdows, 1973; Incze et al., 1980; Myrand et al., 2000, Rayssac et al., 2010). Cheney et al. (2010) affirmed that the stable temperature of offshore waters results in lower stress and a faster growth. In our study, the performance in BP could be related to the water temperature, which never reached 20 °C. In HAM, this threshold was exceeded for 19 days in Year 2 and 26 days in Year 3.

The seston availability (POM and chlorophyll-a) was higher in HAM than in BP and varied throughout the season. Multivariate analyses demonstrated that all environmental and trophic parameters contributed to site differentiation, with total heterotrophic bacteria and POM concentrations having the highest contributions. Lagoons in this area have been described as oligotrophic, with heterotrophic planktonic communities dominating the mussel culture environment (Trottet et al., 2007) and representing the main mussel carbon intakes (Trottet et al., 2008). In St. Peter's Bay (southern Gulf of St. Lawrence), Sonier et al. (2016) reported an averaged mussel retention efficiency of 20 % for pico-phytoplankton, and 60 % for nano-phytoplankton. However, our results suggest food availability is not the main

parameter explaining mussel performance and productivity: HAM had higher pico- and nano-phytoplankton concentrations than BP, but commercial performance of mussels was lower in the lagoon site. According to Incze et al. (1980), variations in food availability in thermally stressful conditions ($> 20\text{ }^{\circ}\text{C}$) could lower mussel performance. Thus, potential stressful temperatures in HAM could decrease the efficiency of food assimilation, hence affecting growth and commercial performance, but more studies are necessary to clearly demonstrate this phenomenon. Furthermore, we did not analyze the nutritive value or the energy inputs, which could be different depending on culture conditions (Ogilvie et al., 2004; Gallardi et al., 2017).

1.7.4 Stock-site productivity

In this study, we assessed the commercial productivity of nine stocks cultured at two sites with very different conditions. To our knowledge, the assessment of net incomes generated by different stock-site combinations and using the traditional techniques and criteria of mussel producers has never been investigated. Capital expenses were not included (buildings, boats, vehicles, working equipment, and land travel), nor were expenses related to licences, taxes, insurance, and quality analyses since they are too variable and depend on business governance. These need to be included by individual producers to obtain a true industrial estimate. However, our assessments of productivity and incomes for each scenario were standardized on spat supply from one long-line of collectors, so commercial performance is related to characteristics of stock origin, their biological particularities, density, size performance of the spat supply, grow-out site characteristics, size and mass at harvest time, and production costs.

From the 17 stock-site combinations, five scenarios generated incomes higher than \$ 20 000, including four stocks cultivated in the BP offshore site (BHA-Year1-Fall, HAM-Year1-Fall, BP-Year2-Fall, HAM-Year2-Spring) while only one (HAM-Year1-Fall) showed this high net income in HAM lagoon. Another interesting but slightly less productive

combination (net income of \$ 13 000) was the BHA-Year1-Fall stock cultured in HAM. Our data showed nine combinations that were not commercially attractive, with two negative values. Globally, our results indicated that productivity and commercial performance were better when stocks were cultivated in the deep offshore waters than in the shallow lagoon. We hypothesize that the higher energetic investment in gamete production for mussels growing in the offshore site, revealed by a higher gamete volume fraction in BP and earlier spawning events in HAM, could be a factor favoring better commercial productivity in BP. The potentially stressful temperature in HAM could also be a factor limiting mussel culture performance in the lagoon. The best results were obtained with HAM-Year2-Spring grown in BP. The high sock:collector ratio of this stock produced a large number of socks that generated abundant harvests of commercial-sized mussels, leading to the highest commercial performance in this study ($\$ 40\,278 \pm 3\,414$). The other stock from HAM (HAM-Year1-Fall) produced the highest sock:collector ratio, but the commercial performance in BP was lower and quite similar to HAM. Increased predation by sea stars on socks cultivated in BP in Year 2 and the less stressful thermal environment in HAM (shorter periods above 20 °C) in Year 3 could explain this pattern. Thus, our results suggest that mussel spat collected in HAM could constitute an alternative strategy for local aquaculture, mostly due to its high supply of commercial spat. In addition, our results showed that mussel culture at offshore sites was more efficient. The higher productivity associated with the less stressful thermal conditions in BP showed offshore mussel aquaculture to be a highly valuable strategy in this area.

BHA-Year1-Fall cultivated in BP was the second-best scenario for generating high income ($\$ 29\,170 \pm 5\,038$). This stock is characterized by a greater amount of large spat for sleeving and a higher mass of commercial sized mussels. However, spat collected in BHA during fall (control) showed strong interannual variability, with commercial performance fluctuating by two to three times in the two grow-out sites. Moreover, this stock was the only one cultivated both years, confirming the importance of interannual variability affecting both spat collection and on-site mussel cultivation. Interannual variability of spat collection has been well documented in the Îles-de-la-Madeleine (Toupoint et al., 2012a; Cyr et al., 2015; 2016), specifically in BHA. Specific years like 2004, 2006, 2010, and 2019 were disastrous

for commercial supply in BHA lagoon, affecting dramatically further production (Bourque et al., 2014). Our results clearly highlight the better performances of spat supply in BHA, but also the potential important interannual commercial performance. Thus, we suggest that interannual stability in mussel production in this area could be based on the use of different scenarios, until five, generating important incomes.

1.8 AUTHOR CONTRIBUTIONS

Conceptualization, C.C., N.T. and R.T.; methodology, E.G., C.C., J.-F.L., F.B., N.T. and R.T.; software, E.G.; validation, E.G., N.T. and R.T.; formal analysis, E.G.; investigation, E.G., C.C. and N.T.; resources, C.C., N.T. and R.T.; data curation, E.G. and N.T.; writing—original draft preparation, E.G.; writing—review and editing, E.G., F.B., N.T. and R.T.; visualization, E.G.; supervision, C.C., J.-F.L., F.B., N.T. and R.T.; project administration, C.C. and N.T.; funding acquisition, C.C., N.T. and R.T. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

1.9 FUNDING

This research was funded by the research fund Innovamer from the Ministère de l’Agriculture, des Pêcheries et de l’Alimentation du Québec, the Mitacs accélération program from MITACS (#IT09688), by Ressources Aquatiques Québec Research Network (Fonds de Recherche du Québec-Nature et Technologies, #2014-RS-171172), and by an NSERC-Discovery Grant from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada awarded to RT (#299100).

1.10 ACKNOWLEDGMENTS

We address special thanks to the technical staff of MERINOV for their indispensable implication in fieldwork and help in laboratories: Francine Aucoin, Pascale Chevarie, Thierry Marcoux, Stéphanie Arnold, Valérie Poirier, Michelle Langford, Claude Poirier, Denis Boudreau, Jules Arseneau, François Gallien, and Yvon Chevarie. We are indebted to Michel Fournier (Les moules de Culture des Îles Inc.), Carlo Eloquin (Grande-Entrée Aquaculture Inc.), Christian Vigneau (La Moule du Large Inc.) and Sylvain Vigneau (Cultimer Inc.) who kindly let us use their long-lines and/or provided us with experimental seed stocks. We would like to thank Claude Belzile (ISMER, UQAR) for flow cytometer analysis. We also grateful to Laure Devine for her suggestions and comments on the text. Finally, we thank the anonymous reviewers for their comments and suggestions to improve an earlier version of the manuscript.

1.11 APPENDIX A

In fall 2002, mussel spat was collected in BHA following the procedure described in the main text and suspended for 12 months at the two grow-out sites (lagoon HAM, open sea BP). Different trends in environmental conditions were observed at the two grow-out sites, with higher temperature, seston, and chlorophyll-a concentrations in HAM than in BP. Once harvested, 300 adult mussels were placed in Vexar cages to monitor the reproductive conditions at each grow-out site from late-May to late-September 2004. Every two weeks, triplicate batches of 15 mussels were randomly sampled at each site and stored on ice. At the laboratory, mussels were sectioned following the sagittal plane. One half of the mussel was used for sex determination under microscope and the second half for histological analyses. Within each triplicate sample, a section of mantle from four females was fixed in a 1G4F solution (1 % glutaraldehyde; 4 % formaldehyde) for 24 h and then transferred to Davidson's fixative for storage (Myrand et al., 2000). The tissue was embedded in paraffin wax and four thick sections (5 mm) from the mantle were cut with hematoxylin and eosin. Reproductive condition was assessed from three fields per section of each mussel using

stereological analysis (Lowe et al., 1982). The proportion of gametes per field (hereafter, the gamete volume fraction, GVF) was measured using a compound microscope at a magnification of 400× coupled to an image capture kit CoolSNAP-Pro of Digital Kit™ 4.1 (Meyer Instruments Inc., Houston, TX, USA), as described by Pernet et al. (Pernet et al., 2003). We performed a two-way ANOVA to compare variations in gametogenesis information (GVF) according to the grow-out site (two fixed levels) and the sampling date (nine fixed levels)

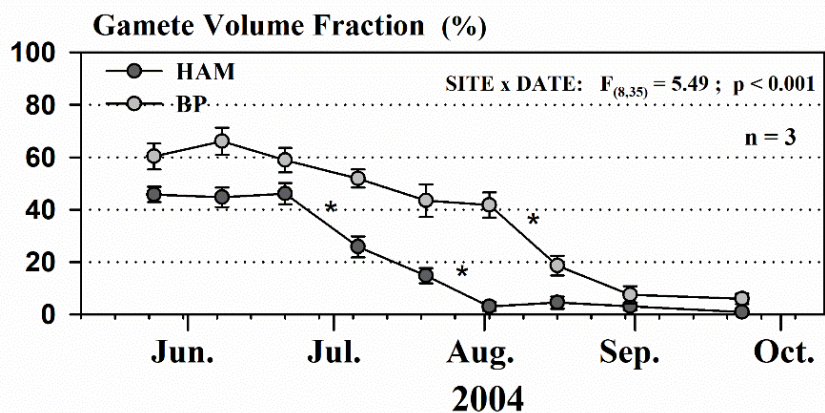


Figure 16. Variation of the gamete volume fraction (GVF) measured on mussels from BHA and grown in HAM (dark gray) and BP (light gray), in 2004
Data are Mean ± SE; n = 3 samples. Significant results of a two-way ANOVA are presented. * = significant difference (p < 0.05) between two successive dates within each grow-out site

Interaction effect of grow-out sites and sampling dates was observed on GVF (Figure 16): values were higher in the BP offshore site (maximum value of 66 ± 5 %) throughout the spawning seasons (until late–September) compared to the HAM lagoon site (maximum value of 46 ± 4 %). A significant decrease in GVF suggests spawning events, i.e. oocytes release by mature females. In HAM, the spawning period ranged from mid–June to early–August while it occurred later in BP and continued throughout August.

CHAPITRE 2
SURVIE, CROISSANCE ET TENDANCES PHYSIOLOGIQUES DE STOCKS
DE MOULE BLEUE (*MYTILUS EDULIS*, L.) :
ÉLEVAGE CÔTIER VS. ÉLEVAGE AU LARGE

Ce deuxième article, intitulé "*Survival, growth and physiological trends of cultured blue mussel (*Mytilus edulis*, L.) stocks : nearshore vs. offshore*", fut corédigé par moi-même, le professeur Réjean Tremblay, la chercheuse Carole Cyr et le chercheur Nicolas Toupoint. Les résultats de cette étude seront soumis pour publication dans la revue *Aquaculture* durant l'automne 2021. En tant que premier auteur, ma contribution à ce travail fut l'essentiel de l'état de l'art, le développement de la méthodologie, la collecte et le traitement des données de terrain, les analyses en laboratoire, l'analyse statistique et l'interprétation des résultats, ainsi que la rédaction de l'article. Carole Cyr, Nicolas Toupoint et Réjean Tremblay ont fourni l'idée originale, mis en place le protocole expérimental et participé à la révision de l'article. Nicolas Toupoint a contribué à la collecte des données sur le terrain. Plusieurs éléments de cet article ont été présentés dans des communications orales, lors de conférences : au congrès annuel de l'*Association Canadienne-Française pour l'Avancement des Sciences* (ACFAS) à Montréal (Canada) en mai 2017, au congrès annuel de l'*Association Aquacole du Canada* (AAC) à Halifax (Canada) en mai 2017 puis à la ville de Québec (Canada) en mai 2018, et au colloque annuel du regroupement *Ressources Aquatiques Québec* (RAQ), à la ville de Québec (Canada) en novembre 2017 puis en novembre 2018.

2.1 RÉSUMÉ

L'aquaculture globale de bivalves marins est essentiellement pratiquée dans les milieux côtiers. Considérant les contraintes sociales, environnementales, économiques ou encore d'accès à la ressource d'élevage, la culture de moules au large semble constituer une stratégie alternative encourageante pour le développement de l'industrie conchylicole. De manière générale, il est admis que la productivité aquacole dépend des performances de survie et de croissance, celles-ci pouvant varier largement d'un stock de naissain à l'autre, même lorsque leur origine se trouve dans une même échelle microgéographique. Nous avons suivi l'évolution de la productivité de plusieurs stocks de naissain de moule bleue (*Mytilus edulis*) d'origine voisine, au cours d'un cycle traditionnel d'élevage sur deux ans et dans deux sites dont les conditions environnementales sont très contrastées (en milieu lagunaire et en pleine mer). Les moules collectées dans la lagune du bassin du Havre-Aubert (BHA) ont dévoilé les meilleurs taux de survie ($\geq 90\%$) dans les deux sites de grossissement, alors que les autres stocks ont connu une mortalité pouvant atteindre 60 %, dans les mêmes conditions. Au moment de la récupération du naissain, le stock du BHA a montré le plus fort niveau d'expression génique pour l'enzyme catalase et la protéine chaperonne HSP70, respectivement impliquées dans les défenses antioxydantes et la réponse au stress cellulaire. Par ailleurs, les conditions du milieu offshore ont clairement amélioré les performances de croissance, peu importe le stock de naissain utilisé. Cela s'est traduit aussi par des indices de condition plus élevés, des contenus en lipides de réserve (triacylglycérol) plus importants et des teneurs en glycogène globalement plus élevées, au terme du cycle de production. En fin de compte, les conditions plus favorables de la pleine mer ont permis de démontrer l'importance des facteurs environnementaux des sites de grossissement, notamment durant la période estivale, pour prévoir les niveaux de productivité associés. Les tendances observées en matière de survie (+ 23 %) et de croissance (+ 27 %) soutiennent l'hypothèse que l'élevage au large représente une stratégie de haute valeur pour le développement de l'industrie mytilicole.

2.2 SURVIVAL, GROWTH AND PHYSIOLOGICAL TRENDS OF CULTURED BLUE MUSSEL (*MYTILUS EDULIS*, L.) STOCKS: NEARSHORE VS. OFFSHORE

Efflam Guillou ^a, Carole Cyr ^b, Nicolas Toupoint ^{a,b}, Réjean Tremblay ^a

^a Institut des Sciences de la Mer de Rimouski (ISMER), Université du Québec à Rimouski (UQAR), 310 Allée des Ursulines, CP 3300, Rimouski, Québec, G5L 3A1, Canada

^b MERINOV, Centre d'expertise en mariculture, 107-125 Chemin du Parc, Cap-aux-Meules, Québec, G4T 1B3, Canada

2.3 ABSTRACT

Bivalve aquaculture has expanded worldwide in nearshore fields. Considering the current social, environmental, economic, and resource constraints, the offshore mussel cultivation seems to be an encouraging strategy to promote aquaculture development. Mussel farming productivity is commonly assumed to depend on survival and growth performances, which could be highly variable between spat stocks originating from different sites, even at a microgeographical scale. Through a traditional two-year production cycle, we monitored the productivity of neighbouring blue mussels (*Mytilus edulis*) spat stocks, cultivated in such contrasted environments that are shallow lagoons and open sea sites. We demonstrated that mussels collected in the nearshore Bassin du Havre-Aubert (BHA) lagoon exhibited the best survival rate ($\geq 90\%$) in both nearshore and offshore sites, while other stocks could experiment mortality as large as 60% in the same conditions. During spat recovery, the BHA stock showed the higher gene expression level for catalase and HSP70, respectively involved in antioxidant defences and the cellular stress response. Furthermore, the offshore conditions clearly enhanced the overall growth performances whatever the stock origin, and that was reflected by higher condition index, higher energetic lipids (triacylglycerol) and generally higher glycogen contents in mussels at the end of the production cycle. In fact, more favourable conditions in the open sea, particularly during summer, confirmed the importance of site-related environmental factors for productivity performances. The observed survival (+ 23%) and growth (+ 27%) trends support the hypothesis that offshore cultivation represents a valuable strategy for mussel aquaculture development.

Keywords: *Mytilus edulis*, spat transfer, survival, growth, nearshore, offshore.

2.4 INTRODUCTION

At the worldwide scale, the mussel farming was almost exclusively developed in estuarine habitats and protected nearshore waters (Drapeau et al., 2006; Filgueira et al., 2016; Weitzman et al., 2019), using off-bottom culture techniques through raft, pole and longline systems (Hickman, 1992; Mascorda Cabre et al., 2021). However, nearshore cultures are increasingly constrained by administrative procedures, space limitation and user conflicts (Cheney et al., 2010; Langan, 2013; Lester et al., 2018; Galparsoro et al., 2020), climate change and fluctuating environmental conditions (Filgueira et al., 2016; Steeves et al., 2018; Mizuta et al., 2019), but also carrying capacity limits or other environmental concerns (McKindsey et al., 2006, Cheney et al., 2010; Weitzman et al., 2019; Weitzman and Filgueira, 2020) and the need for improving performance and productivity (Cheney et al., 2010; Langan, 2013; Gallardi et al., 2017; Guillou et al., 2020). In a recent review, Mascorda Cabre et al. (2021) argued that compared to nearshore environments, which tend to be generally oligotrophic, offshore environments are mostly characterized by a better water quality, good oxygen conditions but lower nutrients and primary productivity, hence highly reduced exposure risks to toxic phytoplankton, diseases, parasites or terrigenous pollutants and pesticides. The establishment of offshore suspended longline mussel farms has been shown to be promising in different countries (Cheney et al., 2010; Langan, 2013; Gallardi et al., 2017; Steeves et al., 2018; Mizuta et al., 2019; Mizuta and Wikfors, 2019; Weitzman et al., 2019; Mascorda Cabre et al., 2021), like in the Îles-de-la-Madeleine archipelago (Gulf of St. Lawrence, Québec, Canada) (Bourque and Myrand, 2014, Séguin-Heine et al., 2014; Guillou et al., 2020).

For more than 25 years, blue mussel (*Mytilus edulis*, L. 1758) farming in Îles-de-la-Madeleine has relied on wild spat supply from the small lagoon of Bassin du Havre-Aubert (BHA). Spat is traditionally collected using artificial collector ropes, transferred and sleeved in several local grow-out sites to complete the mussel farming production cycle. This specific management strategy was justified by the better survival and growth performances demonstrated by the BHA mussel spat, compared to closely other neighbouring stocks

(< 65 km between the most distant stocks) (Myrand and Gaudreault, 1995). This high performance of BHA stock was related to its genetic characteristics, which provide specific metabolic features, a better resistance to stressful conditions and a lower vulnerability to summer mortality (Tremblay et al., 1998a; 1998b; 1998c; 1998d; Myrand et al., 2002; 2009a; 2009b).

Reciprocal "Stock-Site" spat transfer experiments, as well as common garden approach, are reliable methods to test the genetic and environmental interactions by using different stocks or populations, transplanted in multiple common grow-out sites (or bassin), under naturally fluctuating (transplant experiment) or controlled (common garden) environments (Kawecki and Ebert, 2004; Sanford and Kelly, 2011; Blanquart et al., 2013). According to Hawkins and Bayne (1992), stock performance depends on genetic heterogeneity of mussels, the intrinsic adaptive flexibility of individuals and the environmental variability of grow-out sites. Therefore, stock-site designs determine if the genetic variability remains stable through multiple combinations of stocks and/or sites, and if the adaptive flexibility differently integrates environmental variations (Sanford and Kelly, 2011; Blanquart et al., 2013). We suggest that this method is a good way to identify the best farming strategies to adopt. Many studies reported that productivity in farmed mussel species were significantly affected by differential survival and growth performances, which are mainly influenced by stock-related genetic variability and site-related environmental variability, respectively (Dickie et al., 1984; Mallet et al., 1987a; 1987b; Mallet and Carver, 1989; Stirling and Okumuş, 1994; Myrand and Gaudreault, 1995; Penney et al., 2006). To our knowledge, few studies described the potential relationships between survival, growth, physiological condition, gene expression and environmental variability in such a reciprocal transfer experiments, particularly between nearshore and offshore sites. Protein, glycogen and lipid contents play major roles in growth, reproduction and energy patterns of blue mussels (Gabbot and Bayne, 1973; Bayne et al., 1975; Hawkins and Bayne, 1991; Okumuş and Stirling, 1998) and their characterization could be a good indicator of long-term conditions (Clements et al., 2018). Genomic tools, like gene expression, can be useful to explain metabolism and cellular stress patterns of bivalves and are mostly related to short-

term responses (Saavedra and Bachère, 2006; Genard et al., 2012; Romero et al., 2012). The complex life cycles of bivalves involve a set of several stages with carryover effects, implying that consequences of performance variations at one life history stage (larvae or juvenile) can "carry over" into significant effects on later stages (adults) (Podolsky and Moran, 2006). As the strength of these effects is mediated by environmental or biological contexts, the differential environmental conditions during larval, post-larval and juvenile growth could impact the potential physiological performance at the adult stage. In fact, the characterization of individual physiological conditions before a long-term reciprocal transfer experiment could be very useful for the results interpretation.

Following the initial assessment of mussel performance by the BHA stocks 25 years ago in the Îles-de-la-Madeleine archipelago (Myrand and Gaudreault, 1995) and considering the evolution of oceanographic conditions due to global changes (Galbraith et al., 2020), we test the hypothesis that a new pattern in survival and growth performances occurs between mussels stocks from this area at a microgeographic scale. The latest would be supported by a major smoothing of differentiation between BHA stock and the others due to 25 years of annual spat transfer between sites or to a genotypic selection or phenotypic plasticity experimented by other stocks in the context of climate change. Globally, the aim of the present study was to characterize the differential performance of local mussel stocks at microgeographic scale (<65 km) to contrasted nearshore and offshore environments. Therefore, we applied a reciprocal spat transfer design to monitor the fluctuation of survival and growth performances of 12 stock-site combinations, and assess their physiological conditions at the beginning (genomic expression of particular genes from different functions combined to their energetic status) and at the end (energetic status) of the experiment, in order to study the long-term impact of environmental conditions on adult mussels. Results are discussed in the light of a companion research work dealing with the commercial spat performance evaluated at the end of the industrial productivity cycle (Guillou et al., 2020).

2.5 MATERIALS AND METHODS

2.5.1 Experimental design

This study compares the survival and growth performances of different mussel stocks farmed through a traditional two-year production cycle in the Îles-de-la-Madeleine archipelago, southern Gulf of St. Lawrence, Canada (Figure 17). The nearshore spat stocks were collected from two sites, the lagoons of Bassin du Havre-Aubert (BHA) and Havre-aux-Maisons (HAM) and the offshore one from the open sea, in the Baie de Plaisance (BP). In May–July 2015, when the first competent eyed larvae were observed in the water column (Cyr et al., 2016), 10 artificial collectors (1 m long propylene ropes) were submerged on long-line structures at 3 and 10 m depth below the surface, in lagoons (BHA and HAM) and the open sea (BP), respectively. Five collectors were harvested in fall 2015 (4–6 month-old spat) and five in spring 2016 (10–12 month-old spat), thus providing six stocks characterized by their origin (BHA, HAM and BP) and recovery season (Fall and Spring). The BHA stock collected in the fall, as classically done by local farmers, was considered as control. Every collected stocks in fall (size > 6 mm) were randomly divided into two groups of spat, distributed in pearl-nets (4.5 mm mesh size; density of about 350 mussels per net) and suspended near the others artificial collectors, respectively in both HAM and BP sites, in order to start the transplant conditioning of stocks. In May 2016, all pearl-nets and remained collectors were sampled. For each stock, six replicates of 50 spat (size > 20 mm) with undamaged shells were transferred in six numbered vexar cages (9 mm mesh size; 6.9 L volume size; Myrand and Gaudreault, 1995) suspended on long-lines, at 3 m (HAM) and 10 m (BP) below the surface, thus providing triplicate cages for 12 stock-site combinations. Cages were monthly monitored from May to November 2016 (period called summer) to assess survival and growth ($\mu\text{m d}^{-1}$) rates by measuring and counting every lived mussel. Long-lines were overwintered from December 2016 to May 2017 (period called winter), as classically done by mussel farmers, to avoid the ice cover and a final sampling was performed in May 2017 (22–24 month-old spat). Condition index (CI, in %) (1) was assessed for each stock-site combination at the end of the experiment on 12 mussels randomly selected in each

cage, using M_t and M_s , respectively the masses of tissues and shell after 72 h at 70 °C, according to the formula given in Walne (1976) :

$$CI = M_t * 100 / M_s \quad (1)$$

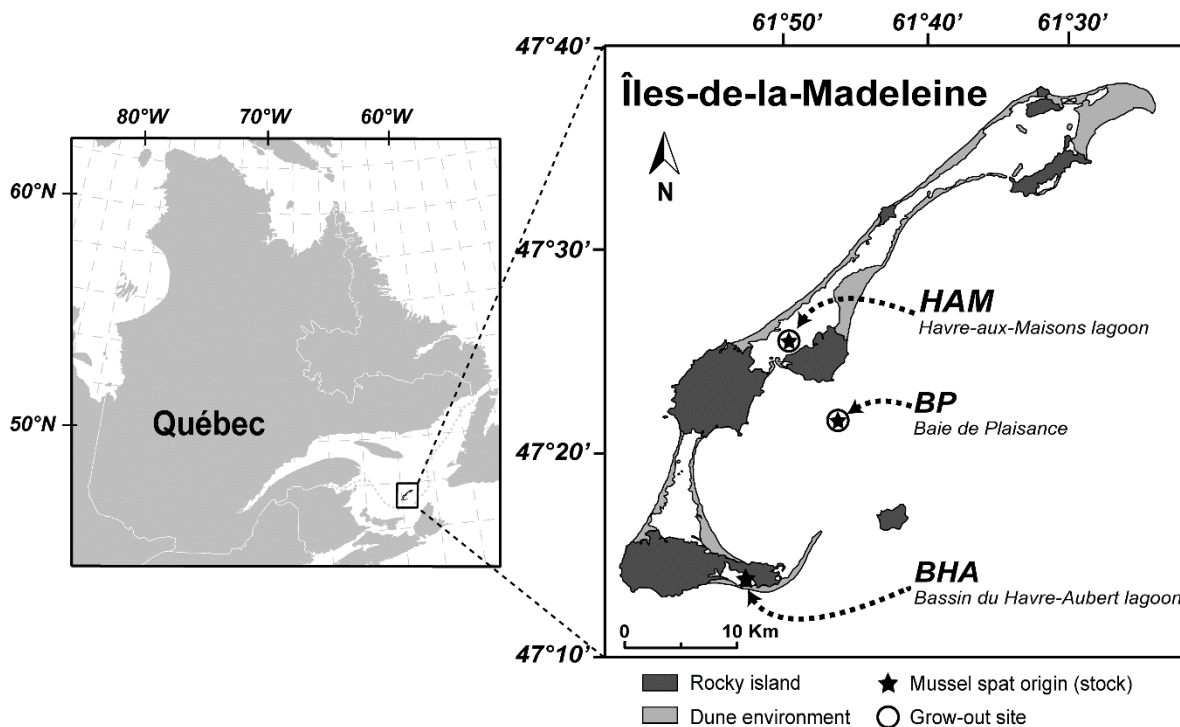


Figure 17. Map of the study area in the Îles-de-la-Madeleine archipelago (southern Gulf of St. Lawrence, Canada) and location of mussel stocks and grow-out sites used for the two-year production cycle

2.5.2 Gene expression measurements

Relative gene expression analyses were performed on the spat originating from the three stocks collected in the fall (BHA, HAM and BP) to characterize their initial condition. For each stock, 12 individuals (~ 20 mm long) were randomly sampled on collectors and immediately stored at -80 °C. On the day of dissection, mantle tissue of each individual was

maintained frozen using successive immersions in liquid nitrogen (5–10 min at –196 °C) until the end of cDNA extraction. Tissue samples were grinded into a fine powder with vibrational mixer mill Retsch MM400 (Retsch GmbH, Haan, Germany) during 3 min at 30 Hz. Total RNA was extracted from 30 mg of tissue powder using the EZNA® Mollusc RNA kit (Omega Bio-tek Inc., Norcross, GA, USA). The extracted RNA was reverse transcribed using the Quantitect® Reverse Transcription kit (Qiagen Inc., Hilden, Germany). The obtained complementary DNA (cDNA) was diluted to a final concentration of 2 ng μL^{-1} and kept frozen at –20 °C until further analysis. Concentrations, RNA purity and cDNA integrity were estimated using 260/280 nm absorbance ratio, measured by a NanoVue Plus spectrophotometer (NanoDrop Technologies Inc., Wilmington, DE, USA) and validated when values ranged from 1.6 to 2.0. Finally, a real-time quantitative polymerase chain reaction (RT-qPCR) was performed in triplicate for each cDNA sample using a Fast SYBR® Green Master mix (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA) and a 7300 Real-Time PCR system (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA). The total volume reaction was 20 μL with 8 μL of cDNA (1/100 dilution), 1 μL of gene-specific primers (200 nM) and 10 μL of Fast SYBR® Green. The relative level of target gene expression was based on a comparative method (Pfaffl, 2001; Pfaffl et al., 2004). Threshold value (Ct) corresponds to the number of cycles at which the fluorescence curve entered exponential phase. For each gene amplified, Ct values were automatically calculated on the log curve and averaged for each triplicate, and then for each stock. Relative expression R (2) was calculated according to the following equation (Pfaffl, 2001) :

$$R = (E_{target})^{Ct.target(cal) - Ct.target(spl)} / (E_{ref})^{Ct.ref(cal) - Ct.ref(spl)} \quad (2)$$

Ct.target and Ct.ref are the respective Ct values for each target and reference genes. We used the ribosomal 18s (18S) as a reference gene (see Table 5) due to its known characteristics as a marker for PCR analysis (Chenuil, 2006; Meyer et al., 2010). Ct(cal) and Ct(spl) are respectively referring to the "calibration" spat stock (BHA) and the "sample" analyzed spat stocks (HAM or BP). Mussels from control stock of BHA were used as relative

reference to calibrate all gene expression results, due to their performance features previously demonstrated (Tremblay et al., 1998a; 1998b; 1998c; 1998d; Myrand et al., 2000; 2002). E_{target} and E_{ref} are PCR amplification efficiency (Eff) of target and reference genes, respectively. Eff values (3) were calculated for each gene using a serial dilution of cDNA (5–log standard curve), according to the following equation (Rasmussen, 2001):

$$Eff = 10^{(-1/slope) - 1} \quad (3)$$

The slope was obtained from a log standard curve analysis with Ct values as a function of the cDNA concentration used in the serial dilution. The acceptable range for RT–qPCR efficiency using a 5–log standard curve was 90–110 %, i.e. a slope between –3.1 and –3.6 (Pfaffl, 2004; Kubista et al., 2006). This criterion was verified for every gene presented in this study.

Oligonucleotide primer sequences used to amplify specific gene products are shown in (Table 5). The expression of these genes reflects the response of each spat individual to the environmental conditions at each sampling sites. These genes, specific to *M. edulis*, represent the physiological function of the associated enzymes encoded. Actin (Actin) is a cytoskeletal protein acting for cell regulation (mobility, structure and integrity of cells). ATP synthase β subunit (AS-b) is a membrane-bound enzyme acting in ions transport complexes and ATP synthesis/hydrolysis. Heat shock protein 70 (HSP70) is a chaperone protein preventing cell degradation processes during thermal stress. Catalase (CAT) and Superoxyde dismutase (SOD) are enzymes involved in antioxidant defences.

Table 5. Details of genes and their oligonucleotide primer sequences used in the quantitative real-time polymerase chain reaction (RT-qPCR) relative expression analysis

Genes	Label	GenBank	Function	Forward (5'–3') and reverse (5'–3') primers
Actin protein	Actin	AB257134.1	Cytoskeletal protein (cell motility, structure and integrity)	AGCAGGAAATGTCAACCGCC TGATAACCTGTCCATCGGGC
ATP synthase beta subunit	AS-b	AY580269.1	Energy metabolism (electron chain transport complex V)	GCTCCAGCTACAACATTCGC CCCAACTCAGCAATACCACG
Heat shock protein 70	HSP70	AF172607.1	Chaperone protein (cytoprotection to heat stress and toxic chemicals)	GTGCTGTCCGACGACTTAGA ACCTGGCTCTTGTGATGCTT
Catalase	CAT	AY580271.1	Antioxidant defences (decomposition of hydrogen peroxide)	GACCAGAGACAACCCACCAG CCATCAGGAGTTCCACGGTC
Superoxide dismutase	SOD	AJ581746.1	Antioxidant defences (dismutation of superoxide radical)	GCAATACTGGGGGTCTGCTG TGGCTTCGTGTTCTTATGTGC
Ribosomal protein 18s	18S	L33448.1	Putative housekeeping gene	CGGCGACGTATCTTTCAAAT CTTGGATGTGGTAGCCGTTT

2.5.3 Energetic status

Randomly, 15 spat (~20 mm long) were sampled from each origin (BHA, HAM, BP) in fall or spring and immediately stored at -80°C . Similarly, 15 adults were sampled from each of the 12 stock-site combinations at the end of the experiment. Individual morphometric parameters (length, width and total weight) were measured, then frozen total tissues of three randomly pooled individuals were grinded into a fine powder as already described. The homogenate was subdivided into three weighted sub-samples, with one used commonly for protein and glycogen, the other for lipids and the last for dry mass (72 hours at 70°C) analyses.

Protein and glycogen contents (mg per gram of dry tissue) were assayed by spectrophotometry using a SpectraMax 190 microplate reader (Molecular Device LLC., San Jose, CA, USA). Protein concentrations were measured by the Bio-Rad protein assay based on the colorimetric method of Bradford (1976) using acidic dye reagent (Protein Assay Kit, Bio-Rad, Hercules, CA, USA) and reading at 595 nm. Glucose and glycogen concentrations were analyzed by following the amyloglucosidase digestion method of Carr and Neff (1984), using hexokinase (Glucose HK assay kit, Sigma-Aldrich Co. LLC, Saint-Louis, MO, USA) for quantitative enzymatic determination of glucose.

Lipids were extracted using dichloromethane/methanol (2/1, v/v) and following the modified Folch et al. (1957) procedure and lipid classes separated and determined as described by Parrish (1987; 1999), through a thin-layer chromatography Iatroscan Mark-VI (Iatron Laboratories Inc., Tokyo, Japan) using silica gel-coated S-V chromarods (Shell-USA, Fredericksburg, VA, USA). The chromatograms were analyzed with the integration software Peak Simple version 3.29 (SRI instruments, Earl St.-Torrance, CA, USA) and each detected class – wax and sterol esters (SE-WE), ketones (KET), triacylglycerols (TAG), free fatty acids (FFA), alcohols (ALC), sterols (ST), acetone mobile polar lipids (AMPL), and total phospholipids (PL) – were quantified using calibration curves obtained from scans of lipid class standards (Sigma-Aldrich Co. LLC, Saint-Louis, MO, USA; Parrish, 1987; 1999). Total

lipid content (mg per gram of dry tissue) represented the sum of all lipid classes' concentration (Parrish 2013).

Finally, protein (C.prot), glycogen (C.glyc) and lipid (C.lip) concentrations were used to determine the total energy content E (4), representing the overall energy (kJ per gram of dry tissue) contained in the various organic compounds of sampled mussels, using the conversion factor of Gnaiger (1983):

$$E = (24.0 * C.prot) + (17.5 * C.glyc) + (39.5 * C.lip) / 1000 \quad (4)$$

2.5.4 Temperature and trophic parameters

At each sampling date, temperature and trophic parameters were measured in each grow-out site, as described in Guillou et al. (2020). Seawater samples dedicated for planktonic group composition were analyzed using an Epics Altra flow cytometer (Beckman Coulter Inc., Fullerton, CA, USA) as described in Belzile et al. (2008) and Tremblay et al. (2009) for the enumeration of the relative pico (0.2–2 μm) and nano (2–20 μm) eukaryotes and cyanobacteria as well as total heterotrophic bacteria.

2.5.5 Statistical analysis

A series of one-way analyses of variance (ANOVAs) were performed to study the effect of spat origins (three fixed levels, BHA, HAM and BP) on gene expression of stocks collected in fall 2015. Another series of one-way ANOVAs was used to investigate the effect of spat origins (three fixed levels) on size and energetic status, i.e. protein, glycogen, lipid and total energy contents, as well as for lipid class contents (TAG, ST, AMPL and PL), for each season of spat recovery. ANOVAs were conducted separately for fall and spring seasons since both spat groups were not independent, as they came from the same spawning events. At the end of the two-year production cycle, a series of two-way ANOVAs was completed

to test the effects of stocks farmed (six fixed levels, as already described) and grow-out sites (two fixed levels, HAM and BP) on productivity variables, i.e. survival rates at harvest, summer and winter growth rates, condition index at harvest and energetic status, i.e. protein, glycogen, lipids, total energy, and lipid class contents. Normality and homoscedasticity were tested with Kolmogorov-Smirnov and Levene tests, respectively, and data were log transformed when assumptions were not validated, except for percentage data, which were arcsine square root transformed (Sokal and Rohlf, 1995). When significance occurred, Tukey HSD *post-hoc* tests were conducted to determine pairwise differences.

A series of forward stepwise multiple regression models was computed to explain the contribution of temperature and trophic variables (six parameters, 13 dates) on variation of summer growth (six dates) and mortality (six dates) rates within each stock-site (12 combinations) cultured. Orthogonality among independent variables and their collinearity with dependent variables were measured using variance inflation factors (VIFs). Parameters selected in our regression models were all significant. The R software v. 4.0.3 (R Development Core Team, 2020) was used for statistical analyses, with a significant threshold of $\alpha = 0.05$.

2.6 RESULTS

2.6.1 Initial conditions of spat stocks

Relatively to the control stock (BHA), the stock origin of the spat collected in fall affected the gene expression, except for the actin protein (Actin) (Figure 18). Globally, the levels expressed for ATP synthase (AS-b), superoxide dismutase (SOD), heat shock protein 70 (HSP70) and catalase (CAT) always exhibited the lowest value in mussels coming from the offshore BP stock. Specifically, the metabolic activity associated with AS-b gene expression was 2.9 times higher on spat recovered in HAM than those from BP ($F_{(2, 33)} = 2.83$; $p = 0.001$) but without any differences relatively to BHA, like for the

oxidative stress response related by SOD gene expression, showing values 3.8 times higher in HAM than in BP ($F_{(2,33)} = 3.85$; $p = 0.032$). For the other gene involved in antioxidant defences (CAT), the only difference observed was between BHA and BP stocks showing values 4.4 times higher in the control stock ($F_{(2,33)} = 5.37$; $p = 0.009$). A similar trend was observed for cellular stress response related to as HSP70 with values 1.8 times higher for spat from BHA comparatively to BP ($F_{(2,33)} = 5.04$; $p = 0.012$).

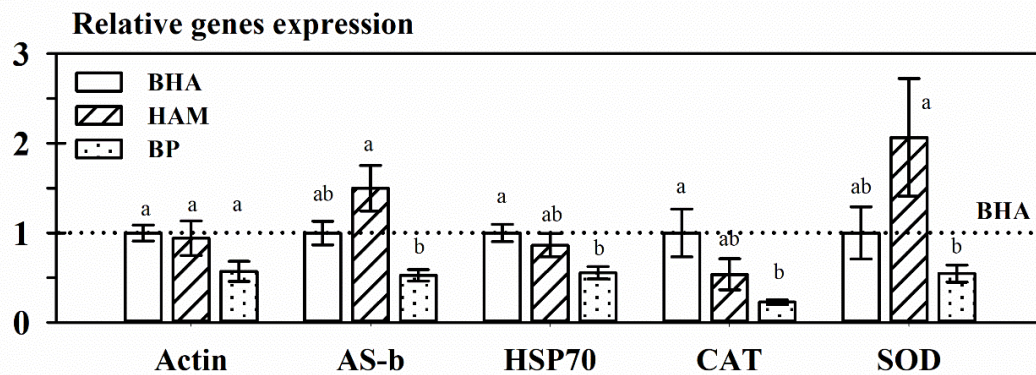


Figure 18. Relative expression of five genes in mussels from three spat stocks collected traditionally on artificial collectors (November 2015) in the Îles-de-la-Madeleine. The dotted horizontal line indicated the relative gene expression in the reference group (BHA). Data are Mean \pm SE; $n = 12$ spat. BHA, HAM, and BP = spat origin. Actin = Actin protein. AS-b = ATP synthase beta subunit. HSP70 = Heat shock protein 70. CAT = Catalase. SOD = Superoxide dismutase. For each gene, letters indicate differences ($p < 0.05$) among stocks

The other characterization of spat condition was realized in all six stocks (Table 6). The size of spat was always higher in BHA than in HAM or BP, for both seasons (fall: $F_{(2, 42)} = 28.78$; $p < 0.001$ and spring: $F_{(2, 42)} = 16.65$; $p < 0.001$), with BP stock showing a lower size in the fall only. Differences of energetic status between stocks' origins, only occurred in the fall for protein, glycogen, lipid, total energy and triacylglycerol (TAG) contents, with lower values in spat originating from BHA. For lipid classes, only TAG,

Table 6. Initial conditions of mussel spat stocks collected in November (Fall 2015) and the following May (Spring 2016). Data are Mean \pm SE; n = 15 spat for the size, and n = 5 pooled groups of 3 spat for the energetic reserves. BHA, HAM, and BP = spat origin. TAG = Triacylglycerols. ST = Cholesterols. AMPL = Acetone mobil polar lipids. PL = Phospholipids. Results (p-value) of one-way ANOVAs are presented. Bold results indicate significant effect and letters indicate significant differences ($p < 0.05$) among stocks, within each season of spat recovery

	FALL 2015				SPRING 2016			
	BHA	HAM	BP	<i>p-value</i>	BHA	HAM	BP	<i>p-value</i>
Size (mm)	31.5 \pm 0.9 ^a	27.0 \pm 0.6 ^b	23.0 \pm 0.4 ^c	< 0.001	40.1 \pm 0.9 ^a	34.4 \pm 0.7 ^b	34.3 \pm 0.6 ^b	< 0.001
Protein content (mg.g⁻¹)	31.2 \pm 0.9 ^b	36.0 \pm 1.1 ^a	32.9 \pm 1.4 ^{ab}	0.031	34.8 \pm 1.3	31.9 \pm 1.7	30.1 \pm 2.0	0.176
Glycogen content (mg.g⁻¹)	16.4 \pm 1.0 ^b	21.9 \pm 1.4 ^a	20.9 \pm 1.4 ^a	0.016	20.7 \pm 0.6	20.8 \pm 1.2	19.8 \pm 1.7	0.822
Lipid content (mg.g⁻¹)	50.5 \pm 4.0 ^b	63.6 \pm 2.3 ^{ab}	76.8 \pm 7.0 ^a	0.008	73.0 \pm 10.6	72.7 \pm 6.4	94.2 \pm 4.4	0.111
Total energy content (kJ.g⁻¹)	3.1 \pm 0.2 ^b	3.7 \pm 0.1 ^{ab}	4.2 \pm 0.3 ^a	0.008	4.1 \pm 0.5	4.0 \pm 0.3	4.8 \pm 0.2	0.205
TAG content (mg.g⁻¹)	4.2 \pm 0.4 ^b	5.5 \pm 0.9 ^b	19.4 \pm 5.4 ^a	0.008	24.0 \pm 7.5	19.3 \pm 5.1	29.8 \pm 2.0	0.402
ST content (mg.g⁻¹)	4.3 \pm 0.2	4.6 \pm 0.3	5.3 \pm 0.6	0.226	4.3 \pm 0.8	4.5 \pm 0.5	4.7 \pm 0.2	0.908
AMPL content (mg.g⁻¹)	6.2 \pm 0.3	6.8 \pm 0.8	6.1 \pm 0.3	0.634	5.0 \pm 0.5	4.7 \pm 0.4	4.4 \pm 0.1	0.548
PL content (mg.g⁻¹)	20.1 \pm 1.5	24.2 \pm 1.0	19.5 \pm 2.8	0.210	22.3 \pm 3.3	24.6 \pm 1.4	22.2 \pm 1.6	0.691

phospholipids (PL), sterols (ST) and acetone-mobile polar lipids (AMPL) were presented (Table 6), as they represented around 70 % of the whole lipid content. TAG content was significantly higher in offshore spat (BP) when compared to both BHA and HAM stocks ($F_{(2,12)} = 7.29$; $p = 0.008$), with 4.6 and 3.5 higher values, respectively. This strong difference is reflected by those observed for total lipid content ($F_{(2,12)} = 7.54$; $p = 0.008$) and total energy content ($F_{(2,12)} = 7.32$; $p = 0.008$).

2.6.2 Energetic status at harvest

The two-way ANOVAs showed stock \times site interaction effects on protein ($F_{(5,48)} = 3.12$; $p = 0.016$), glycogen ($F_{(5,48)} = 4.02$; $p = 0.004$) and lipids ($F_{(5,40)} = 2.61$; $p = 0.039$) concentration, as for the total energy ($F_{(5,40)} = 2.63$; $p = 0.038$) contents of mussels at the end of the experiment (Figure 19a, b, c, d). Generally, we observed a trend with higher values in mussel stocks cultivated in the offshore site (BP), but differences were not observed for all stocks compared. The majority of stocks showed a glycogen content weaker in lagoon than in offshore (mean of all stocks of 5.7 ± 0.7 and 9.5 ± 0.4 mg g⁻¹, respectively), especially because of the different contents in lagoon site (HAM) between spat stocks collected in fall (4.3 ± 0.4 mg g⁻¹) and those collected in spring (7.2 ± 0.8 mg g⁻¹) (Figure 19b). In each case, protein, glycogen and lipid contents of the control stock "BHA-F" were higher in BP than in HAM. The trend of higher values in offshore (BP) cultivated mussels was stronger for TAG concentration, showing a systematic cultivated site effect ($F_{(1,40)} = 23.33$; $p < 0.001$). TAG represented near 50 % of total lipids and showed content values around 50 % higher in adult mussels cultivated offshore (Figure 19e). For other lipid classes, analysis showed stock \times site interaction effects on ST ($F_{(5,40)} = 4.27$; $p = 0.003$) (Figure 19f), AMPL ($F_{(5,40)} = 4.03$; $p = 0.005$) (Figure 19g), and PL ($F_{(5,40)} = 17.74$; $p = 0.003$) (Figure 19h) contents, without a clear pattern, except for AMPL where the value seemed generally higher in mussels cultivated in nearshore sites (HAM).

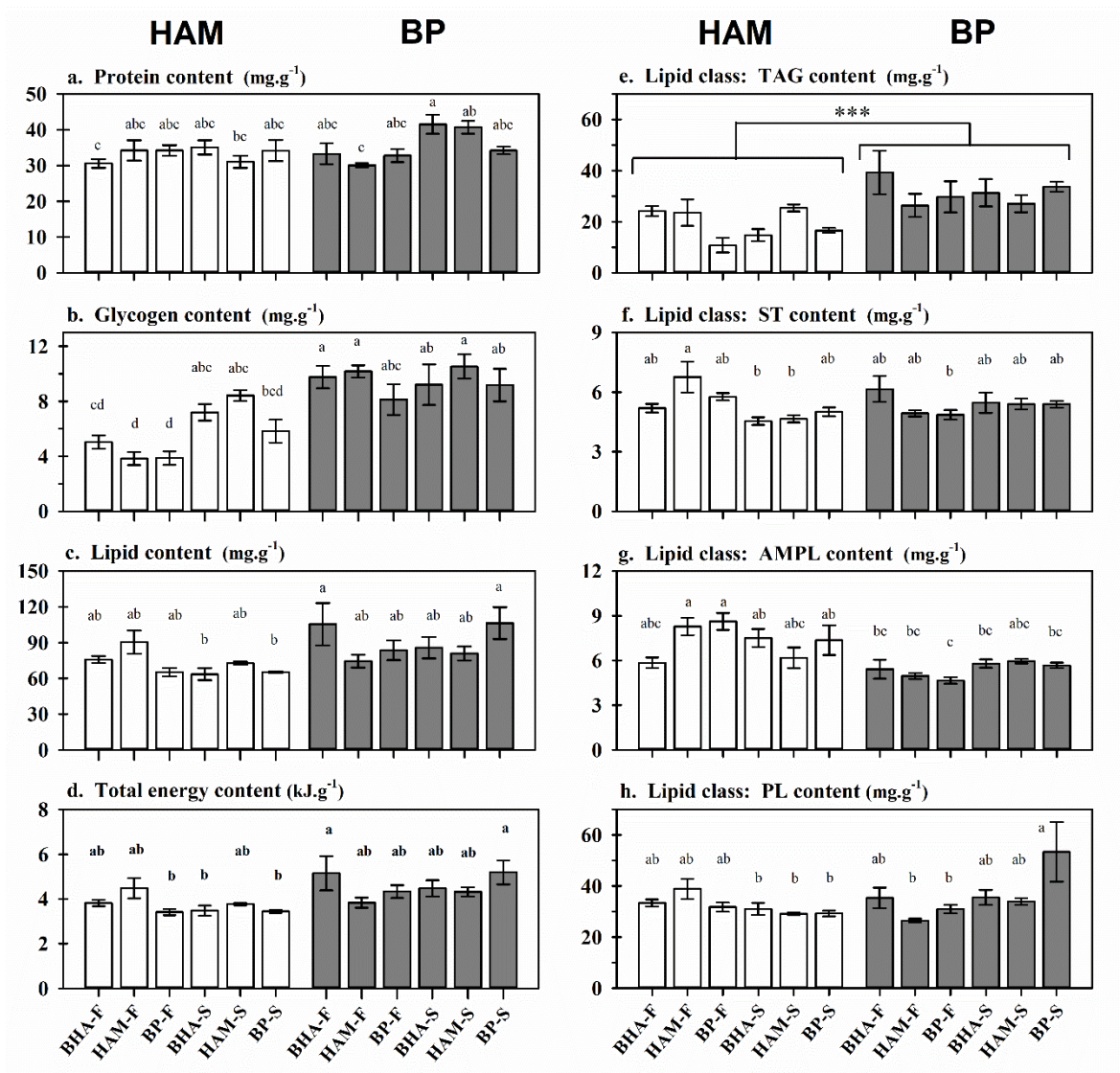


Figure 19. Energetic status in mussels from the six spat stocks grown in suspended cages and harvested after a two-year production cycle at the nearshore HAM (white bars) and offshore BP (gray bars) grow-out sites (a) Protein, (b) glycogen, (c) lipid, (d) overall energy contents, and major lipid class profiles of stocks: (e) TAG, (f) ST, (g) AMPL, and (h) PL contents. Data are Mean \pm SE; n = 3 to 5 pooled groups of 3 mussels. BHA, HAM, and BP = spat origin. F and S = fall and spring spat collector recovery. TAG = Triacylglycerols. ST = Cholesterols. AMPL = Acetone mobil polar lipids. PL = Phospholipids. Letters indicate significant differences ($p < 0.05$) among stocks-site combinations. Asterisk represents a highly significant ($p < 0.001$) site effect

2.6.3 Productivity performances in cage

At the end of the two-year production cycle, stock \times site interactions ($p < 0.001$) were observed for every parameter, i.e. survival ($F_{(5,24)} = 7.85$), growth ($F_{(5,24)} = 23.81$) and condition index ($F_{(5,24)} = 6.31$), thus characterizing the productivity performances of each monitored combination (Figure 20). The BHA stocks were the only to exhibit elevated survival rates $\geq 90\%$ at the end of the experiment, whatever the season of spat recovery (Fall or Spring) or the grow-out site (HAM or BP) (Figure 20a). The HAM-Fall and BP-Fall were the two other stocks that reveal a similar survival performance when cultivated in the offshore BP site, whereas they exhibited 55 - 68 % survival rates in the nearshore HAM site. The HAM-Spring and BP-Spring were the less performant stocks for survival in both growing sites, with still superior values in BP than in HAM (78 vs 59 % and 61 vs 41 %, respectively). Mortality events appeared mostly between June and September, which represented 78 % (HAM) and 73 % (BP) of the total mortality experienced by mussels during their grow-out. The overall mean growth rates (Figure 20b) suggested that the offshore grow-out site (BP) was the most advantageous site for growth during the summer period, with an increase of 27 % in the overall rate in BP ($103.6 \pm 4.3 \mu\text{m d}^{-1}$) compared to HAM ($81.6 \pm 6.6 \mu\text{m d}^{-1}$). Spat stocks exhibited higher summer growth rates in BP, but the BHA-Fall stock (control) demonstrated similar performance whatever the growing site. In the offshore site (BP), the BHA stocks (Fall and Spring) showed the lowest growth rates, with a difference of about $10 \mu\text{m d}^{-1}$ when compared to the others. Conversely, in the nearshore site (HAM) the control stock exhibited the highest growth rates with two other stocks (HAM-Fall and HAM-Spring), reaching values $> 88 \mu\text{m d}^{-1}$ against $< 75 \mu\text{m d}^{-1}$ for the others. The growth rate classically decreased in the winter period (Figure 20b), by a factor of 2.3 in nearshore and 5.6 in offshore, suggesting that HAM was the most profitable site for overwintering, with a lower global average rate in BP than in HAM (18.4 ± 3.6 vs $35.1 \pm 1.2 \mu\text{m d}^{-1}$). Differential growth rates between stocks occurred only in the offshore cultivated site (BP), and specifically for endemic stocks (both BP-Fall and BP-Spring), which exhibited twice higher growth rates in the winter, when compared to other stocks. The condition indexes (CI) assessed at the harvest period (May) showed slight differences between stocks in nearshore site but not in offshore

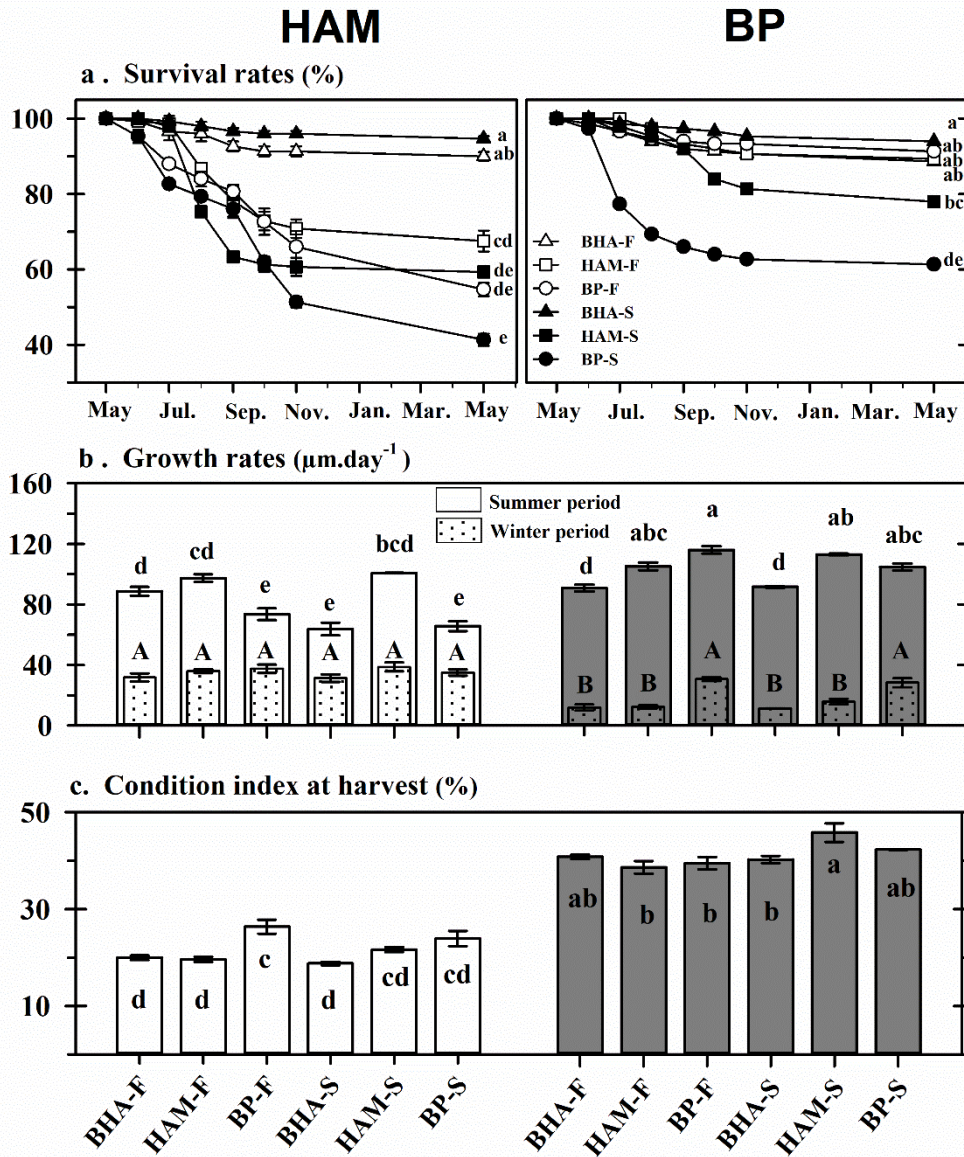


Figure 20. Performance of the six spat stocks harvested after a two-year production cycle in the nearshore HAM (left side) and offshore BP (right side) sites (a) 12 months monitoring of survival rates of spat collected in fall (empty symbols) and spring (solid symbols), (b) growth rates assessment during the summer (plain bars) and winter (stippled bars) periods, and (c) condition indexes at harvest time. Data are Mean \pm SE; $n = 3$ cages of 50 mussels for survival and growth rate, and $n = 35$ mussels for condition index. BHA, HAM, and BP = spat origins. BHA, Bassin du Havre-Aubert; HAM, Havre-aux-Maisons; BP, Baie de Plaisance. F and S = fall and spring seasons for spat collector recovery. Letters indicate significant differences ($p < 0.05$) among stocks-site combinations, and capital forms distinguish two series of analysis

site (Figure 20c). However, the main trend revealed that overall mean CI was two times higher in BP than in HAM (41 ± 1 vs 22 ± 1 %).

2.6.4 Performances and environmental conditions

As described in the results from the companion paper (Guillou et al., 2020 for details), the nearshore HAM and offshore BP sites showed strong differences in their environmental conditions from May to November 2016 (year 3 of the study). The seawater never reached 19 °C in BP but exceeded 20 °C for 26 days in HAM, including two heat waves of 294 hours (from July 27th to August 08th) and 60 hours (August 21st – 23rd) consecutively above 20 °C, and a maximal value of 22.3 °C. A similar trend was observed with trophic variables, as particulate organic matter (POM), chlorophyll-a, phytoplanktonic pico and nano-eukaryotes, and bacteria (including cyanobacteria) concentrations were 3 to 10 times higher in the nearshore site (HAM).

The regression models performed with summer growth rates showed different trends between nearshore and offshore sites (Table 7a). In HAM grow-out site, contributing factors were trophic parameters, explaining from 44 to 92 % of growth variability between stocks origin. Concerning BHA stocks (Fall or Spring), the summer growth rate was mainly related by total heterotrophic bacteria and pico-cyanobacteria. For the other stocks, eukaryotes (pico and nano) concentration highly influenced the growth rate, with contributions ranging from 44 (BP-Spring) to 86 % (HAM-Spring). Pico-eukaryotes alone explained 62 - 68 % of summer growth rate variability of HAM stocks (Fall and Spring). In the offshore site (BP), contributing factors explained from 62 to 95 % of the summer growth rates variation, depending on the stocks, but did not necessarily relate with trophic variables. Except for the control stock (BHA-Fall), the thermal factor was always related to the growth rate variation of spat stocks in BP (contribution from 8 to 35 %), even being the most influent parameter for the BHA-Spring stock. In terms of trophic parameter, pico-cyanobacteria and eukaryotes (pico and nano) were the main contributing factors for mussel spat summer growth rates.

Table 7. Results of the forward stepwise multiple regression analyses performed to explain the contribution of six variables (13 dates, n = per date) on the variation of summer growth and mortality rates in HAM and BP sites (a) Summer growth rates, and (b) summer mortality rates (6 dates; n = 3 per date) of the six spat stocks cultivated in HAM and BP grow-out sites. BHA, HAM, and BP = spat origins. BHA, Bassin du Havre-Aubert; HAM, Havre-aux-Maisons; BP, Baie de Plaisance. Fall and Spring = seasons of spat recovery. Tempera = Temperature; picoCyano = Pico-cyanobacteria; nanoCyano = Nano-cyanobacteria; picoEuka = Pico-eukaryotes; nanoEuka = Nano-eukaryotes, totalBacto = Total heterotrophic bacteria

SITE	STOCK	Variable contribution (partial R ²)	p-value	R ²	adj.R ²	intercept	slope	resid.SE
a) GROWTH RATES								
HAM	<i>BHA.Fall</i>	total.Bacto (32.9%) + nano.Cyano (15.4%) + pico.Cyano (12.7%)	0.004	0.60	0.53	-1158	84.0	25.3
	<i>HAM.Fall</i>	pico.Euka (61.7%) + nano.Euka (23.6%) + total.Bacto (6.9%)	< 0.001	0.92	0.90	-395	37.7	9.6
	<i>BP.Fall</i>	nano.Euka (39.8%) + nano.Cyano (27.1%) + pico.Euka (18.1%) + total.Bacto (5.4%)	< 0.001	0.90	0.87	-1372	94.3	17.1
	<i>BHA.Spring</i>	total.Bacto (41.6%) + pico.Cyano (26.0%)	< 0.001	0.68	0.63	-490	29.9	14.8
	<i>HAM.Spring</i>	pico.Euka (67.6%) + nano.Euka (18.6%) + total.Bacto (1.1%)	< 0.001	0.87	0.84	-1034	78.5	16.1
	<i>BP.Spring</i>	pico.Euka (44.0%)	0.003	0.44	0.41	-212	25.7	23.6
BP	<i>BHA.Fall</i>	nano.Cyano (72.5%)	< 0.001	0.73	0.71	-9.4	138.8	8.8
	<i>HAM.Fall</i>	pico.Cyano (60.6%) + Tempera (18.4%) + pico.Euka (8.9%) + nano.Cyano (3.8%) + total.Bacto (2.7%)	< 0.001	0.94	0.92	-413.7	110.7	5.4
	<i>BP.Fall</i>	pico.Cyano (53.8%) + Tempera (8.1%)	< 0.001	0.62	0.57	-15.1	93.6	14.9
	<i>BHA.Spring</i>	Tempera (35.3%) + pico.Euka (28.4%) + nano.Cyano (13.5%) + pico.Cyano (8.0%) + total.Bacto (2.1%)	< 0.001	0.87	0.82	-555.2	77.1	7.5
	<i>HAM.Spring</i>	pico.Cyano (35.5%) + nano.Euka (23.9%) + Tempera (22.2%) + total.Bacto (8.3%)	< 0.001	0.90	0.87	-758.1	167.7	7.5
	<i>BP.Spring</i>	nano.Euka (74.5%) + Tempera (11.7%) + pico.Cyano (4.9%)	< 0.001	0.91	0.89	-570.4	137.8	10.7
b) MORTALITY RATES								
HAM	<i>BHA.Fall</i>	total.Bacto (58.5%)	< 0.001	0.59	0.56	-0.372	0.03	0.01
	<i>HAM.Fall</i>	pico.Cyano (33.4%)	0.019	0.33	0.29	-0.157	0.02	0.04
	<i>BP.Fall</i>	total.Bacto (31.6%)	0.023	0.32	0.27	0.863	-0.05	0.04
	<i>BHA.Spring</i>	pico.Cyano (27.8%)	0.025	0.28	0.23	-0.035	0.01	0.01
	<i>HAM.Spring</i>	pico.Cyano (55.9%)	< 0.001	0.56	0.53	-0.426	0.05	0.05
	<i>BP.Spring</i>	total.Bacto (36.3%) + nano.Euka (16.5%) + Tempera (15.9%)	< 0.001	0.69	0.62	3.093	-0.06	0.05

The regression models computed on summer mortality rates provided results only for stocks cultivated in HAM site (Table 7b), as the weak variation observed in monthly mortality of the majority of stocks cultured in BP site implied no significant patterns with thermal and trophic parameters. Except for the BP-Spring stock, for which three factors were identified (including temperature), the variation of spat stocks summer survival in HAM was explained (from 28 to 59 %) by only one factor for every other stock, i.e. pico-cyanobacteria for HAM (Fall and Spring) and BHA-Spring, and total heterotrophic bacteria for BHA-Fall and BP-Fall.

2.7 DISCUSSION

Performances of mussel stocks observed at microgeographical scale by Myrand and Gaudreault (1995) were not modified by large stock transfers induced by mussel farming practices for 25 years. Thus, despite the yearly transfer of spat originating from BHA in cultivated nearshore HAM and offshore BP sites, the higher performance this stock is maintained since the first observation noted in 1995, particularly during summer conditions. Like in many mussels spat transfer studies (e.g. Dickie et al., 1984; Mallet and Carver, 1989; Stirling and Okumuş, 1994; Penney et al., 2006), we observed survival performance influenced by stock-related variability comparatively to growth performance mostly influenced by site-related environmental variability. However, survival appeared to be dependent on summer environmental conditions, especially in case of stressful conditions. Higher growth performance was observed for all stocks in offshore (open sea) comparatively to nearshore (lagoon) grow-out sites. The farming conditions in the lagoon site imposed specific metabolic requirements for mussels and impacted their energetic reserves and reproduction features, as generally observed with lower energetic lipid and glycogen contents for several stocks at the end of the experiment. This higher metabolic demand in nearshore site affected both survival and growth performances as well as their commercial productivity (Guillou et al., 2020). The better performance of BHA stocks is maintained for more than two decades and appeared to be more related to the juvenile stage than to the adult physiological and growth performances.

2.7.1 Productivity performances

Survival rates assessed in the nearshore site confirmed that BHA spat remains the highest-performing stock for commercial supply. Following first observation by Myrand and Gaudreault (1995), several studies demonstrated that the higher survival of BHA stocks in stressful conditions was related to some genetic characteristics, providing lower metabolic needs and more energy available to resist to summer mortality, in turn related to reproductive investment and high temperature (Tremblay et al., 1998a; 1998b; 1998c; 1998d; Myrand et al., 2000; 2002; 2009a; 2009b). The genomic results obtained in this study seemed to confirm the potential genetic differentiation of BHA stocks. The gene expression of mussels at the moment of spat collection in the fall, when the environmental conditions between sites were similar (Guillou et al., 2020), showed higher expression levels for catalase and heat-shock protein (HSP70), respectively traducing higher potential in antioxidant defences and cellular stress response. That could explain why BHA spat could be more adapted to survive in thermal stressful condition, like observed in summer, and particularly in the nearshore lagoon site. Indeed, the antioxidant defence is a very important mechanism, protecting the cell from oxidative damage by reactive oxygen species (ROS), mostly produced during the high metabolism demand related to heat stress in bivalves (Samain et al., 2007; Rahman et al., 2019). The synthesis of HSP70 is a major mechanism of stress tolerance, considerably contributing to the cellular energy demand (Chapple et al., 1998; Brokordt et al., 2015). Thus, BHA stocks with lower metabolic demand (Myrand et al., 2002) could have more energy to invest in HSP production during thermal stress condition. In addition, the BHA spat collected in fall also showed higher size, but to the detriment of the triacylglycerol (TAG) energetic lipid class, the total lipid content and the total available energy. However, this lower energetic status at the moment of the transfer from the original location of spat to the grow-out sites had no impact on survival rates of this stock, as the total mortality observed one year later was one of the lower, and never exceeded 10 %.

As reported in the companion paper (Guillou et al., 2020), the offshore site (BP) brought better thermal conditions but lesser food availability than the nearshore site (HAM) during summer. This could highlight the effect of site-related environmental conditions on survival variability, and explain why two non-performant stocks (HAM-Fall and BP-Fall) in the nearshore site appeared to be performant in the offshore site. In addition, all spat stocks originating from HAM and BP improved over 20 % of their final survival rates when cultivated in the offshore site. The timing of mortality events indicated that this phenomenon was related to summer environmental conditions. Nutritive stress has been demonstrated to be more involved in trade-offs related to metabolism and growth capacity (Gabbott and Bayne, 1973; Bayne, 2004), but thermal stress is mostly associated with energy investment trade-off for reproduction and resistance to mortality (Petes et al., 2008).

Energetic trade-offs in suitable environment induced differential kinetic of gametogenesis and delayed spawn in order to maintain available energy to survive to the maximum temperature period (Myrand et al., 2000; Fearman and Moltshaniwskyj, 2010; Séguin-Heine et al., 2014; Guillou et al., 2020). In the nearshore site (HAM), stressful thermal conditions occur synchronously with the energetically depleted state of mussels induced by spawning, thus potentially generate massive mortality events (Tremblay et al., 1998d; Myrand et al., 2000). This pattern does not seem to occur in the offshore BP site, stimulating higher survival rates and condition indexes, as reflected by a better commercial performance (Guillou et al., 2020). Surprisingly, the regression models did not support the importance of temperature to explain the mortality variation in the nearshore site, excepted for BP-spring stock, which appeared to be less performant stock in both sites. That could be related to the non-linear response and the presence of a threshold response.

Many studies demonstrated that a thermal threshold over 20 °C was associated with stressful conditions on larval development, recruitment, metabolism, growth, and survival of *M. edulis* (Widdows, 1973; Incze et al., 1980; Myrand et al., 2000; Rayssac et al., 2010; Hiebenthal et al., 2013; Cottrell et al., 2016; Clements et al., 2018). Hiebenthal et al. (2013) experimentally demonstrated that mussels cultivated at 7.5, 10, 16 and 20 °C did not

significantly increase their mortality rate (< 5 %), whereas a culture at 25 °C impacted survival by 25 %. More recently, Lenz et al. (2018) demonstrated that *M. edulis* individuals exposed 28 days at 28 °C reached a > 80 % mortality rate, and then stabilized their survival when placed in non-stressed conditions. During the experiment (2016), the water temperature in the HAM lagoon exceeded 20 °C for 26 days (including two heat waves), with a maximum of 22.3 °C in early–August. According to studies cited above, we could expect that successive heat waves in lagoons could seriously impact survival trends of farmed mussels. Nevertheless, an outreaching of thermal threshold cannot alone explain the mortality levels of a specific stock, as the thermal tolerance of mussel is depending on individual physiological plasticity (Buckley et al., 2001; Anestis et al., 2007; Jones et al., 2009; Lenz et al., 2018), but also on interannual, -seasonal and -site variabilities (Jones et al., 2009; Hiebenthal et al., 2013, Lenz et al., 2018; Guillou et al., 2020). Furthermore, the regression models performed in this study clearly demonstrated that the presence of bacteria and cyanobacteria directly contribute to the summer mortality. These microscopic organisms have been demonstrated to be ingested by bivalves, but the relative capture efficiency is low and their fatty acids composition does not meet the nutritive requirements of mussels (Langdon and Newell 1990, Martin-Creuzburg and von Elert, 2009; Rosa et al., 2018). Despite the potential source of carbon and nitrogen for bivalves, bacteria alone seem to be an inadequate diet for bivalves (Nevejan et al., 2018). Some bacteria species are also pathogenic to aquatic animals and could be associated with mortality events leading to economic losses for shellfish industry (Polsenaere et al., 2017, Richard et al., 2021).

The present study showed some growth difference patterns between stocks cultivated in both sites, conversely to Myrand and Gaudreault (1995) who detected no growth differences between stocks cultured in various nearshore grow-out sites of the Îles-de-la-Madeleine. The summer growth rates recorded in the nearshore HAM site highlighted the performance of the control (BHA-Fall) and native (HAM-Fall and HAM-Spring) stocks, thus supporting the higher commercial productivity of these three stocks described in the companion study (Guillou et al., 2020). As mentioned earlier, the performance of a stock can be affected by concomitant periods of mussel spawning and maximum temperature. The

already demonstrated lower basal metabolism and genetic characteristics of BHA-Fall stock could stimulate a better energy allocation in growth when compared to any other local stock (Tremblay et al., 1998b; Myrand et al., 2009a). In addition, growth was also largely impacted by cultivation site, as the rate was globally improved by 27 % for the six stocks studied when cultivated in the offshore. That corroborates previous statements about the control of *M. edulis* growth by environmental factors of the cultivated site (e.g. Dickie et al., 1984; Mallet and Carver, 1989; Stirling and Okumuş, 1994), and particularly temperature and food availability (see for review Seed, 1976; Seed and Suchanek, 1992; Gosling, 2015d). Previous studies reported that culture depth, similar to the depth used in this study, induces no measurable effect on the growth rate (Mallet and Carver, 1991; Karayücel and Karayücel, 2000) but could affect the food supply concentrations (Page and Hubbard, 1987).

Despite the lower food availability reported in the offshore BP site, we suggest that the local summer temperature, at the permanent optimal level below 20 °C, enhanced clearance rate and absorption efficiency, and thereby the condition index and the growth of *M. edulis* (see Zippay and Helmuth, 2012 for review). Remarkably, stocks with lower survival and growth performances in the nearshore HAM site exhibited the best growth rates, even better than the control BHA stock, when cultivated in the non-stressful offshore BP site. These observations contradict other mussel transfer studies (Mallet et al., 1987a; Stirling and Okumuş, 1994), which support that stocks performing in unfavourable conditions (e.g. BHA-Fall) should be even more performant in favourable conditions due to their tolerance to a wider range of environmental variables.

The regression models conducted on summer growth rates confirmed that trophic supplies substantially influenced the shell length growth of each stock-site combination. Nevertheless, no explicit patterns allowed us to highlight the influence of a very specific trophic parameter, as the selected set of explanatory variables varies between stocks. The differential efficiency to retain particulate organic matter in the offshore site could explain why the BHA stocks underperform for growth but, without specific studies, this hypothesis remains speculative. In both sites, the high contribution of heterotrophic bacteria and

picophytoplankton on growth variability confirmed the statements of Sonier et al. (2016) in St. Peters Bay (southern Gulf of St. Lawrence), which demonstrated the selection capacity of small particles ($< 2\mu\text{m}$) by *M. edulis* supporting around 30 % of its growth. Such results emphasize the importance of small planktonic fractions for mussel farming, as already demonstrated for early-stages in one of the local coastal lagoons of the Îles-de-la-Madeleine (Toupoint et al., 2012a), that are characterized as oligotrophic with a bacterial-based food web (Trottet et al., 2007). For each stock cultivated in offshore, the temperature was a retained variable in regression models, suggesting that the absence of thermal stressful conditions stimulate optimal growth for mussels.

In winter period (November to May), growth rates sharply decreased in both sites. Temperature and trophic parameters were not monitored in winter due to the presence of drifting ice on the sea surface, but negative temperatures limit the production of phytoplankton blooms and mussel's growth (Penney et al., 2001). Trottet et al. (2007) suggested that sea ice provides habitat for algae in lagoons of the Îles-de-la-Madeleine, which could increase chlorophyll-a supply during ice melting in March. This nutrient supply could explain the difference observed in winter growth rates between nearshore and offshore sites. However, all stocks seem similarly adapted to this potential winter feeding, as no differences were observed between the six stocks in each growth-out site, excepted for native BP stocks cultivated in the offshore BP site. Further investigations are needed to understand if significant growth performances observed with HAM stocks in the nearshore HAM site during the summer period, or with BP stocks in the offshore BP site during the winter period, may be related to a local adaptation in their native environment, or conversely, to a countergradient variation of stock phenotypes in fluctuating environments (Conover and Schultz, 1995; Kawecki and Ebert, 2004; Sanford and Kelly, 2011; Blanquart et al., 2013; Hughes et al., 2016).

The condition index (CI) levels measured at the end of a two-year production cycle emphasize the offshore farming advantage for productivity. This index classically indicates a long-term differential energy expenditure into somatic / gonadal growth *versus* shell

growth (Crosby and Gale, 1990; Lesser et al., 2010). In accordance with previous studies conducted at the same sites (Bourque and Myrand, 2014; Séguin-Heine et al., 2014), the global CI is twice higher in spring for mussels farmed in the offshore BP site when compared to those cultivated in nearshore HAM site. Similarly, in Notre Dame Bay (Newfoundland, Canada), two studies observed lower CI in shallow water (5-20 m) than in deep water (15-60 m) in May-July period (Gallardi et al., 2017; Murray et al., 2019). Authors reported that mussels in open or deep seas had lighter shell but heavier soft tissues than those coming from lagoon or shallowed sites.

As for survival and growth patterns, we suggest that specific conditions in each site induced differential metabolic requirements and energetic allocation strategies. This energy could be more invested in protective tissues like byssus filaments and shell in order to face environmental conditions and intraspecific interactions (Ogilvie et al., 2004; Lachance et al., 2008; Babarro and Abad, 2013; Gallardi et al., 2017), or conversely, in soft tissues, like gametes (Bourque and Myrand, 2014; Séguin-Heine et al., 2014). It is well known that the mussel CI follows a seasonal pattern associated with the reproduction cycle and food supply availability (Gabbot and Bayne, 1973; Okumuş and Stirling, 1998; Murray et al., 2019). Spawning events in lagoons (Myrand et al., 2000; Lachance et al., 2008; Clements et al., 2018; Guillou et al., 2020) could be concomitant with mussel commercial harvest and therefore, could explain the differences of CI observed between sites.

2.7.2 Physiological conditions at the end of the experiment

The physiological conditions at the end of the experiment suggested that differences in energetic reserves are more site-related than stock-related. Despite the stock \times site interaction effects observed for each measured parameter, except for triacylglycerol (TAG) content, we observed slight statistical differences among stocks without a general trend, suggesting that differences were mostly related to interindividual variability. As susceptible mussels were probably dead and thus mostly discarded from cages after the two-year production cycle, the

results rather described the energetic conditions of survivors that were either the more resilient or performant individuals. Although the spat originating from BHA demonstrated the higher initial size and survival rate in cultivated sites, no energetic status advantage has been observed at the end of the experiment when compared to the other stocks, and thus whatever the season of spat collection or the grow-out site. The site effect was clearly illustrated by assessing the TAG concentration in mussel stocks, which was systematically higher in the offshore BP site than in the nearshore HAM site. TAG has been demonstrated to be the most important lipid class stored as energy reserves in mussels (Parrish, 1987; Pernet et al., 2004; 2007). Differences between sites could be related to different reproductive investment (Gabbott and Bayne, 1973; Gabbott, 1976; Okumuş and Stirling, 1998), which could be more important in nearshore sites characterized by higher temperature and higher food availability. Thus, lower summer reproductive investment in mussels from the offshore site could result in higher growth rate and higher TAG accumulation in the following autumn. This difference could also be related to the quantity and quality of the trophic resource in both sites (Soudant et al., 1999; Pernet et al., 2007; Trottet et al., 2007). Further studies are needed to confirm these suggestions, by monitoring the temporal energy storage-consumption cycle in mussels cultivated in the two contrasted environments.

Among the four presented major lipid classes, TAG and phospholipids (PL) represented together about 70-75 % of overall lipid content. Composed of fatty acids backbone, both classes are used for the membrane architecture and energy reserve function, respectively (Gadner and Riley, 1972; Parrish, 1987; 1999; Freitas et al., 2002). Sterols (ST) manage fatty acids into the membrane to maintain mobility and its structural integrity (Napolitano et al., 1992; Knauer and Southgate, 1999), and acetone mobile polar lipids (AMPL) include various lipid materials such as photosynthetic pigments, glycolipids and monoacylglycerols, that could be related, at least partially, to phytoplankton ingested (Tremblay et al., 2011). Lipid class profiles observed in spat and adults were consistent with previous studies reporting that PL and ST contents remain constant over the year, while TAG concentrations widely fluctuate (Freitas et al., 2002; Tremblay et al., 2011). The rising

temperature negatively affects the TAG content, which is consumed to support the rising metabolism activity (Napolitano et al., 1992; Freitas et al., 2002). ST are used to compensate for the effect of temperature on membrane structure, as their content may increase in membrane packing to reduce fluidity (Pernet et al., 2007). Further studies should be conducted to investigate if the PL composition varied with nearshore and offshore sites.

2.8 ACKNOWLEDGMENTS

This research was founded by the Innovamer program from the Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec (MAPAQ), the Accelerate program from MITACS (#IT04136), the Ressources Aquatiques Québec Research Network (Fonds de Recherche du Québec-Nature et Technologies, #2014-RS-171172) and the NSERC-Discovery Grant from Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada awarded to RT (#299100). We address special thanks to the technical staff of Merinov for their essential implication in fieldwork: Stéphanie Arnold, Jules Arseneau, Francine Aucoin, Denis Boudreau, Pascale Chevarie, Yvon Chevarie, François Gallien, Michelle Langford, Thierry Marcoux, Claude Poirier, Valérie Poirier. We are indebted to Michel Fournier (*Moules de Culture des Îles Inc.*), Carlo Eloquin (*Grande-Entrée Aquaculture Inc.*), Christian Vigneau (*La Moule du Large Inc.*) and Sylvain Vigneau (*Cultimer Inc.*), who kindly let us use their long lines or provided us with experimental seed stocks. We are particularly grateful to Jean-Bruno Nadalini (ISMER-UQAR) for his implication in physiological analysis, Charlotte Falaise (Université de Nantes), Renée Gagnée (ISMER-UQAR) and Bertrand Genard (*Les Laboratoires Iso-Biokem Inc.*) for their help in gene expression analysis. We would like to thank Laure Devine, Céline Audet and Franck Lagarde for their suggestions and comments on the text. Finally, we thank the anonymous reviewers for their comments and suggestions to improve the earlier version of the manuscript.

CHAPITRE 3
PRESSION SÉLECTIVE SUR LES STADES ONTOGÉNIQUES DE MOULES
BLEUES (*MYTILUS EDULIS*, L.)

Ce troisième article, intitulé "*Selective pressure on ontogenic stages of blue mussels (Mytilus edulis, L.)*", fut corédigé par moi-même, le professeur Réjean Tremblay, le chercheur Nicolas Toupoint, ainsi que mon collègue Thibault Androuin. Les résultats de ce chapitre seront soumis pour publication dans la revue *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, durant l'automne 2021. En tant que premier auteur, ma contribution pour ce travail fut l'essentiel de l'état de l'art, le développement de la méthodologie, la collecte et le traitement des données expérimentales, l'analyse statistique et l'interprétation des résultats, ainsi que la rédaction de l'article. Nicolas Toupoint, Réjean Tremblay et moi-même avons fourni l'idée originale et mis en place le protocole expérimental. Nicolas Toupoint a contribué à l'échantillonnage du matériel biologique dans le milieu naturel. Thibault Androuin a réalisé la caractérisation des contenus lipidiques en laboratoire et participé à la rédaction des parties relatives à ces analyses. Chacun des auteurs a contribué à la révision de l'article. Plusieurs éléments de cet article ont été présentés dans des communications orales, lors de conférences : au congrès annuel de l'*Association Aquacole du Canada (AAC)* à la ville de Québec (Canada) en mai 2018, au colloque annuel du regroupement *Ressources Aquatiques Québec (RAQ)*, à la ville de Québec (Canada) en novembre 2018 puis à Rimouski (Canada) en novembre 2019, mené en partenariat du *Forum Québécois en Sciences de la Mer*.

3.1 RÉSUMÉ

Nos travaux précédents ont confirmé le maintien des hauts niveaux de performances (survie, croissance et rendements commerciaux) pour un même stock de naissain de moules, prélevé dans le milieu naturel depuis plus de 25 ans et systématiquement transféré vers d'autres sites d'élevages, à une échelle microgéographique. L'objectif de cette étude était d'identifier les mécanismes de sélection permettant d'obtenir un naissain de qualité, selon une approche sous mésocosme. Nous avons examiné l'effet des températures maximales mesurées sur le terrain, sur différents stades ontogéniques de *Mytilus edulis*. Nos résultats ont permis de démontrer qu'aucune sélection thermique n'a eu d'effet sur le développement des stades péri-métamorphiques de la moule (< 1 mm), puisqu'aucun effet n'a été observé sur la croissance, la survie et la taille du prodissoconque II, dans des conditions où la température de l'eau suivait des variations naturelles. Cependant, nos résultats expérimentaux ont clairement indiqué l'existence d'une pression sélective induite par la température (24 °C pendant 85 heures) sur des moules juvéniles de taille comprise entre 4,5 et 7 mm, associée à une amélioration des performances de croissance des survivants. Par rapport au groupe témoin maintenu à 18 °C, nous avons observé une augmentation de la mortalité de 37 %, suggérant l'élimination des moules les plus sensibles et les moins performantes. Il est intéressant de constater que les individus sélectionnés ont amélioré leurs performances de croissance de coquille et de tissus, de 22 et 51 %, respectivement. Nos résultats soutiennent l'hypothèse selon laquelle la sélection thermique d'un stock de haute performance est taille-dépendante. La pression sélective exposée dans cette étude, associée aux travaux antérieurs ayant démontré des différences génétiques et physiologiques entre les stocks locaux, permet d'expliquer les mécanismes conduisant à la constance d'une production performante depuis plusieurs décennies.

3.2 SELECTIVE PRESSURE ON ONTOGENIC STAGES OF BLUE MUSSELS (*MYTILUS EDULIS*, L.)

Efflam Guillou ^a, Thibault Androuin ^a, Nicolas Toupoint ^{a,b}, Réjean Tremblay ^a

^a Institut des Sciences de la Mer de Rimouski (ISMER), Université du Québec à Rimouski (UQAR), 310 Allée des Ursulines, CP 3300, Rimouski, Québec, G5L 3A1, Canada

^b Merinov, Centre d'expertise en mariculture, 107-125 Chemin du Parc, Cap-aux-Meules, Québec, G4T 1B3, Canada

3.3 ABSTRACT

Our previous work confirmed that higher survival, growth and commercial performance of a mussel stock collected in the field were maintained over the last 25 years at a microgeographic scale, despite intensive transfers of its spat in each other local mussel sites. The objective of this study was to identify the selection mechanisms supporting quality of this stock, through a mesocosm approach. We examined the effect of the maximum seawater temperature measured in the field on different ontogenic stages of *Mytilus edulis*. We demonstrated that thermal selection did not impact the peri-metamorphic stage development of mussels (< 1 mm), as no effects were observed on growth, survival and prodissoconch II size, under natural thermal variations. However, our experimental results clearly indicated the existence of a thermal selective pressure (24 °C during 85 hours) on juvenile mussels whose size is between 4.5 and 7 mm, with enhanced growth performance of surviving individuals. When compared to the control group, we observed a 37 % mortality increase, suggesting the elimination of more sensitive and less performant mussels. Interestingly, selected individuals improved shell and tissue growth rates by 22 and 51 %, respectively. Our results support the hypothesis that thermal selection of highly performant stock is size dependent. The selective pressure demonstrated in this study, associated with previous work highlighting the physiological and genetic differences between local stocks, constitute the key mechanisms leading to such constant production performance over decades at a microgeographic scale.

Keywords: *Mytilus edulis*, post-larvae, survival, growth, mesocosm, selective pressure

3.4 INTRODUCTION

Shellfish farming accounts for 56.3 % of the world's marine and coastal aquaculture production (FAO, 2020a), with a performance mostly related to seawater temperature, salinity and food availability (Seed, 1976; Seed and Suchanek, 1992; Gosling, 2015b). Temperature is known to be a key factor linking biogeographic traits to physiological characteristics of poikilothermic organisms, as the limits of thermal tolerance determine all aspects of biological organization (e.g. gene expression, membrane fluidity, mitochondrial respiration, enzymatic reactions, tissue synthesis, stability and restoration of proteins) (Pörtner, 2002; Somero 2002; 2005; van der Have, 2002). Temperature thresholds for long-term growth and reproduction performances are much narrower than those for survival performance over acute (resistance) to chronic (tolerance) timescales (Hofmann and Todgham, 2010). Temperatures outside of the tolerance window reduce fitness and physiological stability, increasing the risk of mortality (Hoegh-Guldberg and Bruno, 2010). The degree of thermal tolerance for bivalves is species-specific and fluctuates between developmental stages, with larval stages showing narrower temperature range of tolerance than juveniles and adults (Rayssac et al., 2010; Zippay and Helmuth, 2012; Gosling, 2015b; Pörtner et al., 2017). The thermal window (maintaining aerobic metabolism) of blue mussel (*Mytilus edulis*, L. 1758) stages usually ranges from 5 to 20 °C, whereas the optimal temperature for growth is between 10 and 20 °C (Widdows, 1973; Incze et al., 1980; Almada-Villela et al., 1982; Stirling and Okumuş, 1994; Comeau et al., 2008; Hiebenthal et al., 2013). However, mussels annually exposed to higher temperature exhibit a thermal tolerance over 20 °C, such like in semi-closed coastal lagoons of Îles-de-la-Madeleine (Québec, Canada) (Tremblay et al., 1998a) or in Long Island Sound (New York, USA) (Thompson and Newell 1985). Many studies highlighted the effect of thermal stress on growth, survival, feeding activities, physiology and heartbeat of mussels (e.g. Bayne, 1972; 1976; Bayne et al., 1975; Pernet et al., 2007; Comeau et al., 2008; Zippay and Helmuth, 2012). Those effects would even be amplified with global climate change-related factors (Zippay and Helmuth, 2012; Gosling, 2015b; Steeves et al., 2018), disturbing the phenotypic plasticity of individuals or

modifying the position of thermal window by temperature adaptation (Hofmann and Todgham, 2010; Sanford and Kelly, 2011; Pernet and Browman, 2021), thus leading to future shifts in latitudinal distributions, as already demonstrated by Jones et al. (2009; 2010) for *Mytilus edulis*.

For more than 25 years, the mussel farming in the Îles-de-la-Madeleine archipelago (Gulf of St. Lawrence, Québec, Canada) exclusively relies on wild spat supply (juvenile mostly over 15 mm), conducted in the small lagoon of Bassin du Havre-Aubert (BHA) (Guillou et al., 2020). This management strategy was based on the demonstrated higher productivity of this mussels stock comparatively to every other collected elsewhere in this archipelago (< 65 km from BHA) (Myrand et al., 2009a; 2009b). Furthermore, the BHA stock showed lower sensitivity to summer mortality episodes, which occurs during the warmest period of summers (> 20 °C) (Myrand and Gaudreault, 1995; Tremblay et al., 1998a; 1998d; Myrand et al., 2000). The higher resistance of the BHA stock is related to its specific physiological and genetic features, providing a better resistance to stressful conditions by lower metabolic needs for maintenance (Tremblay et al., 1998a; 1998b; 1998c; 1998d; Myrand et al., 2000; 2002). Recent studies using reciprocal transplant experiments conducted in 2015 (Guillou et al., 2020; Chapitre 2) showed that the BHA stock displayed better commercial, survival, growth and reproduction performance patterns than any other local stocks. Moreover, mussels spat recovered on BHA collectors showed better initial size for further grow-out processing and higher gene expression level related to cellular stress response (Chapitre 2). To maintain performance disparity between stocks after 25 years of spat transfers, we hypothesized that higher BHA productivity should be maintained by a selective pressure targeting young ontogenic stages of mussels. BHA being characterized by earlier and longer seawater warming due to its small size and shallower depth (Bourque et al., 2014; Cyr et al., 2016), we suggest the presence of a selective thermal pressure hypothesis explaining the differential performance of mussels spat originating from different sites in the Îles-de-la-Madeleine archipelago. As mussels spat transferred are mostly over 15 mm, the potential selective pressure could be applied during peri-metamorphosis processes or later during their post-larval growth. Thus, we tested the

presence of a thermal selectivity on peri- (< 1 mm) and post-metamorphic (> 1 mm) mussels. We suggest that the selective pressure could be more effective around metamorphosis because of the sensitivity of this stage (Pechenick, 2006, Rayssac et al., 2010; Gosling, 2015b). To mimic mussels culture practises, as the performance of mussels stocks was observed on spat settled on artificial collectors (Sénéchal et al., 2008; Myrand et al., 2009a; 2009b; Guillou et al., 2020), we tested our hypothesis on spat sampled on similar collectors, followed by the use of controlled conditions in mesocosms. In addition to the determination of survival and growth, morphometric measurements (size of larval shell prodissoconch I and prodissoconch II) were used to assess the thermal effect on larval development and timing of the settlement and metamorphosis. Lipid content was also used as an indicator of spat physiological condition.

3.5 MATERIALS AND METHODS

Blue mussels used during these experiments were sampled from two sites, Bassin du Havre-Aubert (BHA) and Havre-aux-Maisons lagoons (HAM, Figure 21), from where spat were already demonstrated to be differentially performant in terms of survival, growth and on commercial sleeves in all cultured sites. Globally, this area is characterized by *M. edulis* population domination, as *M. trossulus* were observed at low prevalence around 3 % (Tremblay et al., 1998b; 1998c; Myrand et al., 2002). The BHA spat corresponded to potentially selected stock showing higher performance, while those originating from HAM represented the potential unselected stock (Guillou et al., 2020; Chapitre 2). Throughout two successive years, we monitored in mesocosm conditions the temperature effect on survival and growth (*i*) at peri-metamorphic (post-larvae) stage (individuals < 1 mm), and (*ii*) on three size classes of post-metamorphic (juvenile) mussels (individuals > 1 mm), both collected in the field from mid-June to mid-September 2017 and from mid-June to mid-July 2018, respectively.

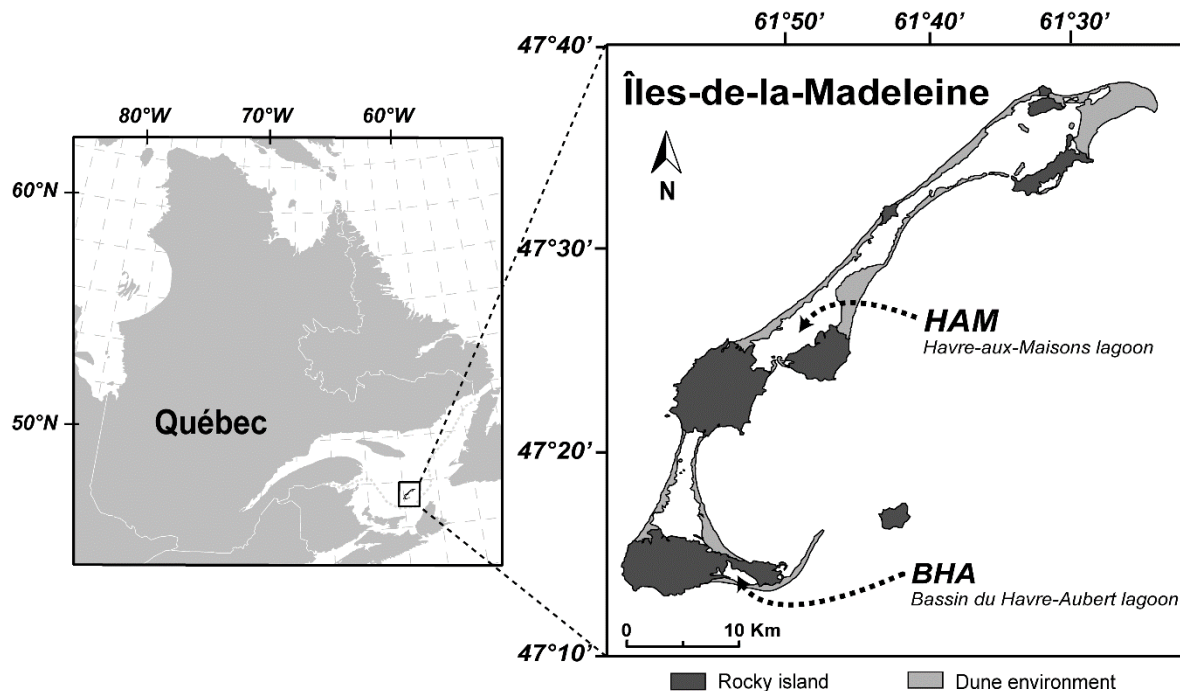


Figure 21. Location of mussel stocks in the Îles-de-la-Madeleine archipelago, southern Gulf of St. Lawrence, Canada

3.5.1 Potential selective pressure on peri-metamorphic mussels (< 1 mm)

In each lagoon, three artificial collectors (1 m long polypropylene ropes) were suspended on mussel farmers' long line located 3 m below the surface from 22 June to 28 August 2017 and recovered 14 days later to obtain six distinct batches of mussels by site (Figure 22). We assumed that the environmental conditions experienced by sampled individuals could extend over a period of four weeks prior to the date of the collector's recovery, as the duration of pelagic stages of mussels is between two and four weeks (Bayne, 1965; Sprung, 1984; Toupoint et al., 2012a). Collectors were stored on icepacks in a cooler from field to lab, where post-larvae settled on collectors were unattached using a gentle pressurized water jet and retrieved on an 80 µm squared mesh sieve. For each collector, different subsamples of 30 post-larvae ranging from 280 to 1000 µm, with undamaged shells were sampled, one for initial measurements and others for a direct transfer in downweller

type mesocosms. The latest consisted in PVC tube ($\varnothing = 10$ cm) with 150 μm square Nitex mesh, a 26 cm seawater column height of and a flow rate of 0.167 L min^{-1} per downweller (water renewal in 12.3 min). Downwellers were maintained in a 625 L tank ($2 \times 1.2 \times 0.26$ m; L \times W \times H) and supplied with HAM lagoon seawater, pre-filtered by using a sand filter (200 μm). Thus, mussels were submitted to thermal and trophic conditions from this lagoon. Each batch was maintained in triplicated downwellers mesocosm, for a total of 36 downwellers (6 batches \times 2 sites \times 3 replicates), during a 70-day period. At day 0, 7, 14, 21, 28, 35 and 70, each individual was measured with a stereomicroscope at 63X magnification using ImageJ software (U.S. National Institutes of Health, Bethesda, MD, USA) to estimate growth ($\mu\text{m d}^{-1}$) and mortality rates. Post-larval size was obtained on the longest axis, which rallied anterior to posterior edges of the shell, with post-larvae set flatly on wet Nitex mesh.

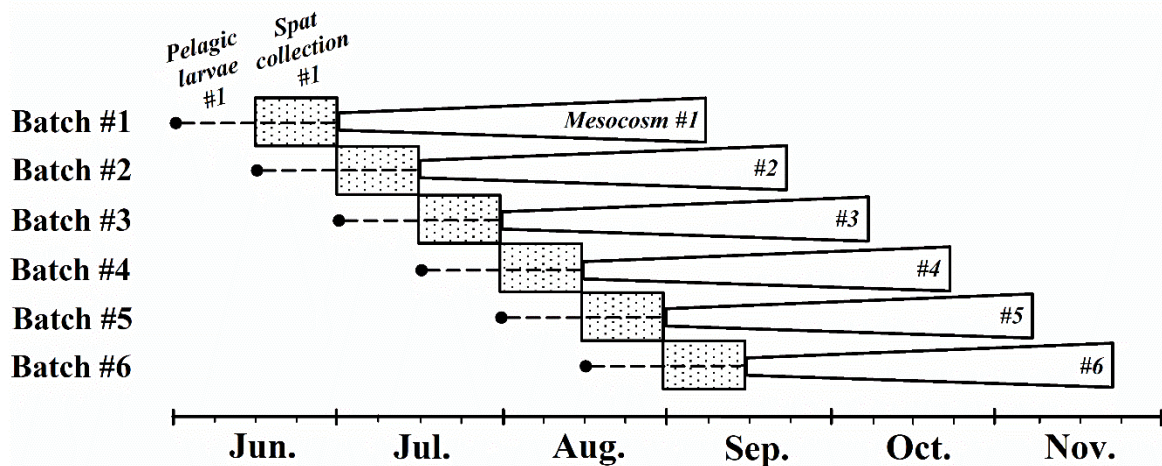


Figure 22. Experimental design used on peri-metamorphic mussels (< 1 mm) Including 14 days of spat collection in the field and 70 days of experimental growth in downweller type mesocosms

At the end of the experiment, survivor mussels were preserved in 4-mL 95 % ethanol filled vial for further morphometric measurements of prodissoconch I (PI), prodissoconch II (PII) and total length (TL) of dissoconch shell, by using a small ridge of dark plasticine set on a glass slide as described by Martel et al. (1995). The size of PI is correlated with egg size and correspond to the size of mussel larvae at their D-veliger stage (Ockelmann, 1965; Martel et al., 1995; 2000). Every individual was placed vertically with the umbo pointing upwards and measuring points on the same plane, so that PI size corresponded to the maximum length axis, parallel to the hinge of the shell. The length of PII provides a measure of the size at metamorphosis occurring at the end of the pelagic larval stage (Martel et al., 1995; 2014) and was obtained by measuring the longest axis which rallied the anterior and posterior ends of the prodissoconch-dissoconch boundary. Every individual was placed flatly on plasticine to keep these two points on the same plane. Finally, the post-larval TL was measured on the longest axis of the shell, from anterior to posterior edges. We proceeded measurements until to reach $n = 30$ complete data (PI, PII and TL) for each batch sampled in both sites. All measurements were realized with a digital microscope *KEYENCE* VHX-2000E (Keyence Corporation, Osaka, Japan), mounted with a VH-Z100UR objective, applying a 1000X magnification for PI and a varying magnification from 300X to 500X, for PII and TL.

Environmental and trophic parameters were recorded from early-June to mid-October 2017 at three representative sampling stations in each lagoon. Salinity and seawater temperature were hourly recorded, by using a multi-parameter SBE 37-SMP MicroCAT probe (Sea-Bird Electronics Inc., Bellevue, WA, USA) deployed on long line structures, close to farmers' mussel spat collectors. At each installation / recovery of collectors, the trophic conditions were monitored (every 14 days), by estimating particulate organic matter (POM), chlorophyll-a, and planktonic group composition (pico and nanoeukaryotes and cyanobacteria as well as total heterotrophic bacteria). The latest was estimated by using flow cytometry (Epics Altra, Beckman Coulter Inc., Fullerton, CA, USA), following the sampling procedure described by Guillou et al. (2020).

3.5.2 Potential selective pressure on post-metamorphic mussels (> 1 mm)

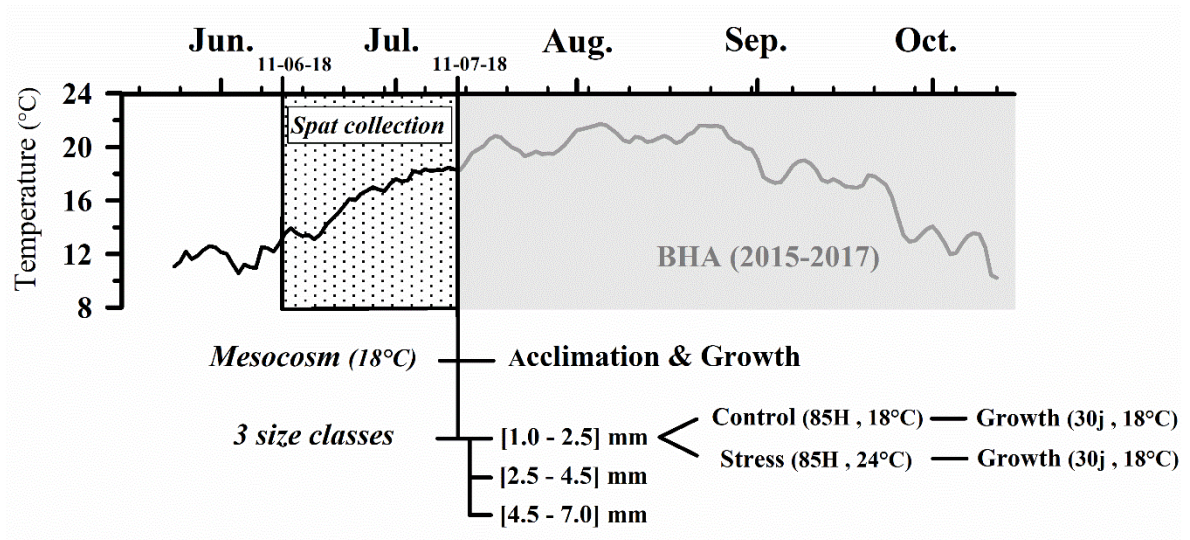


Figure 23. Experimental design used on mussel post-larvae (> 1 mm) Including 30 days of spat collection in Bassin du Havre-Aubert (BHA) lagoon in 2018, their experimental acclimation and 30 days of growth in downweller type mesocosms. The curve represents the mean seawater temperature observed for three years before experimentation (2015-2017)

In this second part of the study, we only used spat originating from BHA and investigated the effect of summer temperature on survival and growth performances using different size classes of post-larvae. Newly settled spat from BHA lagoon were recovered before the summer maximum temperature and submitted to experimental heat stress. We suspended 10 artificial collectors (1 m long) on mussel farmers' long line structures in BHA lagoon 3 m below the surface. Collectors were installed on 11 June 2018 and recovered 30 days later (Figure 23). According to Cyr et al. (2015; 2016) and from the spat settlement data obtained in summer 2017 (unpublished data), collectors were installed before the maximum larval abundance peak. Toupoint et al. (2012a) suggested that mussel settlement is increased on artificial substrata when biofilm is older than one week. As the first occurrence of the

settlement on collectors in BHA was observed in late–June, we used optimal collector conditions. Spat collection duration was set in order that post-larvae were never exposed to maximal temperatures, observed in 2015-2017 (22-24 °C during 3-7 days; see Figure 23) as occurring from mid–July (2017) to mid–August (2015 and 2016).

Collectors were stored and treated as already described. The first 3 000 individuals with undamaged shells ranging from 300 to 1 000 µm were sampled and placed into a large downweller for acclimation (Ø = 25 cm, square Nitex mesh base = 209 µm; seawater column height = 20 cm) at 18 °C to respect the optimal conditions for blue mussels post-larval development (Lutz and Kennish, 1992; Rayssac et al., 2010). When post-larvae reached the three targeted size classes (1.0 – 2.5 mm on 21 August, 2.5 – 4.5 mm in 17 September and 4.5 – 7.0 mm in 27 September), 180 individuals with undamaged shells were sampled. For each size class, mussels were randomly divided in six experimental downwellers (Ø = 10 cm, square Nitex mesh base = 209 µm; seawater column height = 15 cm) to obtain 30 individuals by units. A first group of three downwellers was placed under heat stress condition at 24 °C and the three others were maintained at 18 °C as control. Heat stress was applied in the first group for 85 hours to reproduce similar thermal peak observed in BHA lagoon. After this heat stress treatment, each downweller was maintained at 18 °C for 30 days.

Mussels in each downweller were fed with a mixture of diatoms and flagellates species (*Pavlova lutheri* CCMP 459, *Tisochrysis lutea* CCMP 1324, *Nannochloropsis oculata* CCMP 525, *Chaetoceros muelleri* CCMP 1316, and *Tetraselmis suecica* CCMP 904), obtained from the national Culture Collection of Marine Phytoplankton (Bigelow Laboratory for Ocean Sciences, East Boothbay, ME, USA) and cultured in 18-L carboys with seawater enriched f/2 medium (Guillard, 1975). These microalgae strains were used for their nutritive value to obtain a good mix of the three essential polyunsaturated fatty acids; docosahexaenoic (DHA), eicosapentaenoic (EPA) and arachidonic (AA) acids (Brown et al., 1997; Brown, 2002; Helm et al., 2004), and a large size variation (1-15 µm) to optimize intake by first stages of bivalves (Rosa et al., 2018). For each size class, we calculated the daily ration at a ratio of 4 % dry biomass of tissues to maintain optimal growth (Helm et al., 2004) by

application of the allometric relationship between soft tissue weight and shell length from Jespersen and Olsen (1982). The diet mixture of the five microalgae was supplied continuously in each experimental downweller using a FH100M multichannel peristaltic pump (Fisher Scientific International Inc., Pittsburgh, PA, USA) at 1:1:1:1:1 equivalent algal volume. The experimental photoperiod was maintained at 14:10 and 1 μm filtered and UV treated seawater was supplied at a flow rate of 43 mL min⁻¹ in each downweller (water renewal in 27.7 min). The mortality and the shell length (TL) were individually estimated as already described, at the end of control/stress treatments and 30 days later in each downweller.

At the end of the experiment, six individuals were randomly sampled by downweller, pooled and preserved in 4 mL amber glass vials filled with a dichloromethane / methanol mixture (CH₂Cl₂-MeOH; 2:1; v:v). Vials were closed with Teflon liner caps under nitrogen atmosphere, then stored at -80 °C until lipid extraction, following the modified Folch (1957) procedure described by Parrish (1999) by manual grinding and sonication. After lipid fraction recovery, pre-weighted tubes containing mussel pulp were evaporated to dryness (48 hours at 60 °C) under nitrogen atmosphere to determine the body mass (mg) without lipids of post-larvae. Neutral and polar lipid fractions were separated by elution on silica columns, as described in Le Grand et al. (2014). Both lipid fractions were recovered in pre-weighted 4 mL amber glass vials, evaporated to dryness under nitrogen to determine both neutral and polar lipid mass (mg). Total dry mass (mg individual⁻¹) was obtained by the addition of three masses (body, neutral and polar lipids). Neutral (NL) and polar (PL) lipid contents (%) were obtained by their proportion relative to the total dry mass of post-larvae.

3.5.3 Statistical analysis

All statistical analyses were conducted, using R version 4.0.5 (R Development Core Team, 2021) with a significance threshold of $\alpha = 0.05$ (data are reported as Mean \pm SE). Two-way analysis of variances (ANOVAs) were conducted after testing normality and homoscedasticity with Kolmogorov-Smirnov and Levene tests, respectively. When assumptions were not validated, data were log transformed, except for percentage data which were arcsine square root transformed (Sokal and Rohlf, 1995). When significance occurred, Tukey HSD post-hoc tests were conducted to determine pairwise differences. When normality and homoscedasticity were not validated after transformations, non-parametric Scheirer-Ray-Hare test were used as two-way factorial analysis design (Sokal and Rohlf, 1995) with the application of Dunn non-parametric post-hoc tests. For the first experiment conducted on peri-metamorphic mussels, the effect of a spat batch collected (six fixed levels) and spat stock (two fixed levels) were tested on survival and growth rate variability. The effects of the lagoon site (two fixed levels) and time (from nine to ten dates, according to the factor studied) were tested on environmental conditions monitored between June and October 2017. For the second experiment on post-metamorphic mussels, treatment (two fixed levels) and post-larval size class (three fixed levels) were tested on survival rates, growth rates, total dry mass and lipid content data.

3.6 RESULTS

3.6.1 Effect on peri-metamorphic mussels (< 1 mm)

During the first experiment (Table 8), we observed for survival rates no batch \times stock interaction ($F_{(5, 23)} = 1.96$; $p = 0.124$), an absence of stock effect ($F_{(1, 23)} = 0.95$; $p = 0.34$), but a batch effect ($F_{(5, 23)} = 3.65$; $p = 0.01$) related to the lower mean survival value of batch #5 (60.7 ± 7.4 %) after 70 days in mesocosm. The shell growth rates showed no batch \times stock

Table 8. Survival, shell growth and prodissoconch measurements of six batches of spat from the two mussels stocks maintained for 70 days in mesocosm conditions

Data are mean \pm SE; n = 3 downwellers of 30 mussels for survival and shell growth rates measurements; n = 30 pooled mussels for PI (Prodissoconch I) measurements; n = 47-62 pooled mussels for PII (Prodissoconch II) measurements. BHA (Bassin du Havre-Aubert) and HAM (Havre-aux-Maisons) = spat collection sites. Uppercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$) observed among batches (with distinction between spat origins for growth rates, due to a stock effect) and lowercase letters indicate significant differences among batch-stock combinations

Batch	Survival rate (%)		Growth rate ($\mu\text{m}\cdot\text{day}^{-1}$)		PI (μm)		PII (μm)	
	BHA	HAM	BHA	HAM	BHA	HAM	BHA	HAM
1	76.7 \pm 3.3 ^{AB}	80.0 \pm 3.9	61.9 \pm 2.3 ^A	70.8 \pm 4.1 ^V	113.1 \pm 2.1	110.7 \pm 1.2	293.2 \pm 2.8 ^d	289.2 \pm 2.6 ^d
2	70.0 \pm 3.9 ^{AB}	65.6 \pm 4.0	34.6 \pm 1.9 ^{BC}	41.2 \pm 6.9 ^W	110.0 \pm 1.2	112.7 \pm 1.4	320.5 \pm 3.7 ^c	327.9 \pm 3.2 ^c
3	83.3 \pm 1.9 ^{AB}	75.6 \pm 6.8	21.8 \pm 0.7 ^{CD}	25.3 \pm 1.6 ^{XY}	112.3 \pm 1.0	112.2 \pm 1.1	357.9 \pm 3.4 ^{ab}	353.5 \pm 3.0 ^{ab}
4	81.1 \pm 7.8 ^A	80.0 \pm 3.9	13.1 \pm 0.6 ^{DE}	14.3 \pm 0.9 ^{YZ}	111.3 \pm 1.1	111.4 \pm 0.9	377.0 \pm 4.0 ^a	388.1 \pm 5.8 ^a
5	73.3 \pm 7.1 ^B	48.1 \pm 8.2	6.2 \pm 0.3 ^E	7.5 \pm 0.7 ^Z	111.9 \pm 1.0	108.1 \pm 1.1	367.9 \pm 3.5 ^{ab}	308.4 \pm 5.6 ^{cd}
6	74.4 \pm 7.8 ^{AB}	85.6 \pm 5.9	4.6 \pm 1.1 ^E	5.2 \pm 0.3 ^Z	110.9 \pm 1.0	107.7 \pm 1.3	344.8 \pm 4.9 ^b	324.7 \pm 2.7 ^c

interaction ($F_{(5, 23)} = 0.80$; $p = 0.56$). However, stock ($F_{(1, 23)} = 15.9$; $p < 0.001$) and batch ($F_{(5, 29)} = 154$; $p < 0.001$) effects were observed. Globally, the growth rate was slightly lower for BHA stocks than HAM stocks (21.4 ± 4.5 vs 27.4 ± 5.7) and decreased progressively throughout the summer whatever the stock, with values in late-June (batch #1) that were 13 times higher comparatively to early-September (batch #6). The PI size showed no batch \times stock interaction ($H_{(5, 348)} = 10.88$; $p = 0.054$) and an absence of batch ($H_{(5, 348)} = 7.77$; $p = 0.17$) and stock ($H_{(5, 348)} = 0.64$; $p = 0.42$) effects, with an overall mean size of $111 \pm 0.4 \mu\text{m}$. Conversely, a batch \times stock interaction effect was detected for the PII size ($H_{(5, 634)} = 53.33$; $p < 0.001$) with similar values between both stocks from each batch, except for batch #5 and #6, with lower PII values for post-larvae from HAM. Smallest PII sizes ($< 300 \mu\text{m}$) were noticed in post-larvae collected early in the spawning season (batch #1) and reached maximal values on post-larvae sampled from mid-July to mid-August (batches #4 and #5) with maximum individual values of $433.4 \mu\text{m}$ and $447.4 \mu\text{m}$ measured in batch #4 of BHA and HAM stocks, respectively. In Table 8, mean values are presented for every "batch-stock" combination to observe easily all variations of performance and morphometric measurements.

Every measured environmental and trophic parameter exhibited site \times date interaction, as shown in Figure 24. The seawater salinity was the exception with no interaction effect ($F_{(8, 36)} = 1.32$; $p = 0.264$) but site ($F_{(1, 36)} = 56.7$; $p < 0.001$) and date ($F_{(8, 36)} = 13.0$; $p < 0.001$) effects, with very slight variations and a mean seasonal value of 30.33 ± 0.06 . Seawater temperature showed higher values in BHA than in HAM until early-August (Figure 24a), followed by a further absence of site differences; the maximum temperatures were $23.7 \text{ }^\circ\text{C}$ in BHA (19th July) and $22.3 \text{ }^\circ\text{C}$ in HAM (20th July). Both lagoons showed generally similar concentration of POM (average of $1.14 \pm 0.07 \text{ mg L}^{-1}$), chlorophyll-a ($3.01 \pm 0.25 \mu\text{g L}^{-1}$), and heterotrophic bacteria abundances ($4.1 \pm 0.3 \times 10^6 \text{ cells mL}^{-1}$), except during one or two punctual event in July and/or August (Figure 24b, c, d). Regarding the planktonic communities, we observed a dominance of pico-cyanobacteria (Figure 24g) and pico-eukaryotes (Figure 24e) in both sites, with an important production of plankton in late-August at HAM lagoon, while these peaks were more spread over the time at BHA lagoon (Figure 24e, f, g, h).

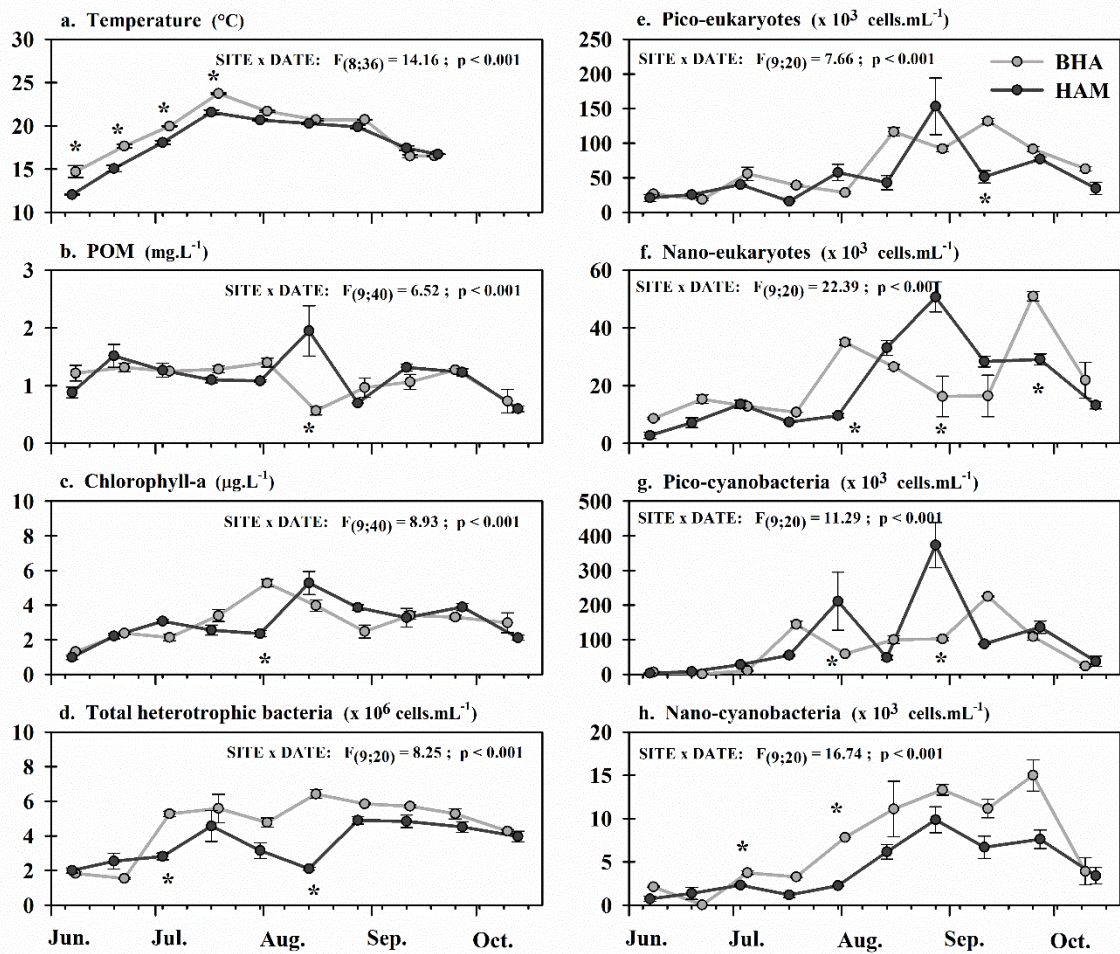


Figure 24. Monitoring environmental conditions measured from early-June to mid-October into BHA (light gray) and HAM (dark gray) spat collection sites in 2017 (a) temperature; (b) particulate organic matter; (c) chlorophyll-a; (d) total heterotrophic bacteria; (e) pico-eukaryotes; (f) nano-eukaryotes; (g) pico-cyanobacteria; (h) nano-cyanobacteria. Data are mean \pm SE; $n = 3$ samples in a, b, c; $n = 2$ samples in d, e, f, g, h. Significant results of two-way ANOVAs are presented. * = significant difference ($p < 0.05$) between spat collection sites

3.6.2 Effect on post-metamorphic mussels (> 1 mm)

In the second experiment, treatment \times size-class interaction was detected on each measured performance variable (Figure 25). Survival was around 80 % for the first two size classes (Figure 25a) independently of the applied treatment. However, the thermal treatment induced an important difference on mussels from the larger size class, with the survival rate declining from 96 % to 59 % when heat stress was applied. Shell growth rates revealed different patterns between size classes (Figure 25b). Comparatively to other size classes, twice lower values were observed in the growth rate of smaller size class, with no significant treatment effect. In intermediary size class, surviving mussels showed 15 % lower shell growth rate when exposed to heat stress than to the control group, 30 days after the thermal treatment. This result was reversed in mussels from larger size class, as an induced 22 % better shell growth performance was observed when compared to the control group, 30 days later heat stress treatment. Similar patterns were observed on total dry mass of mussels (Figure 25c), with lower values without effect of the heat stress in small size class, a decreasing mass (36 %) in survivor mussels for the intermediate size class, and an improved mass (51 %) in mussels from the heat stress treatment for the larger size class. This last group showed the higher mussel dry mass after the 30 days of treatment. Concerning the lipid content analyses, no significant variations were observed for the proportions of neutral lipids (mean of 3.2 ± 0.1 %; interaction: $F_{(2, 12)} = 0.03$; $p = 0.97$; treatment: $F_{(1, 12)} = 1.59$; $p = 0.23$; size class: $F_{(2, 12)} = 1.06$; $p = 0.38$). However, a size class effect was observed in polar lipids (mean of 1.8 ± 0.1 %; interaction: $F_{(2, 12)} = 1.75$ $p = 0.22$; treatment: $F_{(1, 12)} = 0.96$; $p = 0.35$; size class: $F_{(2, 12)} = 37.54$; $p < 0.001$), with higher values on smaller size class. The NL/PL ratio (Figure 25d) showed a treatment \times size-class interaction ($F_{(2, 12)} = 4.84$; $p = 0.03$) with twice lower values observed in smaller size class (figure not presented). No treatment effect was detected within each class of post-larval size, but in larger size class, heat stress induced NL/PL ratio near to be significantly higher ($p = 0.077$; detected with post-hoc test).

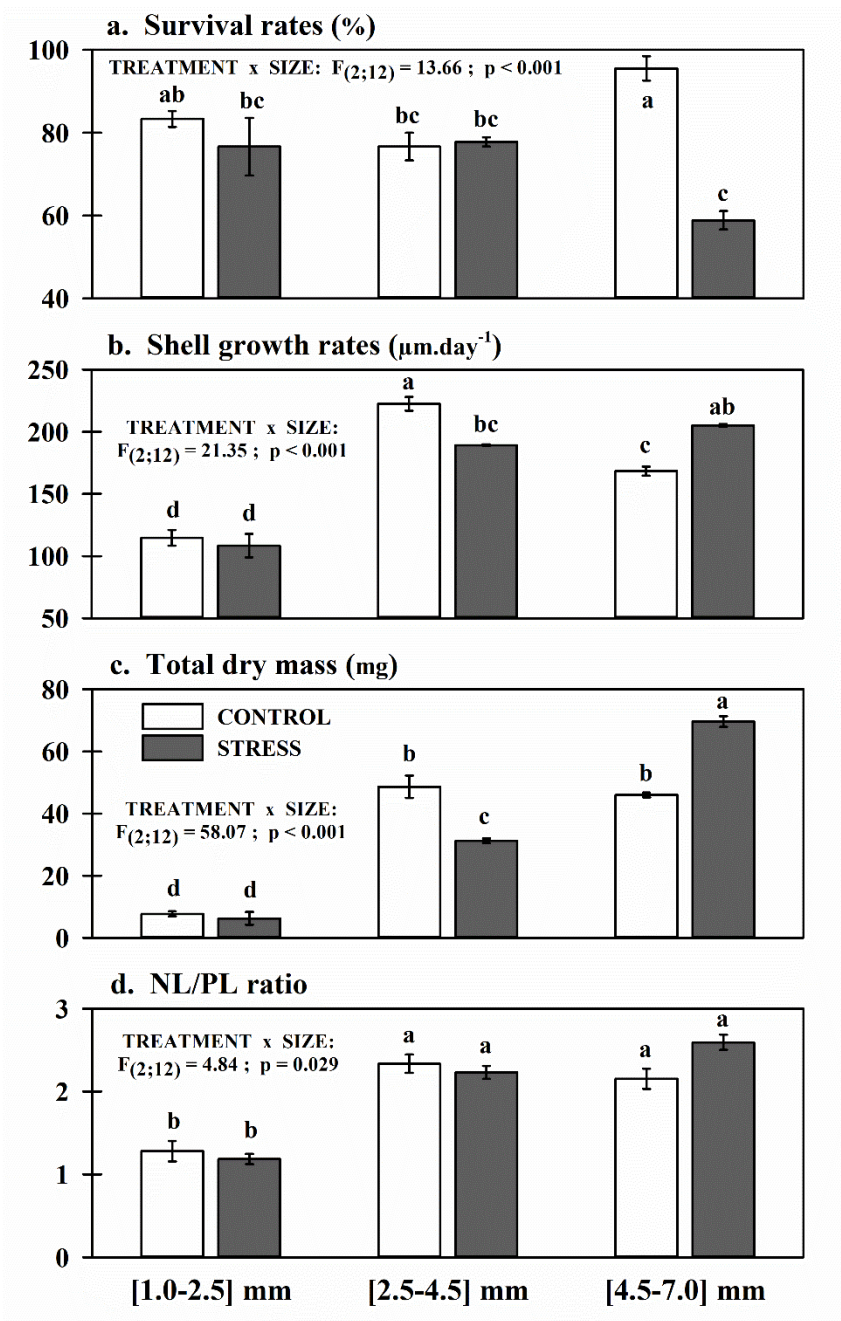


Figure 25. Performance of three size classes of post-larvae from BHA, after control (white bars) and heat stress (gray bars) treatments, in mesocosm conditions. Data are mean \pm SE; $n = 3$ downwellers of 30 mussels for survival (a) and shell growth (b) rates; $n = 3$ downwellers of 6 mussels for total dry mass (c) and neutral/polar lipid ratio (d). Letters indicate significant differences ($p < 0.05$) among both treatments and size classes of spat.

3.7 DISCUSSION

The study confirmed through a mesocosm approach the existence of a selective temperature pressure in young mussels spat, leading to an improvement of performance level of the surviving mussels. As the high temperature stress used was similar to the locally observed in BHA lagoon each year, we suggest that this mechanism could explain, at least partially, the differential performance of cultured mussels stocks observed for the last 25 years in the Îles-de-la-Madeleine (Myrand and Gaudreault, 1995; Guillou et al., 2020; Chapitre 2). Our main hypothesis that a thermal selection occurred on the peri-metamorphic stage (< 1 mm) was not confirmed, as performance of mussels post-larvae submitted or not to the thermal challenge was similar. When juveniles from 2.5 to 4.5 mm were submitted to heat stress encountered in natural BHA conditions, no differential mortality was observed and challenged mussels showed lower growth rates. However, a clear temperature selective pressure was observed on larger juveniles (4.5 – 7 mm), as an 85 h exposition at 24 °C induced 37 % higher mortality than in the control group. Surviving mussels showed 22 % better shell growth performance, suggesting elimination of less performant mussels. This selection appeared to be the key prerequisite to provide a mussel stock of higher quality in BHA spat, characterized by different genetic characteristics, lower metabolic needs and thermosensitivity combined to higher resistance to stressful conditions, culture productivity and commercial performances (Myrand and Gaudreault, 1995; Tremblay et al., 1998a; 1998b; 1998c; 1998d; Myrand et al., 2002; 2009a; 2009b; Guillou et al., 2020; Chapitre 2).

3.7.1 No selection on peri-metamorphic mussels (< 1 mm)

Summer thermal conditions did not induce differential mortality for mussels at peri-metamorphic stages from both BHA and HAM origins. Without selective mortality (less than 25 %), BHA mussels growth performance measured for 70 days were slightly (around 10 %) lower than HAM mussels (Table 8). For each stock (with and without submission to heat stress), the growth performance of the first cohort (batch #1) collected in early summer was

largely higher (over $60 \mu\text{m day}^{-1}$) than the last cohort (batch #6) collected in late summer (around $5 \mu\text{m day}^{-1}$). Thus, the post-larvae growth constantly decreased by 30-50 % between each two successive batches throughout the summer (Table 8). According to our weekly based monitoring, the growth rates were always the highest during the first 20-30 days of culture within each batch and stock. This growth strategy could be related to the usual rapid somatic growth reported for bivalve molluscs, as for many other species (Stearns, 1992), or their need to reach a size-related refuge to protect from predation (Anderson and Connel, 1999) or even an optimization of juvenile growth to improve the fitness of further adult stage (Abrams et al., 1996). From our knowledge, few studies investigated post-larval growth rate of *M. edulis*, or its fluctuation through the summer season. Satuito et al. (1994) reported a growth rate of $22 \mu\text{m d}^{-1}$ from laboratory experiments on recently metamorphosed *M. galloprovincialis*. Martel et al. (2014) used a rate of $25 \mu\text{m d}^{-1}$ obtained from *in situ* experiments on *M. trossulus*. Results obtained in this study are in accordance with values obtained in other mussels species, as the mean growth rates measured through six batches was $24.5 \pm 3.6 \mu\text{m d}^{-1}$.

The growth in bivalves is known to widely fluctuate as it is controlled by many exogenous (temperature, composition and abundance of food supply, salinity, tidal exposure and water flow, pollutants, and others) and endogenous (genotype, size and age, reproductive status, maintenance and expenditure metabolism, and feeding behaviors) factors (see for review Seed and Suchanek, 1992; Bayne, 2004; Gosling, 2015d). Face to stressful environment, physiological trade-offs can increase energy expenditure to resist the thermal stress (Petes et al., 2008; Fearman and Moltschaniwskyj, 2010) and reduce the storage of energy when the food abundance declines (Bayne, 2004). Such trade-offs could have inhibited metabolic investments for further post-larval growth in batches #5-6 collected after mid-August, when food abundance and temperature started to decrease. More than a direct stress effect experienced during their early ontogeny, spat from batches #3-6 could have weakened their growth abilities because of stress effects on parents before the egg-laying (Bayne, 1972; Bayne et al., 1975). To explain and link all these hypothesis, more investigations could be oriented on (i) the local timing of spat metamorphosis, including the

"desperate larva" and the "death before dishonor" hypotheses proposed by Bishop et al. (2006), (ii) the "maternal effect" on energy provisioning (PI size) for larval development (Bayne et al., 1975; Wolf and Wade, 2009), and (iii) the "transgenerational epigenetic inheritance" and the influence of parents' stressful experiences on the abilities of their offspring (Bayne, 1972; Bayne et al., 1975; Ho and Burggren, 2010; Kovalchuk, 2012). Based only on egg size obtained by PI values (Table 8), differential maternal effect seems not to be involved in the important differential growth rate observed for the different batches (cohort) collected over 12 weeks. The egg size measurements (PI) showed uniformity ($111.0 \pm 0.4 \mu\text{m}$) between stocks used (BHA and HAM) and through all tested temporal batches. This result could suggest that D-veliger larvae, at the beginning of their planktotrophic stage (Bayne, 1976; Lutz and Kennish, 1992), seem to receive similar maternal input for their future development. Our measurements are in accordance with initial studies describing a size range of 100-120 μm for the D-shaped stage of this species (Jablonski and Lutz, 1980; Sprung, 1984).

The data of PII size corresponding to the size at metamorphosis showed different patterns (Table 8), as the first cohort (batch #1) showed the lowest values ($\leq 290 \mu\text{m}$) for both stocks. Differences between stocks were observed only in batch #5, where PII size in mussels from BHA submitted to heat stress was 20 % higher than control. Seasonal variation of PII size has been already described in mussels from BHA by Martel et al. (2014), using spat collected through several years between 1995 and 2009. PII size values of this mentioned study are in accordance with our results and stayed under 300 μm in early summer then increased as high as 380 μm on spat collected between July and August. We observed for the first time that this trend is also observed in other stocks (HAM). Martel et al. (2014) suggested that the increasing size at metamorphosis could be related to a metamorphosis delay. This phenomenon concerning marine bivalve larvae has been well documented (e.g. Bayne, 1965; Lutz and Jablonski, 1978; Pechenik, 1990) and considered as an extension of the larval planktonic life in order to find a suitable habitat for survival and growth of post-metamorphic individual (Bayne, 1965; Bishop et al., 2006; Pechenik, 2006). Several studies identified the presence of triggering cues stimulating settlements and metamorphosis of

marine bivalves, including trophic signals linked to modification of phytoplanktonic communities (trophic settlement trigger) (Toupoint et al., 2012a; Lagarde et al., 2018; Leal et al., 2018, Androuin et al., 2021), to water temperature (Bayne, 1964; Lutz and Jablonski, 1978; Bayne and Newell, 1983) or to chemical cues (Hadfield and Paul, 2001).

In this study, mussels were transferred in mesocosm after settlement and metamorphosis events occurring in each lagoon (BHA and HAM). In both lagoons, the only factor showing different values from batch #1 (in absence of potential metamorphosis delay with PII size < 290 μm) comparatively to all other batches (PII size > 320 μm) was the temperature, with values below 15 °C (Figure 24a). Thus, high water temperature could be related to potential presence of metamorphosis delay of mussels or more important larval growth resulting in larger pediveliger size ready to settle. For *M. edulis*, Martel et al., (2014) showed that PII size could reach extreme values (until 422 μm) when summer seawater temperature reached maximal value of 23 °C, as observed in our study with a maximal PII size of 447 μm observed in mussels from batch #4. However, the batch #5 collected in HAM lagoon from the mid to end–August showed lower PII size of $308.4 \pm 5.6 \mu\text{m}$ in condition of water temperature over 20 °C. This result contrasted to PII size of $367.9 \pm 3.5 \mu\text{m}$ for mussels collected in BHA during the same period and exposed to similar temperature pattern. During this period, HAM lagoon was characterized by two-times more abundance of chlorophyll-a, pico and nano-eukaryote and pico-cyanobacteria (Figure 24c, e, f, g). This trophic change could stimulate the settlement at smaller size as soon as pediveliger larvae achieved their competence to metamorphosis and confirm the presence of trophic settlement trigger observed in this area by Toupoint et al. (2012a, 2012b). Another explanation for PII sizes observed in batch #5 from both lagoons could be a different sensitivity of spat to high temperature. Although the seawater temperature was significantly warmer in BHA until mid–July, it is possible that mussel stock from HAM was more sensitive to high temperature, potentially resulting in massive mortality of larger larvae, stimulating metamorphosis of mussels with lower PII size on batch #5-HAM collectors. Some results obtained with oysters *Crassostrea gigas* demonstrated an inverse relationship between PII size and survival after metamorphosis, showing higher resistance for smaller PII sizes (Lagarde et al., 2018). Since

this batch-stock combination was the only to show > 50 % mortality rates after 70 days in mesocosm, we also suggest that experienced stress during early ontogeny could generate "latent" (Bayne et al., 1975, Pechenik, 2006) or "carryover" (Podolsky and Moran, 2006) effects in survival of further juvenile development.

3.7.2 Selection on post-metamorphic mussels (> 1 mm)

Our laboratory experiment clearly indicated that the performance of spat originating from BHA was based on selective thermal pressure of 24 °C for 85 h targeting a specific size class of juveniles. In addition to our observations on peri-metamorphic stage (< 1 mm), heat stress did not seem to affect the survival and lipid composition of juveniles (< 4.5 mm) within 30 days after the exposition (Figure 25d). However, growth of intermediary size class measured on 30 days was reduced by heat stress challenge by 15 % and 36 %, respectively for shells and total dry mass. Exposition at 24 °C during 85 h impacted their growth negatively, but was not enough to stimulate mortality of these juvenile mussels. This potential performance decrease should be considered on a longer-term period (until adult stages), as already discussed earlier (Bayne, 2004; Podolsky and Moran, 2006; Petes et al., 2008; Fearman and Moltschaniwskyj, 2010) and could explain why the BHA stocks were not systematically the most performant stock in the multi-year study of Guillou et al. (2020).

Despite this effect on growth, there was no difference of NL/PL ratio observed at this spat size class. Polar lipids (PL) are hydrophilic charged head molecules (e.g. phospholipids, sphingolipids, glycolipids) involved in cell membranes, while neutral lipids (NL) are hydrophobic molecules (e.g. wax and sterol esters, triacylglycerols, free fatty acids, alcohols, sterols) mostly constituting storage lipids, except for sterols involved in cell membranes (Dalsgaard et al., 2003; Bergé and Barnathan, 2005; Couturier et al., 2020). Fatty acids composition in PL reflects the physiological regulation for optimal functioning in membrane activity (Hazel, 1995; Delaporte et al., 2005) whereas in NL it echoes the quantity and quality of the food supply ingested by individuals (Dalsgaard et al., 2003; Helm et al., 2004). The

overall mean total lipid content (NL + PL) measured in the present study was $49.3 \pm 1.6 \text{ mg g}^{-1}$ (lipid dry mass). Since the heat stress reduced shell and tissue growth of intermediate size class without any effect on NL/PL ratio, we suggest that physiological processes involved in feeding behaviors (i.e. clearance rate, retention efficiency, absorption and catabolism) (Bayne, 2004) were not impacted by thermal stress exposition.

According to Bayne (2004), net energy balance is the difference between energy acquisition (food consumption) and energy expenditures (maintenance, growth and reproduction). Without expenditure for reproduction during their somatic development, a decrease in spat growth despite equal food consumption would suggest that a trade-off occurred. Heat stress-related trade-off reallocates more energy towards physiological defence mechanisms (Somero, 2002; Bayne, 2004; Petes et al., 2008). Instead of growth, energy expenditures could get involved in synthesis of chaperone proteins like heat shock proteins (HSP70 for bivalves) to improve thermal stress tolerance, cellular restoration, membrane restructuration and protein homeostasis (Somero, 2002; Zippay and Helmuth, 2012; Brokordt et al., 2015).

When larger BHA juveniles (4.5 – 7 mm) were exposed at 24 °C for 85 h, more than 40 % of mortality were observed comparatively to only 5 % in control (Figure 25a). Contrary to the lower juvenile size (< 4.5 mm), heat stress seemed to eliminate less performant individuals, as growth rates of surviving mussels were improved by 22 and 51 %, respectively for shell growth rates and total dry mass comparatively to control mussels. Hofmann and Todgham (2010) assumed that environmental thresholds represent the windows in which physiological performances fluctuate from optimization to fail. The temperature threshold for growth performance represents a narrower window than for survival over chronic (tolerance threshold) or acute (resistance threshold) stresses. Reaching tolerance threshold of an organism leads to an incapacity to maintain physiological stability and increases the risk of mortality (Hoegh-Guldberg and Bruno, 2010; Hofmann and Todgham, 2010). In genus *Mytilus*, thermal threshold fluctuates with species, developmental stages, biogeographic area, season of the year and distance to the shore (see for review Zippay

and Helmuth, 2012). In our experiment, the applied treatment was below the upper limit defining lethal temperature (28.3 °C), used as a maximum thermal tolerance threshold for *M. edulis* (Compton et al., 2007).

From our knowledge, no study investigated the seawater thermal tolerance on mussel post-larvae and young juveniles' stages. Experiments using young adults of *M. edulis* showed that smaller individuals with higher energy requirements for maintenance had better survival to elevated water temperatures maintaining positive scope for growth (energy available for growth) after thermal treatment (Bayne, 1984; Leblanc et al., 2005). We suggest that differential thermal resistance between size classes could be related to new energy requirements for gonad development in larger juveniles. *M. edulis* become sexually mature within its first year (Seed and Suchanek, 1992; Duinker et al., 2008), but the gonad development can be initiated from October to November in the northern hemisphere (Gosling, 2015d) on individuals from 2 to 7 mm, respectively under slow and fast growth rate conditions (Seed, 1976). Such energetic requirements could thus explain the higher growth measured in smaller juveniles (< 4.5 mm) from non-heat stressed mussels, but also the weaker thermal resistance resulting in higher mortality of larger juveniles (> 4.5 mm) exposed to heat stress. However, this hypothesis needs to be confirmed by further investigations using histological analysis of gonads development. Lipids content estimated by NL/PL ratio indicated nearly significant higher values ($p = 0.07$) for surviving mussels to heat stress. The higher ratio indicated more energetic lipid accumulation and BHA mussels seem to accumulate more energy in addition to higher growth rate. More accumulation of energetic lipids could also be related to more reproductive investment (Lowe et al., 1982).

The mesocosm experiments demonstrated that a thermal pressure on a specific stage of juvenile mussels (4.5 – 7 mm) induced a selection process to obtain more performant individuals and could explain the usual higher performance of spat originating from BHA, as this lagoon is the higher thermal spot in this area. "Selection" was defined as mechanisms resulting from environmental changes and leading to the evolution of some traits (Price et al., 2003) in morphology, physiology, behavior, or life history, in order to provide a fitness

advantage of the population (see for review Sanford and Kelly, 2011). Local adaptation is the improving fitness of resident genotypes in their native habitat, as a result of interactions between evolutionary forces like selection, genetic drift, mutation and migration (see for review Kawecki and Ebert, 2004; Sanford and Kelly, 2011; Blanquart et al., 2013). The diversifying effect of selection between populations must be opposed to the homogenizing effect of gene flow by dispersion and migration between populations (Sanford and Kelly, 2011).

In the Îles-de-la-Madeleine archipelago, the peculiarities of BHA lagoon (shallow water of 3-4m deep and water surface of 3 km²) are responsible for the earlier and greater water warming in this lagoon (Bourque et al., 2014; Cyr et al., 2016; this study). With this earlier warming, the reproductive activity is also earlier for mussels (Cyr et al., 2016; Guillou et al., 2020), stimulating the presence of larger juveniles early in the summer (Chapitre 2). The synchronicity between earlier water warming and the fast occurrence of large juveniles in BHA lagoon increase the possibility to obtain the specific mussels size (4.5 – 7 mm) susceptible to the thermal selective pressure and more performant spat for mussels culture. Like highlighted by our survival rate measurements, the whole spat stock seems not fully adapted to environmental conditions. Since BHA spat stock originating from three local wild mussel beds in the lagoon (Toupoint et al., 2012a), spat from the same spawning event could express different phenotypes with multiple thermal tolerance thresholds. Despite the seawater currents inside of lagoons (1-5 cm s⁻¹) and the open sea currents around the archipelago (Koutitonsky et al., 2002; Guyondet and Koutitonsky 2008), lagoons remain semi-enclosed and relatively isolated systems, limiting the great larval dispersion between lagoons. Connectivity between water masses could be limited, therefore acting against the genetic homogenization and stimulating the local adaptation inside BHA lagoon. Stearns (1994) assumed that a trait genetically fixed by local adaptation may continue to be expressed even when environmental conditions turned it detrimental, suggesting why BHA site is not producing only resistant and performant spat, as observed in our experiment.

We demonstrated in the present study the existence of a selective temperature in BHA lagoon, probably acting as a key mechanism for the selection of spat with specific metabolic feature, better resistance to stressful conditions, lower vulnerability to summer mortality (Tremblay et al., 1998a; 1998b; 1998c; 1998d; Myrand et al., 2000; 2002; 2009a; 2009b) and better commercial, survival and growth performances in suspension culture (Myrand and Gaudreault, 1995; Guillou et al., 2020; Chapitre 2).

3.7.3 Acknowledgments

This research was supported by the research funds Innovamer from Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec (MAPAQ), the Mitacs accélération program from MITACS (#IT09688), by Ressources Aquatiques Québec Research Network (Fonds de Recherche du Québec-Nature et Technologies, #2014-RS-171172) and by the NSERC-Discovery Grant from Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada awarded to RT (#299100). We address special thanks to the technical staff of MERINOV for their help in fieldwork: Stéphanie Arnold, Francine Aucoin, Denis Boudreau, Pascale Chevarie, François Gallien, Michelle Langford, Claude Poirier and Valérie Poirier. We are indebted to Mr Carlo Eloquin (*Grande-Entrée Aquaculture Inc.*) and Mr Christian Vigneau (*La Moule du Large Inc.*) who kindly let us use their long lines for spat collection. We are particularly grateful to Nathalie Gauthier (ISMER-UQAR) for her invaluable assistance during mesocosm experiments, Naya Lebovitz (UQAR) for her implication in morphological analysis and Claude Belzile (ISMER, UQAR) for flow cytometer analysis. We would like to thank Laure Devine, Céline Audet and Franck Lagarde for their suggestions and comments on the text. Finally, we thank the anonymous reviewers for their comments and suggestions to improve the earlier version of the manuscript.

DISCUSSION GÉNÉRALE

Dans un contexte où la population humaine continue de s'agrandir, la consommation mondiale de produits de la mer est en perpétuelle augmentation. La mariculture constitue depuis plusieurs décennies une industrie prometteuse pour garantir une sécurité alimentaire durable et adaptée à la demande globale. Les bienfaits écosystémiques et nutritifs des bivalves marins font de la conchyliculture une alternative extensive idéale. Toutefois, son expansion se voit de plus en plus mise à l'épreuve par de multiples enjeux, dont les contraintes environnementales ou les effets des changements globaux (Galparsoro et al., 2020; Pernet & Browman, 2021). Malgré les diverses stratégies d'élevages mises en pratique dans le monde, la mytiliculture n'échappe pas à la règle et doit sans cesse se renouveler pour faire face à ces enjeux. La production de moule en Europe, aussi diversifiée soit-elle, a néanmoins décliné de 20 % ces 30 dernières années (Avdelas et al., 2021). Les principales causes sont davantage liées aux facteurs environnementaux qu'aux contraintes économiques ou aux conflits entre les usagers du milieu marin (Avdelas et al., 2021). Au Canada, bien que la production demeure stable depuis 2010, la mytiliculture québécoise subit une chute marquée depuis une quinzaine d'années (Statistique Canada, 2020), attribuable entre autres, à l'intensification de la pression de prédation par les canards migrateurs sur les sites mytilicoles (Varennés et al., 2013; 2015a; 2015b). À l'échelle globale, il est reporté que les causes de ce déclin sont exacerbées par un manque d'innovations concernant les procédures d'élevage (Labarta & Fernández-Reiriz, 2019) ainsi que par une perception erronée des effets et impacts des changements climatiques sur l'industrie mytilicole (Rodrigues et al., 2015).

L'objectif principal de cette thèse de doctorat était de définir les modalités permettant d'obtenir un stock de naissain de moule bleue de qualité, et induisant de hauts niveaux de performance une fois placé en élevage. La zone d'étude choisie pour ce projet est l'archipel des Îles-de-la-Madeleine. Cette aire microgéographique constitue la principale région

productrice de moules dans la province du Québec, au Canada. Les problématiques spécifiques étaient d'optimiser l'approvisionnement et le grossissement des moules afin de garantir une certaine pérennité de production pour l'industrie mytilicole déjà en place, mais aussi de permettre à de nouveaux producteurs de pouvoir s'installer. Dans un premier temps, ce projet de recherche visait à évaluer les niveaux de performance de stocks de moule bleue (*Mytilus edulis*) locaux, en fonction de leurs origines et de leurs sites d'élevage. Nous nous sommes notamment intéressés aux variations des performances commerciales de ces stocks (Chapitre 1) puis aux tendances de survie, de croissance et de condition physiologique des moules, à la récolte (Chapitre 2). Dans un second temps, nous avons ciblé les mécanismes de sélection permettant d'obtenir un naissain de moule de qualité afin d'optimiser le niveau de performance de l'élevage de moules (Chapitre 3).

L'originalité de ce projet repose sur une utilisation optimisée de transferts croisés de type "stock-site" afin de décrire les liens potentiels entre (i) la variabilité environnementale et (ii) les variabilités de survie, croissance, condition de l'individu, statut énergétique, expression de gène, productivité et performance commerciale. Le tout en comparant des environnements aussi contrastés que sont des milieux situés en lagune ou au large. Jusqu'à présent, la majorité des études appliquant ces types de transferts ne s'était concentrée que sur les variations de survie et de croissance (e.g. Dickie et al., 1984; Stirling & Okumuş, 1994; Penney et al., 2006; Hughes et al., 2016). L'originalité de ce projet repose également sur le fait qu'il constitue la première étude ayant démontré expérimentalement l'existence d'une pression de sélection, induite par la température et ciblant une certaine taille de post-larves (4,5–7 mm). Cette sélection, permettant d'éliminer les individus les plus sensibles, serait à l'origine de la performance du groupe de moules survivantes placées en culture.

Cette thèse étant présentée sous forme d'articles, chaque chapitre comprend déjà un résumé et une discussion ciblée sur les résultats respectivement présentés. Cette discussion générale a donc pour but de mettre en évidence la portée de l'étude et de tisser les liens existants entre les chapitres, pour souligner les connaissances acquises concernant la mytiliculture, tout en faisant état de certaines hypothèses qui n'ont pas pu être vérifiées ou

considérées au cours de l'étude menée, puis en présentant de nouvelles perspectives, non exhaustives, de la recherche à entreprendre à la suite de ce projet de recherche.

1. CONNAISSANCES ACQUISES CONCERNANT LA MYTILICULTURE

Nos résultats ont mis en lumière l'existence d'une température sélectionnant des juvéniles de moule et induisant une amélioration de la performance du groupe de naissain survivant. Notre approche expérimentale, qui consiste à appliquer un stress thermique semblable aux pics de températures estivales enregistrées dans le site de captage des Îles-de-la-Madeleine (Québec, Canada – lagune du BHA), nous permet d'envisager qu'une température sélective explique la performance différentielle des stocks de moules dans l'archipel depuis plus de 25 ans. Les particularités de cette lagune – taille réduite (~3 km²) et faible profondeur (3-4 m) – induisent un réchauffement précoce de la colonne d'eau. Ce phénomène pose les bases du mécanisme de sélection du naissain de moule (Figure 26), puisqu'il favorise d'abord l'apparition des premiers évènements de ponte (dès la fin mai) puis stimule la croissance estivale du naissain. Ainsi, ce site présente une forte probabilité d'avoir des juvéniles de taille comprise entre 4,5 et 7 mm, au moment du pic de températures estivales (3 à 7 jours où l'eau de mer atteint 22-24 °C, entre la mi-juillet et la mi-août). En mésocosme, l'application d'un stress thermique semblable (24 °C pendant 85 heures) révèle, après 30 jours, une augmentation des taux de mortalité (37 %) ainsi qu'une amélioration de la croissance de la coquille (22 %) et des tissus (51 %) des survivants. Cela suggère ainsi une élimination du naissain sensible et moins performant au sein de cette classe de taille. La sélection semble alors être taille-dépendante puisque ce même stress affecte la croissance de juvéniles de plus petite taille (< 4,5 mm) sans en modifier les taux de survie. Par ailleurs, aucune sélection thermique ne semble affecter les performances des post-larves (< 1 mm).

L'existence d'une telle sélection (Chapitre 3) semble alors constituer la clé de la performance d'élevage observée pour les stocks du BHA (Chapitre 1 et 2). Ce naissain présente notamment une meilleure taille initiale pour commencer sa phase de grossissement,

ainsi que de plus forts niveaux d'expressions de gènes pour des enzymes associées à une réponse au stress cellulaire et aux défenses antioxydantes (Chapitre 2). Durant son grossissement, ce stock est moins sensible aux épisodes de mortalité massive induits par les fortes températures (Myrand & Gaudreault, 1995; Tremblay et al., 1998a; 1998d; Myrand et al., 2000), et maintient des niveaux de survies supérieurs à 90 %, peu importe le site d'élevage utilisé (Myrand & Gaudreault, 1995; Chapitre 2). La forte résistance de ce stock, reliée à son plus fort taux d'hétérozygotie (Tremblay et al., 1998c) permet aux moules d'avoir une demande énergétique moindre pour leur métabolisme de base et donc, d'avoir davantage d'énergie à investir dans la croissance, la reproduction et la résistance au stress (Tremblay et al., 1998a; 1998b; Myrand et al., 2002; 2009a; 2009b). Lors de la récolte, cela se traduit par une plus forte proportion de moules ayant atteint la taille commerciale (> 50 mm), une plus forte masse marchande et donc de plus forts rendements commerciaux (Chapitre 1).

L'ensemble des transferts "stock-site" du projet ont révélé que l'utilisation d'un site de grossissement offshore, situé en pleine mer, constitue une stratégie d'élevage qui permet d'optimiser la production mytilicole (Figure 26). La comparaison des conditions environnementales des sites de croissance en milieu lagunaire (HAM) et en milieu ouvert (BP) a systématiquement montré que les concentrations trophiques sont plus favorables en lagune, mais que le milieu offshore apporte des conditions thermiques non stressantes en saison estivale (Chapitre 1). En effet, la température critique de 20 °C, marquant le seuil d'un stress physiologique chez *M. edulis* (Widdows, 1973; Incze et al., 1980; Myrand et al., 2000; Rayssac et al., 2010; Hiebenthal et al., 2013; Cottrell et al., 2016; Clements et al., 2018), n'est jamais atteinte en milieu offshore alors qu'elle persiste sur une période pouvant durer 20 à 30 jours en lagune. Sous un tel stress thermique, la moule de culture doit entreprendre un trade-off, ou compromis physiologique, afin d'investir plus d'énergie dans les mécanismes de résistance et de défense cellulaire, au détriment de son efficacité d'alimentation, sa physiologie, ses réserves énergétiques, ses taux de croissance et ses chances de survie (Bayne, 1972; 1976; 2004; Zippay & Helmuth, 2012). Lorsque grossies dans le site de BP, les moules ont présenté des concentrations en TAG (triacylglycérols – réserves énergétiques) 50 % plus élevées au moment de la récolte (Chapitre 2).

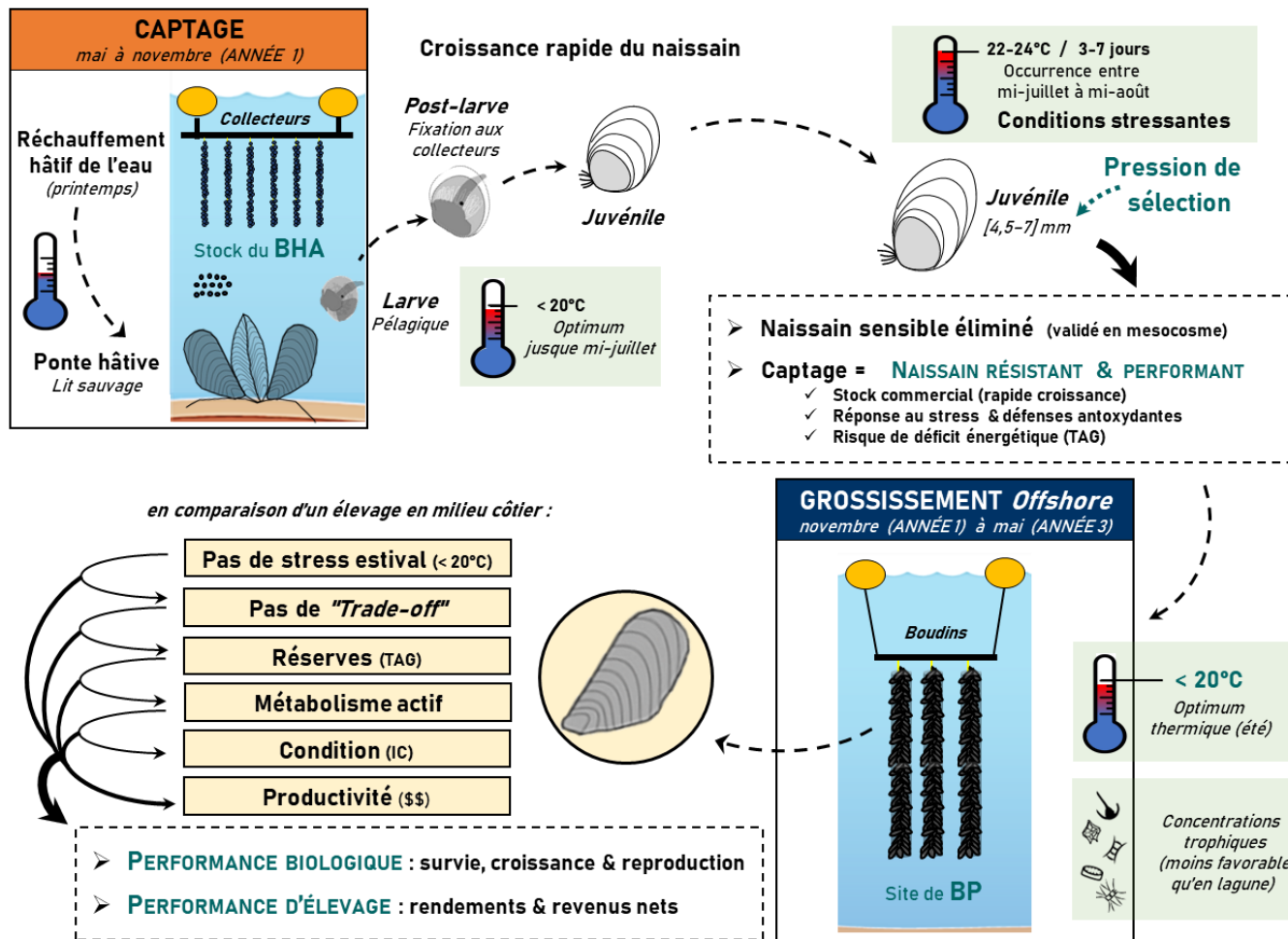


Figure 26. Représentation schématique résumant les mécanismes d'obtention d'un naissain de qualité et les avantages d'une production mytilicole en offshore (au large), tels qu'identifiés au cours du présent projet, avec un stock de naissain de moules capté au BHA puis placé en grossissement au site de BP, aux Îles-de-la-Madeleine (Québec, Canada) BHA = bassin du Havre-Aubert. BP = Baie-de-Plaisance. TAG = triacylglycérols. IC = indice de condition

Sans trade-off (compromis physiologique) et avec plus de réserves énergétiques, les cinétiques de gamétogénèse et de déclenchement de ponte favorisent l'état des moules cultivées en pleine mer (Myrand et al., 2000; Séguin-Heine et al., 2014). La ponte survient alors plus tard, notamment après le maximum de température estivale (Chapitre 1). Par ailleurs, l'avantage engendré sur le métabolisme des moules favorise leur croissance estivale (26 %), double leur indice de condition et stimule la survie de tous les stocks (23 %) (Chapitre 2). Une forte amélioration de la productivité est induite en milieu offshore, puisque trois fois plus de moules de taille commerciale sont récoltées en fin de cycle de production. De même, la masse marchande des stocks récoltés est deux fois plus importante et finalement, les revenus nets sont trois fois plus élevés, par rapport à ceux obtenus en lagune (Chapitre 1). Malgré des coûts de production plus importants dans un modèle d'élevage au large (longue distance aux sites de production, quantité requise en ressources matérielles et humaines), les avantages de l'élevage offshore entraînent une meilleure performance des moules, notamment en termes de survie. Ces avantages engendrent de bons niveaux de productivité et une forte performance commerciale.

Par le passé, beaucoup d'études ont utilisé des transferts croisés de type "stock-site" pour démontrer que la performance de survie des bivalves est principalement influencée par la variabilité du génotype associé au facteur "stock", alors que la performance de croissance est essentiellement liée à la variabilité environnementale associée au facteur "site" (Dickie et al., 1984; Mallet et al., 1987a; 1987b; Mallet & Carver, 1989; Myrand & Gaudreault, 1995; Stirling & Okumuş, 1994; Penney et al., 2006; Hughes et al., 2016). Il est intéressant de constater l'importance des conditions environnementales (facteur "site") sur la performance de survie des moules d'élevage. En effet, ce paramètre de performance présente une importante variabilité en présence de conditions estivales stressantes, telles qu'observées dans la lagune du HAM (Chapitre 2).

2. HYPOTHÈSES NON VÉRIFIÉES DURANT L'ÉTUDE MENÉE

- *Transferts croisés de type "stock-site" et effets reportés*

Dans ce projet de recherche, l'évaluation des niveaux de performance s'est faite selon des transferts de stocks prélevés à différentes échelles spatio-temporelles (sites de captage, années, saisons) puis grossis dans divers sites. L'application de transferts croisés est une méthode reconnue pour tester les effets d'interaction entre génétique et environnement ($G \times E$). Ces transferts permettent de mesurer les variations de fitness (valeur sélective) de diverses populations (ou stocks) pour identifier la réponse phénotypique la plus performante face à une multitude de paramètres environnementaux (Conover & Shulz, 1995; Kawecki & Ebert, 2004; Nuismer & Gandom, 2008; Sanford & Kelly, 2011; Blanquart et al., 2013). De ce fait, l'approche appliquée n'a pas permis de tenir compte des effets éventuels survenus durant le captage (excluant des effets sélectifs tels qu'observés au Chapitre 3). L'historique des stress environnementaux, la variabilité de la ressource trophique rencontrée, ou encore l'intensité de la pression de prédation durant le captage, sont autant de facteurs ayant pu impacter la performance des stocks, lorsque placés en site de grossissement.

Dans le cas du présent projet, on peut se demander si les géniteurs et/ou leur progéniture auraient pu subir des effets négatifs, non sélectifs, variables d'un site de captage à l'autre (Chapitres 1 et 2). De même, avec une récupération des collecteurs opérée à l'automne (naissain de 6 mois) puis au printemps suivant (naissain de 12 mois), on peut se demander si deux stocks saisonniers (même origine et issus des mêmes évènements de ponte) n'auraient pas été affectés différemment. La différence potentielle venant ici des conditions propres à chaque site (d'origine ou d'élevage) durant ces six mois de captage prolongé (Chapitres 1 et 2). Bien qu'il ait été envisagé qu'une récupération des collecteurs après l'hiver engendre une amélioration des performances d'élevage, nos résultats n'ont pas pu valider cette éventualité.

Ces effets potentiels constituent des "effets reportés", ou "*carryover effects*" (Podolsky & Moran, 2006). D'origines diverses, ils peuvent se retranscrire sur chaque stade des cycles

biologiques de la vie marine (Podolsky & Moran, 2006; Ross et al., 2016). Pechenik (2006) parle d' "effet latent" lorsque les expériences subies aux stades précoces du développement ont des répercussions ne s'observant qu'aux stades juvénile et adulte. Ainsi, un retard de métamorphose d'une larve de mollusque peut induire un déficit énergétique néfaste, lors du développement juvénile (Pechenik, 2006). À l'inverse, on parle d' "effet maternel", ou encore d' "effet transgénérationnel reporté", lorsque des évènements vécus par les adultes se répercutent sur le phénotype de la progéniture (e.g. succès de recrutement) (Mousseau & Fox, 1998; Wolf & Wade, 2009; Ross et al., 2016). Chez *M. edulis*, il a été démontré qu'un stress thermique appliqué aux géniteurs peut affecter la morphologie, les réserves en énergie et les taux de croissance larvaires de leur progéniture (Bayne, 1972; Bayne et al., 1975).

Une manière d'aller plus loin pourrait être de reproduire et valider les niveaux de performance obtenus dans ce projet, en milieu contrôlé. Une acclimatation des géniteurs en condition commune permettrait de limiter les effets transgénérationnels reportés sur le naissain. Par ailleurs, un élevage en "jardin commun" ("*common garden*") permet d'évaluer la performance des stocks en conditions partagées, pour cibler le génotype dont la variation phénotypique est la plus adaptée, ou performante (Kawecki & Elbert, 2004; Sanford & Kelly, 2011; Ross et al., 2016). À la manière des transferts croisés de type "stock-site", qui s'appliquent directement dans le milieu naturel, une expérimentation en "jardin commun" s'opère en milieu contrôlé afin d'évaluer l'effet d'un ou plusieurs paramètres en particulier. Néanmoins, une telle expérimentation serait sûrement coûteuse et difficile à appliquer sur des cycles de production de deux ans, tels qu'appliqués dans notre étude. D'autant plus qu'elle risquerait d'établir des résultats qui seraient éloignés de la réalité industrielle.

- *Transferts croisés de type "stock-site" et adaptation locale*

Nous n'avons pas confirmé si les bons taux de croissance des stocks du HAM en lagune, et ceux des stocks de BP élevés en offshore, sont liés à un phénomène d' "adaptation

locale" des stocks dans leurs environnements natifs respectifs, ou si les différences observées sont liées à d'autres effets potentiels (Chapitre 2).

Une adaptation locale est définie par une amélioration de la valeur sélective (fitness) d'un génotype résidant dans son habitat natif. Elle résulte de l'interaction des forces évolutives (i.e. sélection de l'habitat ainsi que dérive, mutation et migration génétiques) (Kawecki & Ebert, 2004; Sanford & Kelly, 2011; Blanquart et al., 2013). Deux études appliquant des transferts réciproques (Mallet et al., 1987a; Stirling & Okumuş, 1994) ont démontré qu'un stock performant en milieu non favorable est d'autant plus performant une fois placé en milieu favorable. Selon nos données, les stocks du HAM présentent les meilleurs taux de croissance en milieu lagunaire (site de HAM – potentiellement exposé à un stress thermique estival) et de bons taux de croissance en milieu ouvert (site de BP – non-exposé au stress estival). Dans ce dernier site, les taux sont similaires à ceux des stocks natifs de BP et meilleurs que ceux provenant du BHA, considérés comme les stocks les plus résistants et performants dans le présent projet (Chapitres 1 et 2). L'hypothèse d'une adaptation locale semblerait pouvoir se vérifier pour le naissain du HAM, performant en milieu non favorable (HAM – site d'origine) et d'autant plus performant en milieu favorable (BP). Par opposition, une "variation contre-gradient" des phénotypes induit une meilleure capacité de croissance (taux de filtration, d'ingestion et d'assimilation) pour des populations provenant d'environnements plus froids. En expérimentation par transferts réciproques, ce phénomène induit un "lissage" des différences de performance face aux conditions rencontrées (voir pour revue Conover & Schultz, 1995). Selon ce phénomène, les populations adaptées aux environnements chauds présentent de bonnes capacités de croissance en milieu tempéré, alors que les autres ont une croissance optimisée dans une fenêtre temporelle restreinte, mais suffisamment efficace pour contrer les différences de performance en fin d'expérience. Il est difficile de savoir si un effet contre-gradient pourrait s'observer avec les stocks natifs de l'étude, considérant les différences environnementales existantes entre les sites. Ici encore, un suivi à haute fréquence des performances de croissance, mené en milieu contrôlé au cours d'un cycle de production complet, pourrait fournir quelques éléments de réponses pour expliquer les tendances spécifiques à chaque stock.

- *Survie en cage vs. survie en élevage*

En condition expérimentale *in situ*, l'utilisation de cages permet de mener, de manière aisée, un suivi de la mortalité et de la croissance d'un groupe d'individus, tout en écartant les effets des interactions biotiques (e.g. prédation). En culture en suspension, la perte de production n'est pas uniquement liée à la mortalité stricte, puisque des pertes par chute, ou glissement, peuvent survenir en fonction des conditions du milieu. La mortalité, d'un point de vue industriel, pourrait alors davantage correspondre aux pertes associées à la mortalité stricte couplées aux pertes par chute de moules.

Selon Lachance et al. (2008; 2011), la force d'attachement des moules est corrélée à la production de byssus, qui varie selon l'intensité du stress subi durant l'été. En condition industrielle aux Îles-de-la-Madeleine, la perte de moules par glissement ("*fall-off*") a été évaluée à 23–60 g boudin⁻¹ jour⁻¹, en période estivale (Lachance et al., 2011). Parallèlement, Nicastro et al. (2010) ont montré que la force d'attachement en milieu offshore est favorisée par l'absence de condition stressante du milieu. Si l'on considère ces aspects-là, les taux de survie observés en cage pourraient avoir donné une estimation légèrement décalée de la réalité industrielle. De même, en considérant que les pertes par glissement auraient pu être plus marquées en milieu lagunaire (site de HAM), il est possible que les différences de survie entre nos deux sites d'élevage auraient pu être amplifiées (Chapitre 2). Bien que cet aspect puisse sembler assez négligeable, il pourrait être intéressant d'estimer les pertes induites après 18 mois de croissance dans les deux sites, et les comparer aux données de mortalités strictes obtenues en cage.

- *Comparaison des niveaux d'expressions de gènes*

Les résultats des analyses génomiques (Chapitre 2) ont montré que le naissain du BHA présentait une forte expression de gène associé aux défenses antioxydantes (e.g. catalase) et à la réponse au stress cellulaire (e.g. HSP70). Il semblerait judicieux de reproduire, dans un premier temps, des analyses génomiques selon une approche en jardin commun ou par

transferts croisés, pour les adultes en élevage (initialement prévu dans ce projet). En effet, il n'est pas évident de savoir si les niveaux d'expressions mesurés sur les stocks de naissain illustrent uniquement les différences de performance de leurs génotypes respectifs, ou si la variabilité environnementale de chaque site de captage peut avoir exercé une influence sur le niveau d'expression de gène observé. Néanmoins, nos résultats ont suggéré qu'il existait de faibles différences des paramètres environnementaux entre les sites de captage, au moment de la récupération des collecteurs et de l'échantillonnage du naissain pour ses analyses.

- *Retard de la métamorphose*

Dans le Chapitre 3, il est intéressant de constater que les larves ont retardé de plus en plus leur métamorphose (taille de la PII) entre les lots #2 (batch #2 – captage au début juillet) et lots #5 (batch #5 – captage à la fin août), alors que le seuil stressant de 20 °C était atteint dès les premiers jours du mois de juillet. Les liens des variations de la taille de la PII avec la température et les conditions trophiques (déclencheur trophique de fixation) sont discutés dans l'article. Cependant, il semble difficile de savoir jusqu'à quelle taille la larve pourrait se maintenir avant de finalement se métamorphoser. Pour chaque stock et lot analysé, on peut se demander si la PII moyenne mesurée fait référence à un délai de métamorphose avéré, ou tout simplement à l'atteinte de la compétence larvaire (stade pédivéligère) dans des conditions ayant favorisé une croissance rapide et donc de plus fortes valeurs de taille à la métamorphose. Dans le cas d'un délai de métamorphose, on peut se demander s'il existe une PII_{MAX} ? Pour *Mytilus edulis*, les valeurs maximales reportées ont évolué de 415 μm (Bayne, 1965 – Milieu contrôlé), à 422 μm (Martel et al., 2014 – Lagune du BHA) pour finalement atteindre une taille maximale de 447 μm (Chapitre 3 – Lagune du BHA). Considérant que la morphométrie de la coquille larvaire des bivalves peut constituer un outil paléoclimatique (Lutz & Jablonski, 1978) et que les valeurs maximales de PII observées dans la lagune du BHA ont peut-être augmenté suite à l'augmentation de la température de l'eau du fait des changements globaux (Galbraith et al., 2020), la perspective d'un programme de suivi commun des variations de température et de l'évolution de la taille de la PII chez différentes

espèces pourrait constituer un outil supplémentaire pour suivre l'évolution climatique dans des zones aquacoles données. Néanmoins, les mécanismes et comportements associés au retard de métamorphose sont bien connus pour les invertébrés marins (Bishop et al., 2006). Ceux-ci se concrétisent toujours, soit par la métamorphose, soit par la mort de l'individu.

3. PERSPECTIVES DE RECHERCHE

L'aboutissement d'un tel projet s'accompagne logiquement de questions, de nouvelles idées d'explorations ou d'envies d'élargissements des connaissances acquises. Cette thèse ouvre donc la porte à de multiples perspectives de recherches s'inscrivant dans le sillage des contributions de l'étude, à savoir la sélection d'un naissain de qualité et l'intérêt du développement offshore de l'aquaculture. En voici donc quelques propositions.

- *Validation des conditions d'application de la sélection observée*

L'existence d'une pression de sélection, comme prémisses de l'obtention d'un naissain de qualité pour la mytiliculture, ne dévoile toujours pas l'entière du mystère de la performance du naissain du BHA. D'autres études sont encore à mener pour valider l'importance d'un tel phénomène.

L'effet d'une seule température a été testé en condition expérimentale (24 °C). Or, les données du projet ont montré que le maximum thermique estival au BHA suit une variabilité interannuelle en termes de température (22 – 24 °C), de durée (3 – 7 jours) et d'occurrence (de mi-juillet à mi-août). En considérant les probables augmentations de la température de l'eau du golfe du Saint-Laurent dans les années à venir (Galbraith et al., 2020), et pour définir les limites de la pression de sélection mise en lumière, il semble nécessaire d'observer les effets d'un stress thermique selon les gradients (i) de température et (ii) de durée de stress induit. En reprenant le mode expérimental du Chapitre 3, il pourrait être intéressant de tester

les fluctuations de performance du naissain (4,5 – 7 mm) pour des températures (pas = 1 °C) s'étirant de 20 °C (température critique) à 28 °C (température létale), ainsi que pour des durées de stress (pas = 1 jour) variant de deux à sept jours, voire plus selon les niveaux de mortalité induits. La mise en évidence d'un plus large éventail de températures sélectives, effectif sur une large période, viendrait vérifier si une pression thermique sélective s'applique tous les ans et de manière homogène dans la lagune du BHA. Ou à l'inverse, s'il existe une variabilité de l'effet sélectif chaque année, constituant ainsi les premiers arguments de la variabilité interannuelle de la performance d'élevage (Chapitre 1).

Le Chapitre 3 défend l'idée que la sélection repose sur les liens entre un réchauffement hâtif de l'eau, une ponte hâtive et une croissance rapide du naissain. Par ailleurs, il est discuté dans l'article que la sensibilité du naissain (< 4,5mm) pourrait être liée à l'initiation du développement des gonades, pour cette classe de taille donnée. Un pic de chaleur arrivant plus tardivement dans l'été pourrait induire une meilleure efficacité de sélection, puisque davantage d'individus fixés aux collecteurs auraient atteint une grande taille et initié le développement de leurs gonades. Pour valider ces hypothèses dans le milieu naturel, il pourrait être envisagé d'immerger plusieurs collecteurs en début de saison de captage dans la lagune du BHA. Un suivi à haute fréquence d'échantillonnage serait mené durant l'été, pour évaluer la proportion de naissain de taille > 4,5 mm, lors de l'apparition du maximum thermique estivale. Ce point permettrait de vérifier qu'une majorité du naissain récupéré en fin de saison a bien subi la sélection. En parallèle, une classification des stades de développement des gonades pourrait être menée, en adaptant la méthode par histologie décrite par Duinker et al. (2008), qui ont utilisé une surface de tissu mantellique de 2 × 2 mm. Ce suivi permettrait de détecter le moment de la saison où les juvéniles ont initié le remplissage des acini (sacs glandulaires) par des cellules germinales immatures. Cette phase marque l'apparition de besoins énergétiques destinés au développement des gonades. Son observation sur le naissain capté validerait l'hypothèse que la sensibilité au stress est taille-dépendante et reliée à l'initiation de la maturité du naissain.

- *Caractérisation génétique du naissain sélectionné*

Il y a 25 ans, les analyses de la variabilité génomique se faisaient par estimation de l'hétérozygotie (étude du polymorphisme allélique d'un locus donné, par électrophorèse). Ces analyses ont aujourd'hui laissé place à des méthodes plus récentes : e.g. expressions de gènes cibles évaluées via des marqueurs de séquences exprimées (microsatellites MS; polymorphisme de nucléotide simple SNP; polymorphisme de long fragment amplifié AFLP). L'intérêt de ces méthodes est qu'elles permettent d'évaluer les niveaux de variabilité génomique directement depuis l'ADN, plutôt que depuis les protéines qui en sont traduites (Saavedra & Bachère., 2006; Gosling, 2015f). Dans le Chapitre 2, l'analyse des variations d'expressions de gènes a révélé que le naissain capté au BHA présentait de forts taux d'expressions associés à une réponse au stress cellulaire (gène HSP70) et aux défenses antioxydantes (gène catalase). Il a aussi été démontré que la résistance du naissain du BHA est reliée à son taux élevé en hétérozygotie (Tremblay et al., 1998c), ce qui induit une meilleure respiration mitochondriale (Tremblay et al., 1998b), une meilleure activité lysosomale (Tremblay et al., 1998d) et une demande énergétique moindre pour le métabolisme de maintien (Tremblay et al., 1998a; 1998b; 1998d; Myrand et al., 2002).

Une comparaison des niveaux d'expressions de gènes, sur des moules échantillonnées juste après l'occurrence d'un stress estival, pourrait permettre de caractériser les différences génétiques caractérisant les stocks locaux. En plus des gènes utilisés au Chapitre 2, d'autres pourraient servir pour caractériser l'expression associée à certaines enzymes du métabolisme aérobie, impliquées dans la réduction mitochondriale du dioxygène (*Cytochrome oxydase 1*; Woo et al., 2011; Gallardi et al., 2021), la protéolyse (*Cathepsin B*, *Cathepsin L* et *Ubiquitin C*; de Cerio et al., 2013; Gurney-Smith et al., 2013) et la glycolyse (*Glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase* et *Lectin*; Pales Espinosa et al., 2010; Gallardi et al., 2021). Ou encore, d'autres enzymes du métabolisme anaérobie (*Malate deshydrogenase*; Fields et al., 2006). L'ensemble de ces gènes permettrait aussi de faire le lien avec l'activité enzymatique mesurée par Tremblay et al. (1998b, 1998d).

D'autres points d'investigations, mais non des moindres, seraient de poursuivre les efforts de cartographie génétique des bivalves d'intérêt aquacole. L'ordination de marqueurs moléculaires le long du génome d'une espèce donnée, nécessite un très grand nombre de marqueurs (MS, SNP, AFLP) pour pouvoir identifier et localiser rapidement des traits quantitatifs de caractère d'intérêts (QTL, ou "*quantitative trait loci*") reliés à la performance de croissance, la résistance aux maladies, ou encore la résistance aux conditions de l'environnement (Gosling, 2015f; Abdelrahman et al., 2017) et servir d'information d'intérêt pour les programmes de production en éclosion (Liu & Cordes, 2004). Pour l'heure, cet aspect de la génomique s'est développé que pour peu d'espèces élevées en aquaculture, et concerne essentiellement des poissons comme par exemple : le saumon de l'Atlantique (Moen et al., 2009), le poisson chat (Wang et al., 2016), la truite arc-en-ciel (Campbell et al., 2014) et le tilapia (Liu et al., 2014). Chez les bivalves, les travaux les plus avancés concernent surtout l'huître japonaise (Sauvage et al., 2010) et le pétoncle de baie (Li et al., 2012).

Pour la moule bleue, les travaux de Lallias et al. (2007; 2009) constituent les bases d'une cartographie génétique pouvant servir aux études d'évaluation de la variabilité génétique observable entre des stocks, comme ceux du présent projet. Très récemment, plusieurs travaux ont séquencé le génome de *Mytilus galloprovincialis* (Gerdol et al., 2020), *M. corruscus* (Li et al., 2020 ; Yang et al., 2021) et de *M. edulis* (Corrochano-Fraile et al., 2021). Une application directe de ces avancées à notre étude serait de voir (i) comment le naissain performant et résistant du BHA se différencie du naissain moins résistant éliminé par pression de sélection lors du maximum thermique, puis (ii) comment le stock performant capté au BHA se distingue de celui provenant du HAM ; qui est relativement intéressant pour l'industrie locale, mais moins performant que celui du BHA, malgré les 25 années de transferts systématiques (Chapitre 1, 2 et 3). Les pistes de réponses les plus probables pour expliquer le maintien des différences phénotypiques sont :

- (i) L'homogénéisation des phénotypes nécessite une plus grande échelle de temps (évolution) au BHA, or l'espérance de vie des moules peut atteindre 20 – 25 ans. Il existe aussi plusieurs bancs de géniteurs dans la lagune (Toupoint et al., 2012a) et de potentiels

flux de gènes avec l'extérieur de la lagune, tels que suggérés par les modèles hydrodynamiques (Guyondet & Koutitonski, 2008).

(ii) Plusieurs bancs de moules sauvages ont été référencés dans la lagune du HAM (Tremblay et al., 1998c). Il existe un fort potentiel de connectivité (flux de gènes) avec la lagune de GE, et avec le milieu ouvert (Guyondet & Koutitonski, 2008). Par ailleurs, la cinétique de réchauffement de l'eau dans la lagune du HAM, ne permet probablement pas de stimuler les événements de pontes au printemps, la croissance rapide du naissain et la sélection thermique, comparativement à la lagune du BHA (Chapitre 3).

- *Application des mécanismes de sélection à d'autres sources de naissain*

Si les mécanismes de sélection reposent effectivement sur la configuration (superficie et profondeur) de la lagune du BHA, son application sur d'autres stocks de naissain pourrait constituer un approvisionnement de qualité, mais provenant d'une autre origine. Dans un premier temps, cette sélection pourrait être appliquée aux différents stocks disponibles sur l'archipel. Un prélèvement de plusieurs moules adultes (> 50 mm) pourrait être opéré là où des lits sauvages ont été identifiés (Tremblay et al., 1998c). Puisqu'aucun lit de géniteurs provenant de l'extérieur des lagunes n'est connu, des prospections pourraient être menées pour définir des sources d'approvisionnement sauvage en milieu offshore. À défaut, un échantillonnage pourrait être effectué sur les structures mytilicoles (bouées et ancrages), tel qu'effectué par Myrand & Gaudreault (1995). Une acclimatation en conditions optimales de croissance serait opérée après collection des géniteurs, telle qu'énoncée dans le Chapitre 3. Les étapes d'éclosion (apports alimentaires, ponte induite par choc thermique, fécondation, élevage larvaire) seraient menées en suivant les procédures et recommandations de Helm et al. (2004). Enfin, une pression de sélection serait appliquée sur des juvéniles dont la taille est semblable à celle révélée au Chapitre 3 (4,5 – 7 mm). Lorsque le critère de boudinage est atteint (proportion en naissain de 15 mm > 35 % – Chapitre 1), une évaluation des niveaux de performance (taux de survie, de croissance et contenu lipidique – Chapitre 3) suffirait à

comparer l'efficacité de la pression sélective exercée sur les différentes sources de naissain utilisées. Cette procédure pourrait être renouvelée avec des géniteurs provenant de l'extérieur à l'archipel (e.g. Île-du-Prince-Édouard, Nouveau-Brunswick, Nouvelle-Écosse). Ultiment, les mécanismes de sélection permettant d'obtenir un naissain de qualité, peu importe l'origine des géniteurs, pourraient établir les bases d'une production en éclosion. Un tel procédé permettrait de produire un naissain plus performant que celui capté dans le milieu naturel, et disponible pour l'industrie mytilicole du sud du golfe du Saint-Laurent.

- *Prédire l'avenir de la mariculture dans le golfe du Saint-Laurent*

Les mécanismes de sélection du naissain, basés sur la cinétique du réchauffement de l'eau, pourraient être appliqués aux modèles de prédiction liés au changement climatique (e.g. Steeves et al., 2018). L'utilisation de ces modèles servirait à définir à quel moment les profils thermiques permettront d'observer un tel phénomène dans une autre zone mytilicole de la région (e.g. golfe du Saint-Laurent).

L'avenir de la mytiliculture dans la région pourrait être menacé si les pratiques d'élevage restent concentrées dans les zones côtières. En effet, les modèles de prédictions des milieux conchylicoles côtiers ont défini une augmentation du nombre de jours consécutifs où la température de l'eau est au-delà des 22 °C (Steeves et al., 2018). Selon les données, cette durée passerait de 7 jours par an en moyenne dans la période 1986 – 1990, à plus de 50 jours par an pour la période 2046 – 2050. Si une augmentation de la croissance annuelle des bivalves est envisagée sous l'effet de l'accroissement des températures (Steeves et al., 2018), l'augmentation de leurs besoins nutritifs induira aussi une forte pression sur les communautés phytoplanctoniques (Filgueira et al., 2016), et abaissera la capacité de support de certaines zones d'élevage côtier (Guyondet et al., 2015). Les interactions entre augmentation des températures et limitation en ressources nutritives induiraient ainsi une augmentation des taux de mortalité des moules (Clements et al., 2018). Face au changement climatique, il existe trois grands types de réponses des individus, populations, ou espèces :

l'acclimatation, l'adaptation et le déplacement. Les ectothermes marins peuvent s'acclimater en déplaçant les limites de leurs fenêtres thermiques, cela impliquant des trade-off physiologiques (Pörtner, 2001). Les organismes adaptés sont ceux ayant pu développer une meilleure capacité de ventilation et de circulation de l'oxygène, pour garantir le maintien d'une capacité aérobie positive (Pörtner, 2001; 2002). Enfin, Jones et al. (2010) ont déjà reporté un déplacement vers le nord (350 Km) de la limite géographique (température létale) de la moule bleue, le long des côtes Atlantique américaines entre 1960 et 2006. À l'échelle du golfe du Saint-Laurent, une intensification de la mytiliculture vers les régions du nord (Gaspésie, Côte-Nord) pourrait également être envisageable à moyen-long terme, dans un contexte de réchauffement. Certaines études supportent que l'élevage de l'huître américaine sera plus adapté que celui de la moule bleue (Callaway et al., 2012; Filgueira et al., 2016; Steeves et al., 2018). Pour l'heure, il semble primordial de protéger la source d'approvisionnement en naissain performant (BHA) pour la mytiliculture des Îles-de-la-Madeleine. Pour éviter un déclin de la densité des géniteurs dans cette lagune, des programmes d'ensemencement de moules adultes pourraient être renouvelés de la même manière que cela fut opéré en 2009 (Cyr & Bourque, 2012). Parallèlement, les méthodes d'élevage mytilicole en pleine mer semblent être une stratégie importante à développer, afin de contourner certains problèmes liés au réchauffement des masses d'eau.

- *Enjeux et perspectives du développement offshore de l'aquaculture globale*

L'aquaculture offshore globale se situe toujours dans un état initial. Les résultats encourageants du présent projet (Chapitre 1 et 2) constituent des arguments supplémentaires pour promouvoir le développement de l'élevage maricole au large, aussi bien sur une échelle microgéographique comme celle de la zone d'étude choisie (Îles-de-la-Madeleine), que sur une échelle plus régionale (golfe du Saint-Laurent), voire globale. Les enjeux et problématiques associés à ce mode d'élevage s'inscrivent donc dans une réflexion globale, bien que les bénéfices de la conchyliculture offshore soient de plus en plus référencés (e.g. Langan, 2012; Mizuta & Wikfors, 2019; Weitzman et al., 2019; Mascorda Cabre et al., 2021).

Du point de vue industriel, l'élevage au large nécessite un équipement plus adapté face aux turbulences (filère, bateau, équipement de remontée de la production submergée), induisant alors des coûts globaux plus importants qu'en élevage côtier traditionnel. L'étude technico-commerciale du projet (Chapitre 1) a démontré une amélioration des revenus nets ($\times 3$) dans le site de BP. Cependant, seuls les coûts de revient et coûts variables (e.g. durée nécessaire pour se rendre sur les sites d'élevage, temps de travail moyen passé pour chaque opération de production) ont été pris en considération. Il pourrait être intéressant d'évaluer la rentabilité d'un tel plan d'affaires en considérant l'intégralité des dépenses associées, dont tous les frais fixes. La recherche constante de nouvelles stratégies pour réduire ces coûts a encouragé le développement des plateformes multi-usages en offshore, comme l'association de la mytiliculture et des parcs éoliens (Ferreira et al., 2009; Griffin et al., 2015) ou encore l'aquaculture multitrophique intégrée (Troell et al., 2009; Chopin, 2013; Buck et al., 2018).

Du point de vue administratif et de gouvernance, le développement offshore généralisé à divers secteurs a induit une accélération de la compétition pour l'espace océanique (Yates & Bradshaw, 2018). Les temps de prospection et d'organisation de l'espace marin représentent un point critique pour le développement de l'aquaculture au large, malgré l'existence et la connaissance de nombreuses zones aux conditions adaptées pour la mariculture (Kapetsky et al., 2013; Oyinlola et al., 2018; Weiss et al., 2018). Les différents acteurs de l'aquaculture espèrent que ce développement en haute mer s'accompagne d'une amélioration des procédures politiques et d'une accélération de l'attribution des permis d'exploitation. Il est également souhaité que l'élevage au large soit l'occasion de renforcer davantage la coopération scientifique, politique et industrielle. Une telle coopération permettrait de garantir la performance de la mariculture offshore, en associant rentabilité pour le producteur et biosécurité alimentaire pour le consommateur (Galparsoro et al., 2020).

Du point de vue sociétal, les bienfaits de l'aquaculture ne sont pas assez connus (Alleway et al., 2019) et l'élevage intensif peut générer une image négative sur la conchyliculture (Gentry et al., 2017). Une amélioration de la perception du public pourrait être induite en exposant les changements des pratiques et en mettant en avant les effets

bénéfiques de l'élevage offshore (Mascorda Cabre et al., 2021). Certains auteurs mentionnent l'importance de souligner que ce type d'élevage représente une alternative puissante face aux effets du réchauffement de l'eau (e.g. Mizuta et al., 2019; Chapitre 1 et 2), produisant une ressource durable pour l'alimentation humaine (e.g. Suplicy, 2020) et proposant un ensemble d'habitats physiques et de structures d'agrégation biologique (e.g. Callier et al., 2018, Clavelle et al., 2019) ainsi qu'une multitude de zones de protection et de conservation de la biodiversité marine (e.g. Le Gouvello et al., 2017, zu Ermgassen et al., 2020).

4. CONCLUSION

Pour conclure, le présent projet apporte de nouveaux éléments de réponse pour optimiser l'approvisionnement en juvéniles et le grossissement de moules en site d'élevage. Ce travail doctoral constitue la première étude démontrant l'existence d'une pression de sélection induite par des patrons de température. Cette pression sélective agit comme prémisses de l'obtention d'un naissain de qualité, dont la résistance et la performance en condition d'élevage sont les garants d'une productivité et de rendements commerciaux importants. Les résultats obtenus au cours de ce projet constituent également des arguments puissants pour promouvoir le développement de l'aquaculture au large. L'approche comparative, mise en pratique, démontre l'alternative durable et rentable que constitue cette stratégie d'élevage face aux conditions stressantes observables dans l'environnement côtier.

La portée de ces travaux de recherche s'inscrit dans la lignée de l'ensemble des travaux menés depuis presque 30 ans, visant à garantir la pérennité de la production mytilicole québécoise. Dans ce sens, le présent projet de doctorat a démontré l'intérêt de protéger et d'exploiter de manière durable les gisements naturels de géniteurs, mais aussi de promouvoir l'élevage au large afin de mieux appréhender et contourner les contraintes des changements environnementaux à venir. Enfin, le mécanisme de sélection mis en lumière ouvre de nouvelles pistes de développements concernant l'approvisionnement en naissain pour la mytiliculture.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abdelrahman, H., El Hady, M., Alcivar-Warren, A., Allen, S., Al-Tobasei, R., Bao, L., Beck, B., Blackburn, H., Bosworth, B., Buchanan, J., Chappell, J., Daniels, W., Dong, S., Dunham, R., Durland, E., Elaswad, A., Gomez-Chiarri, M., Gosh, K., Guo, X., Hackett, P., Hanson, T., Hedgecock, D., Howard, T., Holland, L., Jackson, M., Jin, Y., Khalil, K., Kocher, T., Leeds, T., Li, N., Lindsey, L., Liu, S., Liu, Z., Martin, K., Novriadi, R., Odin, R., Palti, Y., Peatman, E., Proestou, D., Qin, G., Reading, B., Rexroad, C., Roberts, S., Salem, M., Severin, A., Shi, H., Shoemaker, C., Stiles, S., Tan, S., Tang, K.F.J., Thongda, W., Tiersch, T., Tomasso, J., Tri Prabowo, W., Vallejo, R., van der Steen, H., Vo, K., Waldbieser, G., Wang, H., Wang, X., Xiang, J., Yang, Y., Yant, R., Yuan, Z., Zeng, Q., Zhou, T., 2017. Aquaculture genomics, genetics and breeding in the United States: current status, challenges, and priorities for future research. *BMC Genom.* 18: 1-23. <https://doi.org/10.1186/s12864-017-3557-1>
- D'Abramo, L.R., Slater, M.J., 2019. Climate change: response and role of global aquaculture. *J. World Aquac. Soc.* 51: 710-714. <https://doi.org/10.1111/jwas.12643>
- Abrams, P.A., Leimar, O., Nylin, S. Wiklund, C., 1996. The effect of flexible growth rates on optimal sizes and development times in a seasonal environment. *Am. Nat.* 147: 381-395. <https://doi.org/10.1086/285857>
- Aghzar, A., Talbaoui, M., Benajiba, M.H., Presa, P., 2012. Influence of depth and diameter of rope collectors on settlement density of *Mytilus galloprovincialis* spat in Baie de M'diq (Alboran Sea). *Mar. Freshw. Behav. Physiol.* 45: 51-61. <https://doi.org/10.1080/10236244.2012.678759>
- Alkanani, T., Parrish, C.C., Thompson R.J., McKenzie C.H., 2007. Role of fatty acids in cultured mussels, *Mytilus edulis*, grown in Notre Dame Bay, Newfoundland. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 348: 33-45. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.02.017>
- Alleway, H.K., Gillies, C.L., Bishop, M.J., Gentry, R.R., Theuerkauf, S.J., Jones, R., 2019. The ecosystem services of marine aquaculture: valuing benefits to people and nature. *Bioscience* 69: 59-68. <https://doi.org/10.1093/biosci/biy137>
- Almada-Villela, P.C., Davenport, J., Gruffydd, L.D., 1982. The effects of temperature on the shell growth of young *Mytilus edulis* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 59: 275-288. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(82\)90121-6](https://doi.org/10.1016/0022-0981(82)90121-6)

- Alunno-Bruscia, M., Petraitis, P.S., Bourget, E., Fréchette, M., 2000. Body size-density relationship for *Mytilus edulis* in an experimental food-regulated situation. *Oikos* 90: 28-42. <http://dx.doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.900104.x>
- Aminot, A., Chaussepied, M., 1983. Manuel des analyses chimiques en milieu marin. Centre national pour l'exploitation des océans CNEXO, Brest, France. 395 p.
- Anderson, M.J., Connell, S.D., 1999. Predation by fish on intertidal oysters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 187: 203-211. <https://doi.org/10.3354/meps187203>
- Anderson, M.J., Gorley, R.N., Clarke, K.R., 2008. PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to software and statistical methods. PRIMER-E: Plymouth, UK. 214 p.
- Androuin, T., Barbier, P., Forêt, M., Thomas, M., Archambault, P., Winkler, G., Tremblay, R., Olivier, F., 2021. Pull the trigger: interplay between benthic and pelagic cues driving the early recruitment of natural bivalve assemblage. *Ecosphere* (In press): e03672. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3672>
- Anestis, A., Lazou, A., Portner, H.O., Michaelidis, B., 2007. Behavioral, metabolic, and molecular stress responses of marine bivalve *Mytilus galloprovincialis* during long-term acclimation at increasing ambient temperature. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 293: R911-R921. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00124.2007>
- Asche, F., Roll, K.H., Sandvold, H.N., Sørvig, A., Zhang, D., 2013. Salmon aquaculture: larger companies and increased production. *Aquac. Econ. Manag.* 17: 322-339. <https://doi.org/10.1080/13657305.2013.812156>
- Avdelas, L., Avdic-Mravljje, E., Borges Marques, A.C., Cano, S., Capelle, J.J., Carvalho, N., Cozzolino, M., Dennis, J., Ellis, T., Fernández Polanco, J.M., Guillen, J., Lasner, T., Le Bihan, V., Llorente, I., Mol, A., Nicheva, S., Nielsen, R., van Oostenbrugge, H., Villasente, S., Visnic, S., Zhelev, K., Asche, F., 2021. The decline of mussel aquaculture in the European Union: causes, economic impacts and opportunities. *Rev. Aquacult.* 13: 91-118. <https://doi.org/10.1111/raq.12465>
- Babarro, J.M.F., Abad, M.J., 2013. Co-existence of two mytilid species in a heterogeneous environment: mortality, growth and strength of shell and byssus attachment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 476: 115-128. <https://doi.org/10.3354/meps10122>
- Barange, M., Bahri, T., Beveridge, M.C.M., Cochrane, K.L., Funge-Smith, S. Poulain, F., 2018. Impacts of climate change on fisheries and aquaculture: synthesis of current knowledge, adaptation and mitigation options. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Fisheries and Aquaculture Technical Paper n° 627. Rome, Italy. 628 p.

- Bayne, B.L., 1965. Growth and the delay of metamorphosis of the larvae of *Mytilus edulis* (L.). *Ophelia* 2: 1-47. <https://doi.org/10.1080/00785326.1965.10409596>
- Bayne, B.L., 1971. Some morphological changes that occur at the metamorphosis of the larvae *Mytilus edulis*. In: Crisp, D.J. (Ed.), Proceedings of the fourth European marine biology symposium. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 259-280.
- Bayne, B.L., 1972. Some effects of stress in the adult on the larval development of *Mytilus edulis*. *Nature* 237: 459. <https://doi.org/10.1038/237459a0>
- Bayne, B.L., 1975. Reproduction in bivalve molluscs under environmental stress. In: Vernberg, F.J. (Ed.), Physiological ecology of estuarine organisms. University of South Carolina Press, Columbia, NY, USA. pp. 259-277.
- Bayne, B.L., 1976. The biology of mussel larvae. In: Bayne, B.L. (Ed.), Marine mussels: their ecology and physiology. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 81-120. <https://doi.org/10.1113/expphysiol.1976.sp002367>
- Bayne, B.L., 1984. Responses to environmental stress: tolerance, resistance and adaptation. In: Gray, J.S., Christiansen, M.E. (Eds.), Marine biology of Polar Regions and effects of stress on marine organisms. Proceeding of the 18th European Marine Biology Symposium, Aug. 1983, University of Oslo, Oslo, Norway. pp. 331-349.
- Bayne, B.L., 2004. Phenotypic flexibility and physiological tradeoffs in the feeding and growth of marine bivalve molluscs. *Integr. Comp. Biol.* 44: 425-435. [https://doi.org/10.1016/0077-7579\(73\)90060-4](https://doi.org/10.1016/0077-7579(73)90060-4)
- Bayne, B. L., 2017. Temperature effects and other manifestations of stress. In: Bayne, B.L (Ed.), Developments in Aquaculture and Fisheries Science, Vol. 41, Biology of Oysters. Elsevier, Academic Press, London, UK. pp. 505-563. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803472-9.00008-X>
- Bayne, B.L., Newell, R.C., 1983. Physiological energetics of marine molluscs. In: Saleuddin, A.S.M, Wilbur, K.M. (Eds.), The mollusca, Vol. 4. Academic Press, New York, NY, USA. pp. 407-515. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-751404-8.50017-7>
- Bayne, B.L., Gabbott, P.A., Widdows, J., 1975. Some effects of stress in the adult on the eggs and larvae of *Mytilus edulis* L. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 55: 675-689. <https://doi.org/10.1017/S0025315400017343>

- Bayne, B.L., Widdows, J., Thompson, R.J., 1976. Physiological integrations. In: Bayne, B.L. (Ed.), *Marine mussels: their ecology and physiology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 261-299.
- Belzile, C., Brugel, S., Nozais, C., Gratton, Y., Demers, S., 2008. Variations of the abundance and nucleic acid content of heterotrophic bacteria in Beaufort Shelf waters during winter and spring. *J. Mar. Sys.* 74: 946-956. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2007.12.010>
- Bergé, J.P., Barnathan, G., 2005. Fatty acids from lipids of marine organisms: molecular biodiversity, roles as biomarkers, biologically active compounds, and economical aspects. In: Ulber, I.R., LeGall, Y. (Eds.), *Advances in biochemical engineering/biotechnology*. Springer-Verlag, Heidelberg, Germany. pp. 49-125. <http://dx.doi.org/10.1007/b135782>
- Bishop, C.D., Huggett, M.J., Heyland, A., Hodin, J. Brandhorst, B.P., 2006. Interspecific variation in metamorphic competence in marine invertebrates: the significance for comparative investigations into the timing of metamorphosis. *Integr. Comp. Biol.* 46: 662-682. <https://doi.org/10.1093/icb/icl043>
- Blanquart, F., Kaltz, O., Nuismer, S., Gandon, S., 2013. A practical guide to measuring local adaptation. *Ecol. Lett.* 16: 1195-1205. <https://doi.org/10.1111/ele.12150>
- Bourque, F., Myrand, B., 2007a. Essais de stratégies pour contrer l'effet négatif des algues sur la collecte de moules au bassin du Havre-Aubert. MAPAQ, DIT, Rapport de R-D, Gaspé, QC, Canada, n° 157. 13 p.
- Bourque, F., Myrand, B., 2007b. Traitement des collecteurs de moules à la saumure pour contrer la prédation par les étoiles de mer. MAPAQ, DIT, Rapport de R-D Gaspé, QC, Canada, n° 160. 20 p.
- Bourque, F., Myrand, B., 2010. Boudinage estival en lagune aux Îles-de-la-Madeleine. MAPAQ, DIT, Rapport de R-D, Gaspé, QC, Canada, n° 189. 15 p.
- Bourque, F., Myrand, B., 2014. Potentiel de production mytilicole en milieu ouvert aux Îles-de-la-Madeleine. Merinov, Rapport de R-D, Gaspé, QC, Canada, n° 14-09. 34 p.
- Bourque, F., Myrand, B., Toupoint, N. Tremblay, R., 2014. Facteurs responsables du succès de l'approvisionnement en naissain de moules de qualité dans le bassin du Havre Aubert aux Îles-de-la-Madeleine. Merinov, Rapport de R-D, Gaspé, QC, Canada, n° 14-13. 33 p.

- Bradford, M.M., 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Anal. Biochem.* 72: 248-254. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(76\)90527-3](https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3)
- Brenko, M.H., Calabrese, A. 1969. The combined effects of salinity and temperature on larvae of the mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* 4: 224-226. <https://doi.org/10.1007/BF00393897>
- Britten, H.B. 1996. Meta-analyses of the association between multilocus heterozygosity and fitness. *Evolution* 50: 2158-2164. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1996.tb03606.x>
- Broitman, B.R., Blanchette, C.A., Menge, B.A., Lubchenco, J., Krenz, C., Foley, M., Raimondi, P.T., Lohse, D., Gaines, S.D., 2008. Spatial and temporal patterns of invertebrate recruitment along the west coast of the United States. *Ecol. Monogr.* 78: 403-421. <https://doi.org/10.1890/06-1805.1>
- Brokordt, K., Pérez, H., Herrera, C., Gallardo, A., 2015. Reproduction reduces HSP70 expression capacity in *Argopecten purpuratus* scallops subject to hypoxia and heat stress. *Aquat. Biol.* 23: 265-274. <https://doi.org/10.3354/ab00626>
- Brown, M.R., Jeffrey, S.W., Volkman, J.K., Dunstan, G.A., 1997. Nutritional properties of microalgae for mariculture. *Aquaculture* 151: 315-331. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(96\)01501-3](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(96)01501-3)
- Brown, M.R., 2002. Nutritional value of microalgae for aquaculture. In: Cruz-Suárez, L.E., Ricque-Marie, D., Tapia-Salazar, M., Gaxiola-Cortés, M.G., Simoes, N. (Eds.), *Avances en nutrición acuícola VI. Memorias del VI Simposio Internacional de Nutrición Acuícola*, Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México. pp. 281-292.
- Buck, B.H., Troell, M.F., Krause, G., Angel, D.L., Grote, B., Chopin, T., 2018. State of the art and challenges for offshore integrated multi-trophic aquaculture (IMTA). *Front. Mar. Sci.* 5: 165. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00165>
- Buckley, B.A., Owen, M.E., Hofmann, G.E., 2001. Adjusting the thermostat: Changes in the threshold induction temperature for heat shock protein genes in mussels from the genus *Mytilus*. *J. Exp. Biol.* 204: 3571-3579. <https://doi.org/10.1242/jeb.204.20.3571>
- Cadrin, S.X., Secor, D.H., 2009. Accounting for spatial population structure in stock assessment: past, present, and future. In: Beamish, R.J., Rothschild, B.J. (Eds.), *The future of fisheries science in North America. Fish & Fisheries Series*, vol. 31. Springer, Dordrecht, The Netherlands. pp 405-426. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9210-7_22

- Cadrin, S.X., Kerr, L.A., Mariani, S., 2014. Stock identification methods - Applications in fishery science. 2e edition. Elsevier Academic Press, Burlington, MS, USA, 566 p. <https://doi.org/10.1016/C2011-0-07625-1>
- Callaway, R., Shinn, A.P., Grenfell, S.E., Bron, J.E., Burnell, G., Cook, E.J., Crumlish, M., Culloty, S., Davidson, K., Ellis, R.P., Flynn, K.J., Fox, C., Green, D.M., Hays, G., Hughes, A., Johnston, E., Lupatsch, I., Malham, S., Mendzil, A.F., Nickell, T., Pickerell, T., Andrew, F., Rowley, A.F., Stanley, M., Tocher, D.R., Turnbull, J.F., Webb, G., Wootton, E., Shields, R., 2012. Review of climate change impacts on marine aquaculture in the UK and Ireland. *Aquat. Conserv.* 22: 389–421. <https://doi.org/10.1002/aqc.2247>
- Callier, M.D., Byron, C.J., Bengtson, D.A., Cranford, P.J., Cross, S.F., Focken, U., Jansen, H.M., Kamermans, P., Kiessling, A., Landry, T., O’Beirn, F., Peterson, E., Rheault, R.B., Strand, Ø., Sundell, K., Svåsand, T., Wikfors, G.H., McKindsey, C.W., 2018. Attraction and repulsion of mobile wild organisms to finfish and shellfish aquaculture: a review. *Rev. Aquac.* 10: 924-949. <https://doi.org/10.1111/raq.12208>
- Caley, M.J., Carr, M.H., Hixon, M.A., Hughes, T.P., Jones, G.P., Menge, B.A., 1996. Recruitment and the local dynamics of open marine populations. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27: 477-500. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.477>
- Campbell, N.R., LaPatra, S.E., Overturf, K., Towner, R., Narum, S.R., 2014. Association mapping of disease resistance traits in rainbow trout using restriction site associated DNA sequencing. *G3-Genes. Genom. Genet.* 4: 2473-2481. <https://doi.org/10.1534/g3.114.014621>
- Cannuel, R., Beninger, P.G., McCombie, H., Boudry, P., 2009. Gill development and its functional and evolutionary implications in the blue mussel *Mytilus edulis* (Bivalvia: Mytilidae). *Biol. Bull.* 217: 173-188. <https://doi.org/10.1086/BBLv217n2p173>
- Carr, R.S., Neff, J.M., 1984. Quantitative semi-automated enzymatic assay for tissue glycogen. *Comp. Biochem. Physiol. Part B. Biochem. Mol. Biol.* 77: 447–449. [https://doi.org/10.1016/0305-0491\(84\)90258-X](https://doi.org/10.1016/0305-0491(84)90258-X)
- Castagna, M., 1983. Review of recent bivalve culture methods. *J. World Aquac. Soc.* 14: 567-575. <https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.1983.tb00109.x>
- de Cerio, O.D., Hands, E., Humble, J., Cajaraville, M.P., Craft, J.A., Cancio, I., 2013. Construction and characterization of a forward subtracted library of blue mussels *Mytilus edulis* for the identification of gene transcription signatures and biomarkers of styrene exposure. *Mar. Pol. Bull.* 71: 230-239. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.02.034>

- Chapple, J.P., Smerdon, G.R., Berry, R.J., Hawkins, A.J.S., 1998. Seasonal changes in stress-70 protein levels reflect thermal tolerance in the marine bivalve *Mytilus edulis* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 229: 53-68. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(98\)00040-9](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(98)00040-9)
- Cheney, D., Langan, R., Heasman, K., Friedman, B., Davis, J., 2010. Shellfish culture in the open ocean: lessons learned for offshore expansion. *Mar. Technol. Soc. J.* 44: 55-67. <https://doi.org/10.4031/MTSJ.44.3.6>
- Chenuil, A., 2006. Choosing the right molecular genetic markers for studying biodiversity: from molecular evolution to practical aspects. *Genetica* 127: 101-120. <https://doi.org/10.1007/s10709-005-2485-1>
- Chopin, T., 2013. Aquaculture, Integrated Multi-Trophic (IMTA). In: Christou, P., Savin, R., Costa-Pierce, B.A., Misztal, I., Whitelaw, C.B.A. (Eds), Sustainable food production. Springer, New York, NY, USA. pp. 184-205. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-5797-8_173
- Clavelle, T., Lester, S.E., Gentry, R., Froehlich, H.E., 2019. Interactions and management for the future of marine aquaculture and capture fisheries. *Fish Fish. (Oxf.)* 20: 368-388. <https://doi.org/10.1111/faf.12351>
- Clarke, K.R., Gorley, R.N., 2015. PRIMER v7: user manual/tutorial. PRIMER-E, Plymouth, UK. 300 p.
- Clements, J.C., Hicks, C., Tremblay, R., Comeau, L.A., 2018. Elevated seawater temperature, not pCO₂, negatively affects post-spawning adult mussels (*Mytilus edulis*) under food limitation. *Conserv. Physiol.* 6: cox078. <https://doi:10.1093/conphys/cox078>
- Comeau, L.A., Pernet, F., Tremblay, R., Bates, S.S., LeBlanc, A. 2008. Comparison of eastern oyster (*Crassostrea virginica*) and blue mussel (*Mytilus edulis*) filtration rates at low temperatures. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 2810: 17 p.
- Compton, T.J., Rijkenberg, M.J., Drent, J., Piersma, T., 2007. Thermal tolerance ranges and climate variability: a comparison between bivalves from differing climates. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 352: 200-211. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.07.010>
- Conover, D.O., Schultz, E.T., 1995. Phenotypic similarity and the evolutionary significance of countergradient variation. *Trends Ecol. Evol.* 10: 248-252. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)89081-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)89081-3)

- Cook, J., Oreskes, N., Doran, P.T., Anderegg, W.R., Verheggen, B., Maibach, E.W., Carlton, J.S., Lewandowsky, S., Skuce, A.G., Green, S.A., Nuccitelli, D., Jacobs, P., Richardson, M., Winkler, B., Painting, R., Rice, K., 2016. Consensus on consensus: a synthesis of consensus estimates on human-caused global warming. *Environ. Res. Lett.* 11: 048002. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/11/4/048002>
- Corrochano-Fraile, A., Davie, A., Carboni, S., Bekaert, M., 2021. Evidence of multiple genome duplication events in *Mytilus* evolution. bioRxiv. <https://doi.org/10.1101/2021.08.17.456601>
- Cottrell, R.S., Black, K.D., Hutchison, Z.L., Last, K.S., 2016. The influence of organic material and temperature on the burial tolerance of the blue mussel, *Mytilus edulis*: considerations for the management of marine aggregate dredging. *PLoS ONE* 11: e0147534. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0147534>
- Couturier, L.I.E, Michel, L.N., Amaro, T., Budge, S.M., da Costa, E., De Troch, M., Di Dato, V., Fink, P., Giraldo, C., Le Grand, F., Loaiza, I., Mathieu-Resuge, M., Nichols, P.D., Parrish, C.C., Sardenne, F., Vagner, M., Pernet, F., Soudant, P., 2020. State of art and best practices for fatty acid analysis in aquatic sciences, *ICES J. Mar. Sci.* 77: 2375-2395. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaa121>
- Cragg, S.M., 2006. Development, physiology, behaviour and ecology of scallop larvae. In: Shumway, S.E., Parsons, G.L. (Eds.), *Scallops: biology, ecology and aquaculture. Developments in aquaculture and fisheries science.* Elsevier, Amsterdam, The Netherlands. pp. 45-122. [https://doi.org/10.1016/S0167-9309\(06\)80029-3](https://doi.org/10.1016/S0167-9309(06)80029-3)
- Crosby, M.P., Gale, L.D., 1990. A review and evaluation of bivalve condition index methodologies with suggested standard method. *J. Shellfish Res.* 9: 233-237
- Cushing, D.H., 1968. *Fisheries Biology: A Study in Population Dynamics.* The University of Wisconsin Press, Madison, WI, USA, 200 p.
- Custódio, M., Villasante, S., Calado, R., Lillebø, A.I., 2019. Valuation of ecosystem services to promote sustainable aquaculture practices. *Rev. Aquacult.* 12: 392-405. <https://doi.org/10.1111/raq.12324>
- Cyr, C., Bourque, F., 2012. Amélioration de l’approvisionnement en naissain de moules au bassin du Havre Aubert. Merinov, Rapport de R-D, Gaspé, QC, Canada, n° 12-11. 9 p.
- Cyr, C., Pedneault, E., Lionard, M., 2015. Programme de monitoring en soutien à l’industrie mytilicole du Québec en 2014-2015. Merinov, Rapport de R-D, Gaspé, QC, Canada, n° 15-05. 23 p.

- Cyr, C., Lionard, M., Pedneault, E., Toupoint, N., 2016. Programme de monitoring en soutien à l'industrie mytilicole du Québec en 2015-2016. Merinov, Rapport de R-D, Gaspé, QC, Canada, n° 16-03. 16 p.
- Da Costa, F., Robert, R., Quéré, C., Wikfors, G.H., Soudant, P., 2015. Essential fatty acid assimilation and synthesis in larvae of the bivalve *Crassostrea gigas*. *Lipids* 50: 503-511. <https://doi.org/10.1007/s11745-015-4006-z>
- Dalsgaard, J., St. John, M., Kattner, G., Müller-Navarra, D., Hagen, W., 2003. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. *Ad. Mar. Biol.*, 46: 225-340. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(03\)46005-7](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(03)46005-7)
- Delaporte, M., Soudant, P., Moal, J., Kraffe, E., Marty, Y., Samain, J.-F., 2005. Incorporation and modification of dietary fatty acids in gill polar lipids by two bivalve species *Crassostrea gigas* and *Ruditapes philippinarum*. *Comp. Biochem. Physiol. Part A Mol. Integr. Physiol.* 140: 460-470. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2005.02.009>
- Dickie, L.M., Boudreau, P.R., Freeman, K.R., 1984. Influences of stock and site on growth and mortality in the blue mussel (*Mytilus edulis*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41: 134-140. <https://doi.org/10.1139/f84-013>
- Dionne, M., Lauzon-Guay, J.S., Hamilton, D.J., Barbeau, M.A., 2006. Protective socking material for cultivated mussels: a potential non-disruptive deterrent to reduce losses to diving ducks. *Aquacult. Int.* 14: 595-613. <https://doi.org/10.1007/s10499-006-9058-x>
- Dobretsov, S., Wahl, M., 2001. Recruitment preferences of blue mussel spat (*Mytilus edulis*) for different substrata and microhabitats in the White Sea (Russia). *Hydrobiologia* 445: 27-35. <https://doi.org/10.1023/A:1017502126707>
- Drapeau, A., Comeau, L.A., Landry, T., Stryhn, H., Davidson, J., 2006. Association between longline setup and mussel productivity in Prince Edward Island, Canada. *Aquaculture* 261: 879-889. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2006.07.045>
- Duarte, C.M., Holmer, M., Olsen, Y., Soto, D., Marbà, N, Guiu, J., Black, K., Karakassis, I., 2009. Will the oceans help feed humanity? *Bioscience* 59: 967-976. <https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.11.8>
- Duinker, A., Håland, L., Hovgaard, P., Mortensen, S., 2008. Gonad development and spawning in one and two year old mussels (*Mytilus edulis*) from Western Norway. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 88: 1465-1473. <https://doi.org/10.1017/S0025315408002130>

- zu Ermgassen, P.S., Thurstan, R.H., Corrales, J., Alleway, H., Carranza, A., Dankers, N., DeAngelis, B., Hancock, B., Kent, F., McLeod, I., Pogoda, B., Liu, Q., Sanderson, W.G., 2020. The benefits of bivalve reef restoration: A global synthesis of underrepresented species. *Aquat. Conserv.* 30: 2050-2065. <https://doi.org/10.1002/aqc.3410>
- FAO, 2016. The state of world fisheries and aquaculture 2016. Contributing to food security and nutrition for all. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy. 204 p.
- FAO, 2017. The 2030 Agenda and the sustainable development goals: The challenge for aquaculture development and management. Fisheries and Aquaculture Organization of the United Nations, Circular n° 1141, Rome, Italy. 73 p.
- FAO, 2018. The state of world fisheries and aquaculture 2018. Meeting the sustainable development goals. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy. 227 p.
- FAO, 2020a. The state of world fisheries and aquaculture 2020. Sustainability in action. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy. 224 p. <https://doi.org/10.4060/ca9229en>
- FAO, 2020b. FAO yearbook - Fishery and aquaculture statistics 2018. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy. 110p. <https://doi.org/10.4060/cb1213t>
- Fearman, J., Moltschaniwskyj, N.A., 2010. Warmer temperatures reduce rates of gametogenesis in temperate mussels, *Mytilus galloprovincialis*. *Aquaculture* 305: 20-25. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2010.04.003>
- Ferreira, J.G., Sequeira, A., Hawkins, A.J.S., Newton, A., Nickell, T.D., Pastres, R., Forte, J., Bodoy, A., Bricker, S.B., 2009. Analysis of coastal and offshore aquaculture: application of the FARM model to multiple systems and shellfish species. *Aquaculture* 292: 129-138. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2009.03.039>
- Fields, P.A., Rudomin, E.L., Somero, G.N., 2006. Temperature sensitivities of cytosolic malate dehydrogenases from native and invasive species of marine mussels (genus *Mytilus*): sequence-function linkages and correlations with biogeographic distribution. *J. Exp. Biol.* 209: 656-667. <https://doi.org/10.1242/jeb.02036>
- Filgueira, R., Guyondet, T., Comeau, L.A., Tremblay, R., 2016. Bivalve aquaculture – environment interactions in the context of climate change. *Glob. Change Biol.* 22: 3901-3913. <https://doi.org/10.1111/gcb.13346>

- Fleury, E., Huvet, A., Lelong, C., de Lorgeril, J., Boulo, V., Gueguen, Y., Bachère, E., Tanguy, A., Moraga, D., Fabioux, C., Lindeque, P., Shaw, J., Reinhardt, R., Prunet, P., Davey, G., Lapègue, S., Sauvage, C., Corporeau, C., Moal, J., Gavory, F., Wincker, P., Moreews, F., Klopp, C., Mathieu, M., Boudry, P., Favrel, P., 2009. Generation and analysis of a 29,745 unique Expressed Sequence Tags from the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) assembled into a publicly accessible database: the GigasDatabase. *BMC Genom.* 10: 341. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-10-341>
- Flores-Vergara, C., Cordero-Esquivel, B., Cerón-Ortiz, A.N., Arredondo-Vega, B.O., 2004. Combined effects of temperature and diet on growth and biochemical composition of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) spat. *Aquacult. Res.* 35: 1131-1140. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2004.01136.x>
- Folch, J., Lees, M., Sloane-Stanlez, G.H., 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *J. Biol. Chem.* 226: 497-509. [https://doi.org/10.1016/S0021-9258\(18\)64849-5](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(18)64849-5)
- Forêt, M., Tremblay, R., Neumeier, U., Olivier, F., 2018a. Temporal variation of secondary migrations potential: concept of temporal windows in four commercial bivalve species. *Aquat. Living Resour.* 31: 19. <https://doi.org/10.1051/alr/2018007>
- Forêt, M., Barbier, P., Tremblay, R., Meziane, T., Neumeier, U., Duvieilbourg, E., Olivier, F., 2018b. Trophic cues promote secondary migrations of bivalve recruits in a highly dynamic temperate intertidal system. *Ecosphere* 9: e02510. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2510>
- Fraser, A.J., 1989. Triacylglycerol content as a condition index for fish, bivalve and crustacean larvae. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 1868-1873. <https://doi.org/10.1139/f89-235>
- Fréchette, M., Bergeron, P., Gagnon, P., 1996. On the use of self-thinning relationships in stocking experiments. *Aquaculture* 145: 91-112. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(96\)01349-X](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(96)01349-X)
- Fréchette, M., 2012. Self-thinning, biodeposit production, and organic matter input to the bottom in mussel suspension culture. *J. Sea Res.* 67: 10-20. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2011.08.006>
- Freites, L., Fernandez-Reiriz, M.J., Labarta, U., 2002. Lipid classes of mussel seeds *Mytilus galloprovincialis* of subtidal and rocky shore origin. *Aquaculture* 207: 97-111. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(01\)00752-9](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(01)00752-9)
- Futuyma, D.J., 1986. *Evolutionary Ecology*, 2e edition. Sinaeur Associates Inc., Sunderland, MA, USA, 600 p.

- Gabbott, P.A., 1976. Energy metabolism. In: Bayne, B.L. (Ed.), Marine mussels: their ecology and physiology. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 293-355.
- Gabbott, P.A., Bayne, B.L., 1973. Biochemical effects of temperature and nutritive stress on *Mytilus edulis* L. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 53: 269-286. <https://doi.org/10.1017/S0025315400022268>
- Gadner, D., Riley, J.P., 1972. The component fatty acids of the lipids of some species of marine and freshwater molluscs. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 52: 827-832. <https://doi.org/10.1017/S0025315400040571>
- Galbraith, P.S., Chassé, J., Nicot, P., Caverhill, C., Gilbert, D., Pettigrew, B., Lefaiivre, D., Brickman, D., Devine, L., Lafleur, C., 2015. Physical oceanographic conditions in the Gulf of St. Lawrence in 2014. DFO. Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 32. 87 p.
- Galbraith, P.S., Chassé, J., Shaw, J.-L., Dumas, J., Caverhill, C., Lefaiivre, D., Lafleur, C., 2020. Physical Oceanographic Conditions in the Gulf of St. Lawrence during 2019. DFO. Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2020/030, 89p.
- Gallardi, D., Mills, T., Donnet, S., Parrish, C.C., Murray, H.M., 2017. Condition and biochemical profile of blue mussels (*Mytilus edulis* L.) cultured at different depths in a cold water coastal environment. J. Sea Res. 126: 37-45. <http://dx.doi.org/10.1016/j.seares.2017.07.001>
- Gallardi, D., Xue, X., Mercier, E., Mills, T., Lefebvre, F., Rise, M.L., Murray, H.M., 2021. RNA-seq analysis of the mantle transcriptome from *Mytilus edulis* during a seasonal spawning event in deep and shallow water culture sites on the northeast coast of Newfoundland, Canada. Mar. Genomics (In press): 100865. <https://doi.org/10.1016/j.margen.2021.100865>
- Galparsoro, I., Murillas, A., Pinarbasi, K., Sequeira, A.M.M., Stelzenmüller, V., Borja, Á., O'Hagan, A.M., Boyd, A., Bricker, S., Garmendia, J.M., Gimpel, A., Gangnery, A., Billing, S.-L., Bergh, Ø., Strand, Ø., Hiu, L., Fragoso, B., Icely, J., Ren, J., Papageorgiou, N., Grant, J., Brigolin, D., Pastres, R., Tett, P., 2020. Global stakeholder vision for ecosystem-based marine aquaculture expansion from coastal to offshore areas. Rev. Aquacult. 12: 2061-2079. <https://doi.org/10.1111/raq.12422>
- Genard, B., Moraga, D., Pernet, F., David, E., Boudry, P., Tremblay, R., 2012. Expression of candidate genes related to metabolism, immunity and cellular stress during massive mortality in the American oyster *Crassostrea virginica* larvae in relation to biochemical and physiological parameters. Gene 499: 70-75. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2012.02.021>

- Gentry, R.R., Lester, S.E., Kappel, C.V., White, C., Bell, T.W., Stevens, J., Gaines, S.D., 2017. Offshore aquaculture: spatial planning principles for sustainable development. *Ecol. Evol.* 7: 733-743. <https://doi.org/10.1002/ece3.2637>
- Gerdol, M., Moreira, R., Cruz, F., Gómez-Garrido, J., Vlasova, A., Rosani, U., Venier, P., Naranjo-Ortiz, M.A., Murgarella, M., Greco, S., Balseiro, P., Corvelo, A., Frias, L., Gut, M., Gobaldón, T., Pallavicini, A., Canchaya, C., Novoa, B., Aliota, T.S., Posada, D., Figueras, A., 2020. Massive gene presence-absence variation shapes an open pan-genome in the Mediterranean mussel. *Genome Biol.* 21: 1-21. <https://doi.org/10.1186/s13059-020-02180-3>
- Ghalambor, C.K., McKay, J.K., Carroll, S.P., Reznick, D.N., 2007. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Funct. Ecol.* 21: 394-407. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01283.x>
- Gilmore-Solomon, L., Tremblay, R., Toupoint, N., Myrand, B., 2016. Influence of seston quality on physiological condition of *Mytilus edulis* in oligotrophic lagoon. *J. Aquacult. Mar. Biol. MedCrave Group, Edmond, OK, USA.* October 22, 2016: 1-21.
- Glencross, B.D., 2009. Exploring the nutritional demand for essential fatty acids by aquaculture species. *Rev. Aquacult.* 1: 71-124. <https://doi.org/10.1111/j.1753-5131.2009.01006.x>
- Gnaiger, E., 1983. Calculation of energetic and biochemical equivalents of respiratory oxygen consumption. In: Gnaiger, E., Forstner, G. (Eds.), *Polarographic oxygen sensors - Aquatic and physiological applications.* Springer-Verlag, New-York, NY, USA. pp. 337-345. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-81863-9>
- Godfray, H.C.J., Beddington, J.R., Crute, I.R., Haddad, L., Lawrence, D., Muir, J.F., Pretty, J., Robinson, S., Thomas, S.M., Toulmin, C., 2010. Food security: the challenge of feeding 9 billion people. *Science* 327: 812-818. <https://doi.org/10.1126/science.1185383>
- Görs, M., Schumann, R., Hepperle, D., Karsten, U., 2010. Quality analysis of commercial *Chlorella* products used as dietary supplement in human nutrition. *J. Appl. Phycol.* 22: 265-76. <https://doi.org/10.1007/s10811-009-9455-4>
- Gosling, E., 1992. Genetics of *Mytilus*. In: Gosling, E. (Ed.), *The mussel Mytilus: ecology, physiology, genetics and culture.* Elsevier Science Publishers, Amsterdam, The Netherlands. pp. 309-382.

- Gosling, E., 2015a. Bivalve culture. In: Gosling, E. (Ed.), Marine bivalve molluscs, 2nd edition. John Wiley and Sons Ltd, Chichester, West Sussex, UK. pp. 325-382. <https://doi.org/10.1002/9781119045212.ch9>
- Gosling, E., 2015b. Ecology of bivalves. In: Gosling, E. (Ed.), Marine bivalve molluscs, 2nd edition. John Wiley and Sons Ltd, Chichester, West Sussex, UK. pp. 44-98. <https://doi.org/10.1002/9781119045212.ch3>
- Gosling, E., 2015c. Reproduction, settlement and recruitment. In: Gosling, E. (Ed.), Marine bivalve molluscs, 2nd edition. John Wiley and Sons Ltd, Chichester, West Sussex, UK. pp. 157-202. <https://doi.org/10.1002/9781119045212.ch5>
- Gosling, E., 2015d. Growth. In: Gosling, E. (Ed.), Marine bivalve molluscs, 2nd edition. John Wiley and Sons Ltd, Chichester, West Sussex, UK. pp. 203-242. <https://doi.org/10.1002/9781119045212.ch6>
- Gosling, E., 2015e. Fisheries and management of natural populations. In: Gosling, E. (Ed.), Marine bivalve molluscs, 2nd edition. John Wiley and Sons Ltd, Chichester, West Sussex, UK. pp. 270-324. <https://doi.org/10.1002/9781119045212.ch8>
- Gosling, E., 2015f. Genetics in aquaculture. In: Gosling, E. (Ed.), Marine bivalve molluscs, 2nd edition. John Wiley and Sons Ltd, Chichester, West Sussex, UK. pp. 383-428. <https://doi.org/10.1002/9781119045212.ch10>
- Gouletquer, P., 1997. Marine molluscan production trends in France: from fisheries to aquaculture. NOAA Tech. Rep. NMFS, n° 129, Seattle, WA, USA, pp. 137-164
- Griffin, R., Buck, B., Krause, G., 2015. Private incentives for the emergence of co-production of offshore wind energy and mussel aquaculture. *Aquaculture* 436: 80-89. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2014.10.035>
- Griffiths, C.L., King, J.A., 1979. Energy expended on growth and gonad output in the ribbed mussel *Aulacomya ater*. *Mar. Biol.* 53: 217-222. <https://doi.org/10.1007/BF00952429>
- Guillard, R.R.L., 1975. Culture of phytoplankton for feeding marine invertebrates. In: Smith W.L., Chanley M.H. (Eds.), Culture of marine invertebrate animals. Springer, Boston, MA., USA. pp. 29-60. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-8714-9_3
- Guillemette, M., Reed, A., Himmelman, J.H., 1996. Availability and consumption of food by common eiders wintering in the Gulf of St. Lawrence: evidence of prey depletion. *Can. J. Zool.* 74: 32-38. <https://doi.org/10.1139/z96-005>

- Guillou, E., Cyr, C., Laplante, J.-F., Bourque, F., Toupoint, N., Tremblay, R., 2020. Commercial performance of blue mussel (*Mytilus edulis*, L.) stocks at a microgeographical scale. *J. Mar. Sci. Eng.* 8: 382. <https://doi.org/10.3390/jmse8060382>
- Guiñez, R., 2005. A review on self-thinning in mussels. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 40: 1-6. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-19572005000100001>
- Gurney-Smith, H.J., Thomson, C.A., Johnson, S.C., 2013. Methods and probes for monitoring marine waters. Provisional patent application 61/861,842 filed 08/02/2013.
- Guyondet, T., Koutitonsky, V.G., 2008. Tidal and residual circulations in coupled restricted and leaky lagoons. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.* 77: 396-408. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.10.009>
- Guyondet, T., Comeau, L.A., Bacher, C., Grant, J., Rosland R., Sonier, R., Filgueira, R., 2015. Climate change influences carrying capacity in a coastal embayment dedicated to shellfish aquaculture. *Estuaries Coast.* 38: 1593-1618. <https://doi.org/10.1007/s12237-014-9899-x>
- Hadfield, M.G., Paul, V.J., 2001. Natural chemical cues for settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae. In: McClintock, J., Baker, B.J. (Eds.) *Marine chemical ecology*. CRC Press, Boca Raton, FL, USA. pp. 431-461. <https://doi.org/10.1021/np000782>
- Hamilton, D.J., Nudds, T.D., Neate, J., 1999. Size-selective predation of blue mussels (*Mytilus edulis*) by common eiders (*Somateria mollissima*) under controlled field conditions. *Auk.* 116: 403-416. <https://doi.org/10.2307/4089374>
- van der Have, T.M., 2002. A proximate model for thermal tolerance in ectotherms. *Oikos* 98: 141-155. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.980115.x>
- Hawkins, A.J.S., Bayne, B.L., 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. <https://doi.org/10.3354/meps025181>
- Hawkins, A.J.S., Bayne, B.L., 1991. Nutrition of marine mussels: factors influencing the relative utilizations of protein and energy. *Aquaculture* 94: 177-196. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(91\)90117-P](https://doi.org/10.1016/0044-8486(91)90117-P)

- Hawkins, A.J.S., Bayne, B.L., 1992. Physiology interrelations and the regulation of production. In: Gosling, E. (Ed.), *The mussel Mytilus: ecology, physiology, genetics and culture*. Elsevier Science Publishers, Amsterdam, The Netherlands. pp. 171-212.
- Hawkins, A.J.S., Day, A.J., 1996. The metabolic basis of genetic differences in growth efficiency among marine animals. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 203: 93-115. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(96\)02572-5](https://doi.org/10.1016/0022-0981(96)02572-5)
- Hayward, S.A.L., Murray, P.A., Gracey, A.Y., Cossins, A.R., 2007. Beyond the lipid hypothesis. In: Csermely, P., Vigh, L. (Eds.), *Molecular aspects of the stress response: chaperones, membranes and networks*. *Advances in Experimental Medicine and Biology*, vol. 594. Springer, New York, NY, USA. pp. 132-142 https://doi.org/10.1007/978-0-387-39975-1_12
- Hazel, J.R., 1995. Thermal adaptation in biological membranes: is homeoviscous adaptation the explanation? *Annu. Rev. Physiol.* 57: 19-42. <https://doi.org/10.1146/annurev.ph.57.030195.000315>
- Helm, M.M., Bourne, N., Lovatelli, A., 2004. Hatchery culture of bivalves. A practical manual. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Fisheries Technical Paper, n° 471. Rome, Italy, 177 p.
- Hickman, R.W., 1992. Mussel cultivation. In: Gosling, E. (Ed.), *The mussel Mytilus: ecology, physiology, genetics and culture*. Elsevier Science Publishers, Amsterdam, The Netherlands. pp. 465-510.
- Hiebenthal, C., Philipp, E.E.R., Eisenhauer, A., Whal, M., 2013. Effects of seawater pCO₂ and temperature on shell growth, shell stability, condition and cellular stress of Western Baltic Sea *Mytilus edulis* (L.) and *Arctica islandica* (L.). *Mar. Biol.* 160: 2073-2087. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-2080-9>
- Ho, D.H., Burggren, W.W., 2010. Epigenetics and transgenerational transfer: a physiological perspective. *J. Exp. Biol.* 213: 3-16. <https://doi.org/10.1242/jeb.019752>
- Hochachka, P.W., Somero, G.N., 2002. *Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution*. Oxford university press, New York, NY, USA. 465 p.
- Hoegh-Guldberg, O., Bruno, J.F., 2010. The impact of climate change on the world's marine ecosystems. *Science* 328: 1523-1528. <https://doi.org/10.1126/science.1189930>

- Hofmann, G.E., Todgham, A.E., 2010. Living in the now: physiological mechanisms to tolerate a rapidly changing environment. *Ann. Rev. Physiol.* 72: 127-145. <https://doi.org/10.1146/annurev-physiol-021909-135900>
- Hughes, R.N., Griffiths, C.L., 1988. Self-thinning in barnacles and mussels: the geometry of packing. *Am. Nat.* 132, 484-491. <https://doi.org/10.1086/284866>
- Hughes, T.P., 1990. Recruitment limitation, mortality, and population regulation in open systems: a case-study. *Ecology* 71: 12-20. <https://doi.org/10.2307/1940242>
- Hughes, A.R., Hanley, T.C., Byers, J.E., Grabowski, J.H., Malek, J.C., Piehler, M.F., Kimbro, D.L., 2016. Genetic by environmental variation but no local adaptation in oysters (*Crassostrea virginica*). *Ecol. Evol.* 7: 697-709. <https://doi.org/10.1002/ece3.2614>
- Incze, L.S., Lutz, R.A., Watling, L., 1980. Relationships between effects of environmental temperature and seston on growth and mortality of *Mytilus edulis* in a temperate northern estuary. *Mar. Biol.* 53: 147-156. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00390733>
- Jablonski, D., Lutz, R.A., 1980. Larval shell morphology: ecological and paleontological applications. In: Rhoads, D.C., Lutz, R.A. (Eds.), *Skeletal growth of aquatic organisms: biological records of environmental changes*. Plenum Press, New York, NY, USA. pp. 323-377.
- Jenewein, B.T., Gosselin, L.A., 2013. Ontogenetic shift in stress tolerance thresholds of *Mytilus trossulus*: effects of desiccation and heat on juvenile mortality. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 481: 147-159. <https://doi.org/10.3354/meps10221>
- Jespersen, H., Olsen, K., 1982. Bioenergetics in veliger larvae of *Mytilus edulis* L. *Ophelia* 21: 101-113. <https://doi.org/10.1080/00785236.1982.10426580>
- Johannesson, K., Kautsky, N., Tedengren, M., 1990. Genotypic and phenotypic differences between Baltic and North Sea populations of *Mytilus edulis* evaluated through reciprocal transplantations. II Genetic variation. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 59: 211-219. <https://doi.org/10.3354/meps059211>
- Jolivet, A., Tremblay, R., Olivier, F., Gervaise, C., Sonier, R., Genard, B., Chauvaud, L., 2016 Validation of trophic and anthropic underwater noise as settlement trigger in blue mussels. *Sci. Rep.* 6: 33829. <https://doi.org/10.1038/srep33829>
- Jones, S.J., Mieszkowska, N., Wethey, D.S., 2009. Linking thermal tolerances and biogeography: *Mytilus edulis* (L.) at its Southern limit on the East Coast of the United States. *Biol. Bull.* 217: 73-85. <https://doi.org/10.1086/BBLv217n1p73>

- Jones, S.J., Lima, F.P., Wethey, D.S., 2010. Rising environmental temperatures and biogeography: poleward range contraction of the blue mussel, *Mytilus edulis* L., in the western Atlantic. J. Biogeogr. 37: 2243-2259. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02386.x>
- Jones, J., Allam, B., Espinosa, E.P., 2020. Particle selection in suspension-feeding bivalves: Does one model fit all? Biol. Bull. 238: 41-53. <https://doi.org/10.1086/707718>
- Kapetsky, J.M., Aguilar-Manjarrez, J., Jenness, J., 2013. A global assessment of potential for offshore mariculture development from a spatial perspective. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Fisheries and Aquaculture Technical Paper, n° 549. Rome, Italy, 181 p.
- Kamiyama, T., Yamauchi, H., Iwai, T., Hamasaki, K., 2009. Seasonal variations in abundance and biomass of picoplankton in an oyster-farming area of northern Japan. Plank. Bent. Res. 4: 62-71. <https://doi.org/10.3800/pbr.4.62>
- Karayücel, S., Karayücel, I., 2000. The effect of environmental factors, depth and position on the growth and mortality of raft-cultured blue mussels (*Mytilus edulis* L.). Aquac. Res. 31: 893-899. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2109.2000.00496.x>
- Kassahn, K.S., Crozier, R.H., Pörtner, H.O., Caley, M.J., 2009. Animal performance and stress: Responses and tolerance limits at different levels of biological organisation. Biol. Rev. 84: 277-292. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00073.x>
- Kawecki, T.J., Ebert, D., 2004. Conceptual issues in local adaptation. Ecol. Lett. 7: 1225-1241. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00684.x>
- Kenchington, E., Freeman, K.R., Vercaemer, B., MacDonald, B., 2002. Comparative settlement depths of *Mytilus edulis* C. Linnaeus, 1758 and *M. trossulus* Gould, 1850: II. Field observations. J. Shellfish Res. 21: 67-74
- Knauer, J., Southgate, P.C., 1999. A review of the nutritional requirements of bivalves and the development of alternative and artificial diets for bivalve aquaculture. Rev. Fish. Sci. Aqua. 7: 241-280. <https://doi.org/10.1080/10641269908951362>
- Koutitonsky, V.G., Navarro, N., Booth, D., 2002. Descriptive physical oceanography of Great-Entry lagoon, Gulf of St. Lawrence. Estuar. Coast. Shelf. Sci. 54: 833-847. <https://doi.org/10.1006/ecss.2001.0860>
- Kovalchuk, I., 2012. Transgenerational epigenetic inheritance in animals. Front. Genet. 3: 76. <https://doi.org/10.3389/fgene.2012.00076>

- Krause, G., Billing, S.L., Dennis, J., Grant, J., Fanning, L., Filgueira, R., Miller, M., Pérez-Agúdez, J.A., Stybel, N., Stead, S.M., Wawrzynski, W., 2020. Visualizing the social in aquaculture: how social dimension components illustrate the effects of aquaculture across geographic scales. *Mar. Policy* 118: 103985. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2020.103985>
- Kubista, M., Andrade, J.M., Bengtsson, M., Forootan, A., Jonák, J., Lind, K., Sindelka, R., Sjöback, R., Sjögreen, B., Strömbom, L., Ståhlberg, A., Zoric, N., 2006. The real-time polymerase chain reaction. *Mol. Aspects Med.* 27: 95-125. <https://doi.org/10.1016/j.mam.2005.12.007>
- Labarta, U., Fernández-Reiriz, M.J., 2019. The Galician mussel industry: Innovation and changes in the last forty years. *Ocean Coast. Manag.* 167: 208-218. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2018.10.012>
- Lachance, A.A., Myrand, B., Tremblay, R., Koutitonsky, V., Carrington, E., 2008. Biotic and abiotic factors influencing attachment strength of blue mussels *Mytilus edulis* in suspended culture. *Aquat. Biol.* 2: 119-129. <https://doi.org/10.3354/ab00041>
- Lachance, A.A., Hennebicq, R., Myrand, B., Sévigny, J-M., Kraffe, E., Marty, Y., Marcotte, I., Tremblay, R., 2011. Biochemical and genetic characteristics of suspension-cultured mussels (*Mytilus edulis*) in relation to byssal thread production and losses by fall-off. *Aquat. Living Resour.* 24: 283-193. <https://doi.org/10.1051/alr/2011115>
- Lachance-Bernard, M., Himmelman, J.H., Daigle, G., Fréchette, M., 2010. Biomass density relationships and self-thinning of blue mussels (*Mytilus* spp.) reared on self-regulated long lines. *Aquaculture* 308: 34-43. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2010.07.038>
- Lacroix, C., Richard, G., Segueineau, C., Guyomarch, J., Moraga, D., Auffret, M., 2015. Active and passive biomonitoring suggest metabolic adaptation in blue mussels (*Mytilus* spp.) chronically exposed to a moderate contamination in Brest harbor (France). *Aquat. Toxicol.* 162: 126-137. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2015.03.008>
- Lagarde, F., Richard, M., Bec, B., Roques, C., Mortreux, S., Bernard, I., Chiantella, C., Messiaen, G., Nadalini, J.-B., Hori, M., Hamaguchi, M., Pouvreau, S., Roque d'Orbcastel, E., Tremblay, R., 2018. Trophic environments influence size at metamorphosis and recruitment performance of Pacific oysters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 602: 135-153. <https://doi.org/10.3354/meps12666>
- Lallias, D., Lapègue, S., Hecquet, C., Boudry, P., Beaumont, A.R., 2007. AFLP-based genetic linkage maps of the blue mussel (*Mytilus edulis*). *Anim. Genet.* 38: 340-349. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.2007.01611.x>

- Lallias, D., Stockdale, R., Boudry, P., Lapègue, S., Beaumont, A.R., 2009. Characterization of ten microsatellite loci in the blue mussel *Mytilus edulis*. J. Shellfish Res. 28: 547-551. <https://doi.org/10.2983/035.028.0317>
- Langan, R., 2012. Mussel culture, open ocean innovations. In: Meyers, R.A. (Ed.), Encyclopedia of sustainability science and technology. Springer Science Business Media, New York, NY, USA. pp. 1929-1939. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-0851-3_178
- Langdon, C.J., Newell, R.I.E., 1990. Utilization of detritus and bacteria as food sources by two bivalve suspension-feeders, the oyster *Crassostrea virginica* and the mussel *Geukensia demissa*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 58: 299-310. <https://doi.org/10.3354/meps058299>
- Laplante, J.-F., Bourque, F., 2014. Intérêt économique d'un boudinage hâtif aux Îles-de-la-Madeleine. Merinov, Rapport de R-D, Gaspé, QC, Canada, n° 14-05. 8 p.
- Lauzon-Guay, J.S., Dionne, M., Barbeau, M.A., Hamilton, D.J., 2005. Effects of seed size and density on growth, tissue-to-shell ratio and survival of cultivated mussels (*Mytilus edulis*) in Prince Edward Island, Canada. Aquaculture 250: 652-665. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.03.049>
- Leal, I., Bouchard, É., Flores, A.A., Tremblay, R., 2018. Trophic cues as possible triggers of mussel larval settlement in southeastern Brazil. Aquat. Living Resour. 31: 26. <https://doi.org/10.1051/alr/2018013>
- LeBlanc, N., Landry, T., Stryhn, H., Tremblay, R., McNiven, M., Davidson, J., 2005. The effect of high air and water temperature on juvenile *Mytilus edulis* in Prince Edward Island, Canada. Aquaculture 243: 185-94. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2004.09.035>
- Le Gouvello, R., Hochart, L.E., Laffoley, D., Simard, F., Andrade, C., Angel, D., Callier, M., De Mombrison, D., Fezzardi, D., Haroun, R., Harris, A., Hughes, A., Massa, F., Roque, E., Soto, D., Stead, S., Marino, G., 2017. Aquaculture and marine protected areas: potential opportunities and synergies. Aquat. Conserv. 27: 138-150. <https://doi.org/10.1002/aqc.2821>
- Le Grand, F., Soudant, P., Siah, A., Tremblay, R., Marty, Y., Kraffe, E., 2014. Disseminated neoplasia in the soft-shell clam *Mya arenaria*: membrane lipid composition and functional parameters of circulating cells. Lipids 49: 807-818. <https://doi.org/10.1007/s11745-014-3917-4>

- Lenz, M., Ahmed, Y., Canning-Clode, J., Díaz, E., Eichhorn, S., Fabritzek, A.G., da Gama, B.A.P., Garcia, M., von Juterzenka, K., Kraufvelin, P., Machura, S., Oberschelp, L., Paiva, F., Penna, M.A., Ribeiro, F.V., Thiel, M., Wohlgemuth, D., Zamani, N.P., Wahl, M., 2018. Heat challenges can enhance population tolerance to thermal stress in mussels: a potential mechanism by which ship transport can increase species invasiveness. *Biol. Invasions* 20: 3107–3122. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1762-8>
- Lesser, M.P., Shumway, S.E., Cucci, T., Smith, J., 1992. Impact of fouling organisms on mussel rope culture: interspecific competition for food among suspension-feeding invertebrates. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 165: 91-102. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(92\)90291-H](https://doi.org/10.1016/0022-0981(92)90291-H)
- Lesser, M.P., Bailey, M.A., Merselis, D.G., Morisson, J.R., 2010. Physiological response of the blue mussel *Mytilus edulis* to differences in food and temperature in the Gulf of Maine. *Comp. Biochem. Physiol. Part A Mol. Integr. Physiol.* 156: 541-551. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2010.04.012>
- Lester, S.E., Stevens, J.M., Gentry, R.R., Kappel, C.V., Bell, T.W., Costello, C.J., Gaines, S.D., Kiefer, D.A., Maue, C.C., Rensel, J.E., Simons, R.D., Washburn, L., White, C., 2018. Marine spatial planning makes room for offshore aquaculture in crowded coastal waters. *Nat. Commun.* 9: 945. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-03249-1>
- Li, H., Liu, X., Zhang, G., 2012. A consensus microsatellite-based linkage map for the hermaphroditic bay scallop (*Argopecten irradians*) and its application in size-related QTL analysis. *PLoS ONE* 12: e046926 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046926>
- Li, R., Zhang, W., Lu, J., Zhang, Z., Mu, C., Song, W., Migaud, H., Wang, C., Bekaert, M., 2020. The whole-genome sequencing and hybrid assembly of *Mytilus coruscus*. *Front. Genet.* 11: 440. <https://doi.org/10.3389/fgene.2020.00440>
- Liu, Z.J., Cordes, J.F., 2004. DNA marker technologies and their applications in aquaculture genetics. *Aquaculture* 238: 1-37. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2004.05.027>
- Liu, F., Sun, F., Xia, J.H., Li, J., Fu, G.H., Lin, G., Tu, R.J., Wan, Z.Y., Queck, D., Yue, G.H., 2014. A genome scan revealed significant associations of growth traits with a major QTL and GHR2 in tilapia. *Sci. Rep.* 4: 1-9. <https://doi.org/10.1038/srep07256>
- Lowe, D.M., Moore, M.N., Bayne, B.L., 1982. Aspect of gametogenesis in the marine mussel *Mytilus edulis* L. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 62: 133-145. <https://doi.org/10.1017/S0025315400020166>

- Lupo, C., Bougeard, S., Le Bihan, V., Blin, J.-L., Allain, G., Azéma, P., Benoit, F., Béchemin, C., Bernard, I., Blachier, P., Brieuau, L., Danion, M., Garcia, A., Gervasoni, E., Glize, P., Lainé, A., Lapègue, S., Mablouké, C., Poirier, L., Raymond, J.-C., Chauvin, C., Le Bouquin, S., 2021. Mortality of marine mussels *Mytilus edulis* and *M. galloprovincialis*: Systematic literature review of risk factors and recommendations for future research. *Rev. Aquacult.* 13: 504-536. <https://doi.org/10.1111/raq.12484>
- Lutz, R.A., Jablonski, D., 1978. Larval bivalve shell morphometry: a new paleoclimatic tool? *Science* 202: 51-53. <http://www.jstor.org/stable/1746108>
- Lutz R.A., Kennish, M.J., 1992. Ecology and morphology of larval and early postlarval mussels. In: Gosling, E. (Ed.), *The mussel Mytilus: ecology, physiology, genetics and culture*. Elsevier Science Publishers, Amsterdam, The Netherlands. pp. 53-85.
- Mallet, A.L., Carver, C.E.A., 1989. Growth, mortality, and secondary production in natural populations of the blue mussel, *Mytilus edulis*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 1154-1159. <https://doi.org/10.1139/f89-150>
- Mallet, A.L., Carver, C.E.A., 1991. An assessment of strategies for growing mussels in suspended culture. *J. Shellfish Res.* 10: 471-477
- Mallet, A.L., Carver, C.E.A., 1993. Temporal production patterns in various size groups of the blue mussel. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 170: 75-89. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(93\)90130-G](https://doi.org/10.1016/0022-0981(93)90130-G)
- Mallet, A.L., Carver, C.E.A., 1995. Comparative growth and survival patterns of *Mytilus trossulus* and *Mytilus edulis* in Atlantic Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sc.* 52: 1873-1880. <https://doi.org/10.1139/f95-780>
- Mallet, A.L., Myrand, B., 1995. The culture of the blue mussel in Atlantic Canada. In: Boghen, A.D. (Ed.), *Cold-water aquaculture in Atlantic Canada*. Canadian institute for research on regional development. Moncton, NB, Canada. pp. 255-296.
- Mallet, A.L., Carver, C.E.A., Coffen, S.S., Freeman, K.R., 1987a. Winter growth of the blue mussel *Mytilus edulis* L.: importance of stock and site. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 108: 217-228. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(87\)90086-4](https://doi.org/10.1016/0022-0981(87)90086-4)
- Mallet, A.L., Carver, C.E.A., Coffen, S.S., Freeman, K.R., 1987b. Mortality variations in natural populations of the blue mussel, *Mytilus edulis*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44: 1589-1594. <https://doi.org/10.1139/f87-192>
- Mallet, A.L., Carver, C.E.A., Freeman, K.R., 1990. Summer mortality of the blue mussel in eastern Canada: spatial, temporal, stock and age variation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 67: 35-41. <https://doi.org/10.3354/meps067035>

- Martel, A.L., Hynes, T.M., Buckland-Nicks, J., 1995. Prodissoconch morphology, planktonic shell growth, and size at metamorphosis in *Dreissena polymorpha*. *Can. J. Zool.* 73: 1835-1844. <https://doi.org/10.1139/z95-216>
- Martel, A. L., Auffrey, L.M., Robles, C.D., Honda, B.M., 2000. Identification of settling and early post-larval stages of mussels (*Mytilus* spp.) from the Pacific coast of North America, using prodissoconch morphology and genomic DNA. *Mar. Biol.* 137: 811-818. <https://doi.org/10.1007/s002270000442>
- Martel, A. L., Tremblay, R., Toupoint, N., Olivier, F., Myrand, B., 2014. Veliger size at metamorphosis and temporal variability in prodissoconch II morphometry in the blue mussel (*Mytilus edulis*): Potential impact on recruitment. *J. Shellfish Res.* 33: 443-455. <https://doi.org/10.2983/035.033.0213>
- Martin-Creuzburg, D., von Elert, E., 2009. Ecological significance of sterols in aquatic food webs. In: Arts, M.T., Brett, M.T., Kainz, M.J. (Eds.), *Lipids in Aquatic Ecosystems*. Springer, New York, NY, USA. pp. 43-64. https://doi.org/10.1007/978-0-387-89366-2_3
- Mascorda Cabre, L., Hosegood, P., Attrill, M.J., Bridger, D., Sheehan, E.V., 2021. Offshore longline mussel farms: a review of oceanographic and ecological interactions to inform future research needs, policy and management. *Rev. Aquacult.* (In press): 1-24. <https://doi.org/10.1111/raq.12549>
- McGrath, D., King, P.A., Gosling, E.M., 1988. Evidence for the direct settlement of *Mytilus edulis* larvae on adult mussel beds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 47: 103-106. <https://doi.org/10.3354/meps047103>
- McKindsey, C.W., Thetmeyer, H., Landry, T., Silvert, W., 2006. Review of recent carrying capacity models for bivalve culture and recommendations for research and management. *Aquaculture* 261: 451-462. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2006.06.044>
- McKindsey, C.W., Archambault, P., Callier, M.D., Olivier, F., 2011. Influence of suspended and off-bottom mussel culture on the sea bottom and benthic habitats: a review. *Can. J. Zool.* 89: 622-646. <https://doi.org/10.1139/z11-037>
- Merino, G., Barange, M., Blanchard, J.L., Harle, J., Holmes, R., Allen, I., Allison, E.H., Badjeck, M.C., Dulvy, N.K., Holt, J., Jennings, S., Mullon, C., Rodwell, L.D., 2012. Can marine fisheries and aquaculture meet fish demand from a growing human population in a changing climate? *Glob. Environ. Change* 22: 795-806. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2012.03.003>

- Meyer, A., Todt, C., Mikkelsen, N.T., Lieb, B., 2010. Fast evolving 18S rRNA sequences from Solenogastres (Mollusca) resist standard PCR amplification and give new insights into mollusc substitution rate heterogeneity. *BMC Evol. Biol.* 10: 70. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-70>
- Mikhailov A.T., Torrado M., Mendez J., 1995. Sexual differentiation of reproductive tissue in bivalve molluscs: identification of male associated polypeptide in the mantle of *Mytilus galloprovincialis* Lmk. *Int. J. Dev. Biol.* 39: 545-548
- Miller, M.R., Pearce, L., Bettjeman, B.I., 2014. Detailed distribution of lipids in greenshell™ mussel (*Perna canaliculus*). *Nutrients* 6: 1454-1474. <https://doi.org/10.3390/nu6041454>
- Mizuta, D.D., Wikfors, G., 2019. Depth selection and in situ validation for offshore mussel aquaculture in northeast United States federal waters. *J. Mar. Sci. Eng.* 7: 293. <https://doi.org/10.3390/jmse7090293>
- Mizuta, D.D., Dixon, M.S., Maney Jr., E.D., Fregeau, M., Wikfors, G.H., 2019. Offshore mussel aquaculture: strategies for farming in the changing environment of the Northeast U.S. shelf EEZ. *Bull. Jap. Fish. Res. Educ. Agency* 49: 111-119.
- Moen, T., Baranski, M., Sonesson, A.K., Kjøglum, S., 2009. Confirmation and fine-mapping of a major QTL for resistance to infectious pancreatic necrosis in Atlantic salmon (*Salmo salar*): population-level associations between markers and trait. *BMC Genom.* 10: 368. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-10-368>
- Mousseau, T.A., Fox, C.W., 1998. The adaptive significance of maternal effects. *Trends Ecol. Evol.* 13: 403-407. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01472-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01472-4)
- Murray, H.M., Gallardi, D., Mills, T., 2019. Effect of culture depth and season on the condition and reproductive indices of blue mussels (*Mytilus edulis* L.) cultured in a cold-water coastal environment. *J. Shellfish Res.* 38: 351-362. <https://doi.org/10.2983/035.038.0215>
- Myrand, B., Gaudreault, J., 1995. Summer mortality of blue mussels (*Mytilus edulis* Linneaus, 1758) in the Magdalen Islands (Southern Gulf of St. Lawrence, Canada). *J. Shellfish Res.* 14: 395-404.
- Myrand, B., Guderley, H., Himmelman, J.H., 2000. Reproduction and summer mortality of blue mussels *Mytilus edulis* in the Magdalen Islands, southern Gulf of St. Lawrence. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 197: 193-207. <https://doi.org/10.3354/meps197193>
- Myrand, B., Tremblay, R., Sévigny, J.M., 2002. Selection against blue mussels (*Mytilus edulis* L.) homozygotes under various stressful conditions. *J. Hered.* 93: 238-248. <https://doi.org/10.1093/jhered/93.4.238>

- Myrand, B., Tremblay, R., Sévigny, J.M., 2009a. Decreases in multi-locus heterozygosity in suspension-cultured mussels (*Mytilus edulis*) through loss of the more heterozygous individuals. *Aquaculture* 295: 188-194. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2009.07.014>
- Myrand, B., Tremblay, R., Sévigny, J.M., 2009b. Impact of suspension culture using mesh sleeves on genetic characteristics of *Mytilus edulis* L. in Canada. *Aquaculture* 291: 147-153. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2009.03.015>
- Napolitano, G.E., MacDonald, B.A., Thompson, R.J., Ackman, R.G., 1992. Lipids composition of eggs and adductor muscle in giant scallops (*Placopecten magellanicus*) from different habitats. *Mar. Biol.* 113: 71-76. <https://doi.org/10.1007/BF00367640>
- Navarrete, S.A., Wieters, E.A., Broitman, B., Castilla, J.C., 2005. Scales of benthic–pelagic coupling and the intensity of species interactions: From recruitment limitation to top-down control. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102: 18046–18051. <https://doi.org/10.1073/pnas.0509119102>
- Nevejan, N., De Schryver, P., Wille, M., Dierckens, K., Baruah, K., Van Stappen, G., 2018. Bacteria as food in aquaculture: do they make a difference? *Rev. Aquac.* 10: 180-212. <https://doi.org/10.1111/raq.12155>
- Newell, C.R., Short, F., Hoven, H., Healey, L., Panchang, V., Cheng, G., 2010. The dispersal dynamics of juvenile plantigrade mussels (*Mytilus edulis* L.) from eelgrass (*Zostera marina*) meadows in Maine, U.S.A. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 394: 45-52. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2010.06.025>
- Nicastro, K.R., Zardi, G.I., McQuaid, C.D., 2010. Differential reproductive investment, attachment strength and mortality of invasive and indigenous mussels across heterogeneous environments. *Biol. Invasions* 12: 2165-2177. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9619-9>
- Nuismer, S.L., Gandon, S., 2008. Moving beyond common-garden and transplant designs: insight into the causes of local adaptation in species interactions. *Am. Nat.* 171: 658-668. <https://doi.org/10.1086/587077>
- Ockelmann, K.W., 1965. Developmental types in marine bivalves and their distribution along the Atlantic coast of Europe. In: Cox, L.R., Peake, J.F. (Eds.), *Proceeding of the first European malacological congress. Conchological society of Great Britain and Iceland and the Malacological society of London*, London, UK. pp. 25-35.

- Ogilvie, S.C., Fox, S.P., Ross, A.H., James, M.R., Schiel, D.R., 2004. Growth of cultured mussels (*Perna canaliculus* Gmelin 1791) at a deep-water chlorophyll maximum layer. *Aquac. Res.* 35: 1253-1260. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2004.01147.x>
- Okumuş, İ., Stirling, H.P., 1998. Seasonal variations in the meat weight, condition index and biochemical composition of mussels (*Mytilus edulis* L.) in suspended culture in two Scottish sea lochs. *Aquaculture* 158: 249-261. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(97\)00206-8](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(97)00206-8)
- Oyinlola, M.A., Reygondeau, G., Wabnitz, C.C., Troell, M., Cheung, W.W., 2018. Global estimation of areas with suitable environmental conditions for mariculture species. *PLoS ONE* 13: e0191086. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0191086>
- Page, H.M., Hubbard, D.M., 1987. Temporal and spatial patterns of growth in mussels *Mytilus edulis* on an offshore platform: relationships to water temperature and food availability. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 111: 159-79. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(87\)90053-0](https://doi.org/10.1016/0022-0981(87)90053-0)
- Pales Espinosa, E., Perrigault, M., Allam, B., 2010. Identification and molecular characterization of a mucosal lectin (MeML) from the blue mussel *Mytilus edulis* and its potential role in particle capture. *Comp. Biochem. Physiol. Part A Mol. Integr. Physiol.* 156: 495-501. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2010.04.004>
- Parrish, C.C., 1987. Separation of aquatic lipid classes by chromarod thin-layer chromatography with measurement by iatrosan flame ionization detection. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44: 722-731. <https://doi.org/10.1139/f87-087>
- Parrish, C. C. 1999. Determination of total lipid, lipid classes, and fatty acids in aquatic samples. In: Arts, M.T, Wainman, B.C. (Eds.), *Lipids in freshwater ecosystems*. Springer Science Business Media, New York, NY, USA. pp. 4-20. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-0547-0_2
- Parrish, C.C., 2013. Lipids in marine ecosystems. *ISRN Oceanogr.* 604045: 1-16. <https://doi.org/10.5402/2013/604045>
- Paul-Pont, I., Lacroix, C., González Fernández, C., Hégaret, H., Lambert, C., Le Goïc, N., Frère, L., Cassone, A.L., Sussarellu, R., Fabioux, C., Guyomarch, J., Albentosa, M., Huvet, A., Soudant, P., 2016. Exposure of marine mussels *Mytilus* spp. to polystyrene microplastics: Toxicity and influence on fluoranthene bioaccumulation. *Environ. Pollut.* 216: 724-737. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2016.06.039>

- Pearce, C.M., Gallager, S.M., Manuel, J.L., Manning, D.A., O'Dor, R.K., Bourget, E., 1998. Effect of thermoclines and turbulence on depth of larval settlement and spat recruitment of the giant scallop *Placopecten magellanicus* in 9.5m deep laboratory mesocosms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 165: 195-215. <https://doi.org/10.3354/meps165195>
- Pechenik, J.A., 1990. Delayed metamorphosis by larvae of benthic marine invertebrates: Does it occur? Is there a price to pay? *Ophelia* 32: 63-94. <https://doi.org/10.1080/00785236.1990.10422025>
- Pechenik, J.A., 2006. Larval experience and latent effects - metamorphosis is not a new beginning. *Integr. Comp. Biol.* 46: 323-333. <https://doi.org/10.1093/icb/icj028>
- Pechenik, J.A., Eyster, L.S., Widdows, J., Bayne, B.L., 1990. The influence of food concentration and temperature on growth and morphological differentiation of blue mussel *Mytilus edulis* L. larvae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 136: 47-64. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(90\)90099-X](https://doi.org/10.1016/0022-0981(90)90099-X)
- Pedersen, T.M., Hansen, J.L., Josefson, A.B., Hansen, B.W., 2008. Mortality through ontogeny of soft-bottom marine invertebrates with planktonic larvae. *J. Mar. Sys.* 73: 185-207. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2007.10.008>
- Penney, R.W., McKenzie, C.H., Mills, T.J., 2001. Assessment of the particulate food supply available for mussel (*Mytilus* spp.) farming in a semi-enclosed, northern inlet. *Est. Coast. Shelf. Sci.* 53: 107-121. <https://doi.org/10.1006/ecss.2001.0783>
- Penney, R.W., Hart, M.J., Templeman, N.D., 2006. Genotype-dependent survival, growth, and production in cultured blue mussels, *Mytilus* spp.: results of a reciprocal seed transfer experiment. *J. Shellfish Res.* 25: 515-525. [https://doi.org/10.2983/0730-8000\(2006\)25\[515:GSGAPI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2983/0730-8000(2006)25[515:GSGAPI]2.0.CO;2)
- Pérez Camacho, A., González, R., Fuentes, J., 1991. Mussel culture in Galicia (N.W. Spain). *Aquaculture* 94: 263-278. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(91\)90122-N](https://doi.org/10.1016/0044-8486(91)90122-N)
- Pernet, F., Browman, H.I., 2021. The future is now: marine aquaculture in the Anthropocene. *ICES J. Mar. Sci.* 78: 315-322. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaa248>
- Pernet, F., Tremblay, R., Bourget, E., 2003. Biochemical indicator of sea scallop (*Placopecten magellanicus*) quality based on lipid class composition. Part I: broodstock conditioning and young larval performance. *J. Shellfish Res.* 22: 365-375.

- Pernet, F., Tremblay, R., Langdon, C., Bourget, E., 2004. Effect of additions of dietary triacylglycerol microspheres on growth, survival, and settlement of mussel (*Mytilus sp.*) larvae. *Mar. Biol.* 144: 693-703. <https://doi.org/10.1007/s00227-003-1234-1>
- Pernet, F., Bricelj, V.M., Parrish, C.C., 2005. Effect of varying dietary levels of omega 6 polyunsaturated fatty acids during the early ontogeny of the sea scallop, *Placopecten magellanicus*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 327: 115-133. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.06.008>
- Pernet, F., Tremblay, R., Comeau, L., Guderley, H., 2007. Temperature adaptation in two bivalve species from different thermal habitat: energetics and remodeling of membrane lipids. *J. Exp. Biol.* 210: 2999-3014. <https://doi.org/10.1242/jeb.006007>
- Pernet, F., Malet, N., Pastoureaud, A., Vaquer, A., Quéré, C., Dubroca, L., 2012. Marine diatoms sustain growth of bivalves in a Mediterranean lagoon. *J. Sea Res.* 68: 20-32. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2011.11.004>
- Petes, L.E., Menge, B.A., Harris, A.L., 2008. Intertidal mussels exhibit energetic trade-offs between reproduction and stress resistance. *Ecol. Monogr.* 78: 387-402. <https://doi.org/10.1890/07-0605.1>
- Pfaffl, M.W., 2001. A new mathematical model for relative quantification in real-time RT-PCR. *Nucleic Acids Res.* 29: 2002-2007. <https://doi.org/10.1093/nar/29.9.e45>
- Pfaffl, M.W., 2004. Quantification strategies in real-time PCR. In: Bustin, S.A. (Ed.), *A-Z of quantitative PCR*. International University Line, La Jolla, CA, USA. pp 89-113.
- Podolsky, R.D., Moran, A. L., 2006. Integrating function across marine life cycles. *Integr. Comp. Biol.* 46: 577-586. <https://doi.org/10.1093/icb/icl026>
- Polsenaere, P., Soletchnik, P., Le Moine, O., Gohin, F., Robert, S., Pépin, J.-F., Stanisière, J.-Y., Dumas, F., Béchemin, C., Gouletquer, P., 2017. Potential environmental drivers of a regional blue mussel mass mortality event (winter of 2014, Breton Sound, France). *J. Sea Res.* 123: 39-50. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2017.03.005>
- Pörtner, H.O., 2001. Climate change and temperature-dependent biogeography: oxygen limitation of thermal tolerance in animals. *Sci. Nat.* 88: 137-146. <https://doi.org/10.1007/s001140100216>

- Pörtner, H.O., 2002. Climate variations and the physiological basis of temperature dependent biogeography: systemic to molecular hierarchy of thermal tolerance in animals. *Comp. Biochem. Physiol. Part A Mol. Integr. Physiol.* 132: 739-761. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(02\)00045-4](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(02)00045-4)
- Pörtner, H.O., 2012. Integrating climate-related stressor effects on marine organisms: unifying principles linking molecule to ecosystem-level changes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 470: 273-290. <https://doi.org/10.3354/meps10123>
- Pörtner, H.O., Bock, C., Mark, F.C., 2017. Oxygen-and capacity-limited thermal tolerance: bridging ecology and physiology. *J. Exp. Biol.* 220: 2685-2696. <https://doi.org/10.1242/jeb.134585>
- Price, T.D., Qvarnström, A., Irwin, D.E., 2003. The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270: 1433-1440. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2372>
- Quayle, D.B., Newkirk, G.F., 1989. Farming bivalve molluscs: methods for study and development. In: Sandifer, P.A. (Ed.), Vol. 1. *Advances in world aquaculture*. The World Aquaculture Society in association with the International Development Research Centre. Baton Rouge, LA, USA. 307 p.
- R Development Core Team, 2018. R: A language and environment for statistical computing – R 3.5.2 – Eggshell Igloo. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2018. Available online: <http://www.R-project.org> (accessed on February 12, 2019)
- R Development Core Team, 2020. R: A language and environment for statistical computing – R 4.0.3 – Bunny-Wunnies Freak Out. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2020. Available online: <http://www.R-project.org> (accessed on July 23, 2020)
- R Development Core Team, 2021. R: A language and environment for statistical computing – R 4.0.5 – Shake and Throw. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2021. Available online: <http://www.R-project.org> (accessed on April 04, 2021)
- Raby, D., Mingelbier, M., Dodson, J.J., Klein, B., Lagadeuc, Y., Legendre, L., 1997. Food-particle size and selection by bivalve larvae in a temperate embayment. *Mar. Biol.* 127: 665-672. <https://doi.org/10.1007/s002270050057>

- Rahman, M.A., Henderson, S., Miller-Ezzy, P., Li, X.X., Qin, J.G., 2019. Immune response to temperature stress in three bivalve species: Pacific oyster *Crassostrea gigas*, Mediterranean mussel *Mytilus galloprovincialis* and mud cockle *Katelysia rhytiphora*. Fish Shellfish Immunol. 86: 868-874. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2018.12.017>
- Rajagopal, S., van der Velde, G., van der Gaag, M., Jenner, H.A., 2005. Factors influencing the upper temperature tolerances of three mussel species in a brackish water canal: size, season and laboratory protocols. Biofouling 21: 87-97. <https://doi.org/10.1080/08927010500133584>
- Rasmussen, R., 2001. Quantification on the LightCycler. In: Meuer, S., Wittwer, C., Nakagawara, K. (Eds.), Rapid Cycle Real-time PCR, Methods and Applications. Springer Press, Heidelberg, Germany. pp. 21-34. https://doi.org/10.1007/978-3-642-59524-0_3
- Raven, J.A., 1998. The twelfth Tansley Lecture. Small is beautiful: the picophytoplankton. Funct. Ecol. 12: 506-513. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1998.00233.x>
- Rayssac, N., Pernet, F., Lacasse, O., Tremblay, R., 2010. Temperature effect on survival, growth, and triacylglycerol content during the early ontogeny of *Mytilus edulis* and *M. trossulus*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 417: 183-191. <https://doi:10.3354/meps08774>
- Read, K.R.H., Cumming, K.B., 1967. Thermal tolerance of the bivalve molluscs *Modiolus modiolus* (L.), *Mytilus edulis* (L.) and *Brachidontes demissus* Dillwyn. Comp. Biochem. Physiol. 22: 149-155. [https://doi.org/10.1016/0010-406X\(67\)90176-4](https://doi.org/10.1016/0010-406X(67)90176-4)
- Richard, M., Rolland, J.L., Gueguen, Y., de Lorgeril, J., Pouzadoux, J., Mostajir, B., Bec, B., Mas, S., Parin, D., Le Gall, P., Mortreux, S., Fiandrino, A., Lagarde, F., Messiaen, G., Fortune, M., Roque d'Orbecastel, E., 2021. In situ characterization of pathogen dynamics during a pacific oyster mortality syndrome episode. Mar. Env. Res. 165: 105251. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2020.105251>
- Rodrigues, L.C., Van Den Bergh, J.C.J.M., Massa, F., Theodorou, J.A., Ziveri, P., Gazeau, F., 2015. Sensitivity of Mediterranean bivalve mollusc aquaculture to climate change, ocean acidification, and other environmental pressures: findings from a producer survey. J. Shellfish Res. 34: 1161-1176. <https://doi.org/10.2983/035.034.0341>
- Romero, A., Novoa, B., Figueras, A., 2012. Genomics, immune studies and diseases in bivalve aquaculture. Invert. Surv. J. 9: 110-121

- Rosa, M., Ward, J., Shumway, S., 2018. Selective capture and ingestion of particles by suspension-feeding bivalve molluscs: A review. *J. Shellfish Res.* 37: 727-746. <https://doi.org/10.2983/035.037.0405>
- Ross, P.M., Parker, L., Byrne, M., 2016. Transgenerational responses of molluscs and echinoderms to changing ocean conditions. *ICES J. Mar. Sci.* 73: 537-549. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv254>
- Saavedra, C., Guerra, A., 1996. Allozyme heterozygosity, founder effect and fitness traits in a cultivated population of the European oyster, *Ostrea edulis*. *Aquaculture* 139: 203-224. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(95\)01127-7](https://doi.org/10.1016/0044-8486(95)01127-7)
- Saavedra, C., Bachère, E., 2006. Bivalve genomics. *Aquaculture* 256: 1-14. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2006.02.023>
- Samain, J.F., Dégremont, L., Soletchnik, P., Haure, J., Bédier, E., Ropert, M., Moal, J., Huvet, A., Bacca, H., van Wormhoudt, H., Delaporte, M., Costil, K., Pouvreau, S., Lambert, S., Boulo, V., Soudant, P., Nicolas, J.L., Le Roux, F., Renault, T., Gagnaire, B., Gereth, F., Boutet, I., Burgeot, T., Boudry, P., 2007. Genetically based resistance to summer mortality in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) and its relationship with physiological, immunological characteristics and infection processes. *Aquaculture* 268: 227-243. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2007.04.044>
- Sanford, E., Kelly, M.W., 2011. Local adaptation in marine invertebrates. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 3: 509-535. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120709-142756>
- Satuito, C.G., Natoyama, K., Yamazaki, M., Fusetani, N., 1994. Larval development of the mussel *Mytilus edulis galloprovincialis* cultured under laboratory conditions. *Fish. Sci.* 60: 65-68. <https://doi.org/10.2331/fishsci.60.65>
- Sauvage, C., Boudry, P., De Koning, D.J., Haley, C.S., Heurtebise, S., Lapègue, S., 2010. QTL for resistance to summer mortality and OsHV-1 load in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*). *Anim. Genet.* 41: 390-399. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.2009.02018.x>
- van der Schatte Olivier, A., Jones, L., Le Vay, L., Christie, M., Wilson, J., Malham, S. K., 2020. A global review of the ecosystem services provided by bivalve aquaculture. *Rev. Aquacult.* 12: 3-25. <https://doi.org/10.1111/raq.12301>
- Schotanus, J., Capelle, J.J., Leuchter, L., van de Koppel, J., Bouma, T.J., 2019. Mussel seed is highly plastic to settling conditions: the influence of waves versus tidal emergence. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 624: 77-87. <https://doi.org/10.3354/meps13039>

- Secor, D.H., 2005. Fish migration and the unit stock: three formative debates. In: Cadrin, S.X., Friedland, K.D., Waldman, J.R. (Eds.), Stock identification methods. Applications in fishery science. Elsevier Inc., San Diego, CA, USA. pp. 17-44.
- Seed, R., 1976. Ecology. In: Bayne, B.L. (Ed.), Marine mussels: their ecology and physiology. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 13-65.
- Seed, R., Suchanek, T.H., 1992. Population and community ecology of *Mytilus*. In: Gosling, E. (Ed.), The mussel *Mytilus*: ecology, physiology, genetics and culture. Elsevier Science Publishers, Amsterdam, The Netherlands. pp. 87-169.
- Séguin-Heine, M.O., Lachance, A.A., Genard, B., Myrand, B., Pellerin, C., Marcotte, I., Tremblay, R., 2014. Impact of open sea habitat on byssus attachment of suspension-cultured blue mussels (*Mytilus edulis*). *Aquaculture* 426: 189-196. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2014.02.006>
- Sénéchal, J., Grant, J., Archambault, M.C., 2008. Experimental manipulation of suspended culture socks: growth and behaviour of juvenile mussels (*Mytilus* spp.). *J. Shellfish Res.* 27: 811-826. [https://doi.org/10.2983/0730-8000\(2008\)27\[811:EMOSCS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2983/0730-8000(2008)27[811:EMOSCS]2.0.CO;2)
- Sharp, G.J., MacNair, N., Campbell, E., Butters, A., Ramsay, A., Semple, R., 2006. Fouling of mussel (*Mytilus edulis*) collectors by algal mats, dynamics, impacts and symptomatic treatment in P.E.I. Canada. *Sci. Asia.* 32: 87-97. [https://doi.org/10.2306/scienceasia1513-1874.2006.32\(s1\).087](https://doi.org/10.2306/scienceasia1513-1874.2006.32(s1).087)
- Sigurdsson, J.B., Titman, C.W., Davies, P.A., 1976. The dispersal of young post-larval bivalve molluscs by byssus threads. *Nature* 262: 386-387. <https://doi.org/10.1038/262386a0>
- Sinensky, M., 1974. Homeoviscous adaptation - A homeostatic process that regulates the viscosity of membrane lipids in *Escherichia coli*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 71: 522-525. <https://doi.org/10.1073/pnas.71.2.522>
- Smaal, A.C., Ferreira, J.G., Grant, J., Petersen, J.K., Strand, Ø, 2019. Goods and services of marine bivalves. Springer Nature, Cham, Switzerland, 591 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-96776-9>
- Sokal, R.R., Rohlf, J.F., 1995. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research, 3e edition. W. H. Freeman and Company, New York, NY, USA. 859 p.
- Somero, G.N., 2002. Thermal physiology and vertical zonation of intertidal animals: optima, limits, and costs of living. *Integr. Comp. Biol.* 42: 780-789. <https://doi.org/10.1093/icb/42.4.780>

- Somero, G.N., 2005. Linking biogeography to physiology: evolutionary and acclimatory adjustments of thermal limits. *Front. Zool.* 2: 1-9. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-2-1>
- Sonier, R., Filgueira, R., Guyondet, T., Tremblay, R., Olivier, F., Meziane, T., Starr, M., Leblanc, A.R., Comeau, A.L., 2016. Picophytoplankton contribution to *Mytilus edulis* growth in an intensive culture environment. *Mar. Biol.* 163: 73. <https://doi.org/10.1007/s00227-016-2845-7>
- Sonier, R., Comeau, L.A., Tremblay, R., Olivier, F., Meziane, T., Genard, B., 2021. *Mytilus edulis* and *Styela clava* assimilate picophytoplankton carbon through feces and pseudofeces ingestion. *Aquaculture* 531: 735868. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.735868>
- Soto, D., Aguilar-Manjarrez, J., Brugère, C., Angel, D., Bailey, C., Black, K., Edwards, P., Costa-Pierce, B., Chopin, T., Deudero, S., Freeman, S., Hambrey, J., Hishamunda, N., Knowler, D., Silvert, W., Marba, N., Mathe, S., Norambuena, R., Simard, F., Tett, T., Troell, M., Wainberg, A., 2008. Applying an ecosystem-based approach to aquaculture: principles, scales and some management measures. In: Soto, D., Aguilar-Manjarrez, J., Hishamunda, N. (Eds.), Building an ecosystem approach to aquaculture. Universitat de les Illes-Balears expert workshop, 2007, Palma de Mallorca, Spain. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Fisheries and Aquaculture Proceedings, Rome, Italy. pp. 15-35.
- Soudant, P., Marty, Y., Moal, J., Masski, H., Samain, J.F., 1998. Fatty acid composition of polar lipid classes during larval development of scallop *Pecten maximus*. *Comp. Biochem. Physiol., Part A Mol. Integr. Physiol.* 121: 279-288. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(98\)10130-7](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(98)10130-7)
- Soudant, P., Van Ryckeghem, K., Marty, Y., Moal, J., Samain, J.-F., Sorgeloos, P., 1999. Comparison of the lipid class and fatty acid composition between a reproductive cycle in nature and a standard hatchery conditioning of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Comp. Biochem. Physiol. Part B Biochem. Mol. Bio.* 123: 209-222. [https://doi.org/10.1016/S0305-0491\(99\)00063-2](https://doi.org/10.1016/S0305-0491(99)00063-2)
- Sprung, M., 1984. Physiological energetic of mussel larvae (*Mytilus* spp.). I. Shell Growth and biomass. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 17: 295-305. <https://doi.org/10.3354/meps017283>
- Statistics Canada, 2016. Agriculture division. Commodities section. Aquaculture statistics 2015. Catalogue n° 23-222-X, Statistics Canada, Ottawa, ON, Canada. 29 p.
- Statistics Canada, 2020. Aquaculture, production and value 2019. Table 32-10-0107-01 (formerly CANSIM 003-0001). Ottawa, ON, Canada. <https://doi.org/10.25318/3210010701-eng>

- Stearns, S.C., 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford, UK. 249 p.
- Stearns, S.C., 1994. The evolutionary links between fixed and variable traits. *Acta Paleontol. Polon.* 38: 215-232.
- Steeves, L.E., Filgueira, R., Guyondet, T., Chassé, J., Comeau, L., 2018. Past, present, and future: performance of two bivalve species under changing environmental conditions. *Front. Mar. Sci.* 5: 184. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00184>
- Stirling, H.P., Okumuş, İ., 1994. Growth, mortality and morphology of cultivated mussel *Mytilus edulis* L. stocks cross-transplanted between two sea lochs on the west coast Scotland. *Mar. Biol.* 119: 115-123. <https://doi.org/10.1007/BF00350113>
- Strohmeier, T., Strand, Ø., Alunno-Bruscia, M., Duinker, A., Cranford, P.J., 2012. Variability in particle retention efficiency by the mussel *Mytilus edulis*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 412: 96-102. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.11.006>
- Suchanek, T.H., 1981. The role of disturbance in the evolution of life history strategies in the intertidal mussels *Mytilus edulis* and *Mytilus californianus*. *Oecologia* 50: 143-152. <https://doi.org/10.1007>
- Suplicy, F.M., 2020. A review of the multiple benefits of mussel farming. *Rev. Aquac.* 12: 204-223. <https://doi.org/10.1111/raq.12313>
- Tacon, A.G.J., 2020. Trends in global aquaculture and aquafeed production: 2000–2017, *Rev. Fish. Sci. Aquac.* 28: 43-56. <https://doi.org/10.1080/23308249.2019.1649634>
- Tanguy, A., Bierne, N., Saavedra, C., Pina, B., Bachère, E., Kube, M., Bazin, E., Bonhomme, F., Boudry, P., Boulo, V., Boutet, I., Cancela, L., Dossat, C., Favrel, P., Huvet, A., Jarque, S., Jollivet, D., Klages, S., Lapègue, S., Leite, R., Moal, J., Moraga, D., Reinhardt, R., Samain, J.F., Zouros, E., Canario, A., 2008. Increasing genomic information in bivalves through new EST collections in four species: Development of new genetic markers for environmental studies and genome evolution. *Gene* 408: 27-36. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2007.10.021>
- Thompson R.J., Newell, R.I.E, 1985. Physiological responses to temperature in two latitudinally separated populations of the mussel, *Mytilus edulis*, In: Gibbs, P.E. (Ed.), *Proceedings of the 19th European Marine Biology Symposium*. Cambridge University Press, Plymouth, Devon, UK, pp. 481-495.
- Thorson, G., 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. Rev.* 25: 1-45. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1950.tb00585.x>

- Toupoint, N., 2012. Le succès de recrutement de la moule bleue: influence de la qualité de la ressource trophique. PhD dissertation, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, QC, Canada, 245 p.
- Toupoint, N., Solomon-Gilmore, L., Bourque, F., Myrand, B., Pernet, F., Olivier, F., Tremblay, R., 2012a. Match/mismatch between the *Mytilus edulis* larval supply and seston quality: effect on recruitment. *Ecology* 93: 1922-1934. <https://doi.org/10.1890/11-1292.1>
- Toupoint, N., Mohit, V., Linossier, I., Bourgougnon, N., Myrand, B., Lovejoy, C., Olivier, F., Tremblay, R., 2012b. Effect of the biofilm age on *Mytilus edulis* settlement. *Biofouling* 29: 985-1001. <https://doi.org/10.1080/08927014.2012.725202>
- Tremblay, G., Belzile, C., Gosselin, M., Poulin, M., Roy, S., Tremblay, J.E., 2009. Late summer phytoplankton distribution along a 3500 km transect in Canadian Arctic waters: strong numerical dominance by picoeukaryotes. *Aquat. Microb. Ecol.* 54: 55-70. <https://doi.org/10.3354/ame01257>
- Tremblay, R., Landry, T., 2016. The implication of metabolic performance of *Mytilus edulis*, *Mytilus trossulus*, and hybrids for mussel aquaculture in eastern Canadian waters. *J. Mar. Biol. Aquac.* 2: 1-7. <https://doi.org/10.15436/2381-0750.16.009>
- Tremblay, R., Myrand, B., Guderley, H., 1998a. Thermal sensitivity of organismal and mitochondrial oxygen consumption in relation to the susceptibility of blue mussels, *Mytilus edulis* (L.), to summer mortality. *J. Shellfish Res.* 17: 141-152.
- Tremblay, R., Myrand, B., Sévigny, J.M., Blier, P., Guderley, H., 1998b. Bioenergetic and genetic parameters in relation to susceptibility of blue mussels, *Mytilus edulis* (L.) to summer mortality. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 221: 27-58. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(97\)00114-7](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(97)00114-7)
- Tremblay, R., Myrand, B., Sévigny, J.M., 1998c. Genetic characterization of wild and suspension-cultured blue mussels (*Mytilus edulis* Linnaeus, 1758) in the Magdalen Islands (southern Gulf of St. Lawrence, Canada). *J. Shellfish Res.* 17: 1191-1202.
- Tremblay, R., Myrand, B., Guderley, H., 1998d. Temporal variation of lysosomal capacities in relation to susceptibility of mussels, *Mytilus edulis*, to summer mortality. *Mar. Biol.* 132: 641-649. <https://doi.org/10.1007/s002270050429>
- Tremblay, R., Landry, T., Leblanc, N., Pernet, F., Barkhouse, C., Sévigny, J.-M., 2011. Physiological and biochemical indicators of mussel seed quality in relation to temperatures. *Aquat. Living Res.* 24: 273-282. <https://doi.org/10.1051/alr/2011113>

- Troell, M., Joyce, A., Chopin, T., Neori, A., Buschmann, A.H., Fang, J.G., 2009. Ecological engineering in aquaculture — potential for integrated multi-trophic aquaculture (IMTA) in marine offshore systems. *Aquaculture* 297: 1-9. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2009.09.010>
- Trottet, A., Roy, S., Tamigneaux, E., Lovejoy, C., 2007. Importance of heterotrophic planktonic communities in a mussel culture environment: the Grande Entrée lagoon, Magdalen Islands (Québec, Canada). *Mar. Biol.* 151: 377-392. <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0494-y>
- Trottet, A., Roy, S., Tamigneaux, E., Lovejoy, C., Tremblay, R., 2008. Impact of suspended mussels (*Mytilus edulis* L.) on plankton communities in a Magdalen Islands lagoon (Québec, Canada): a mesocosm approach. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 365: 103-115. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.08.001>
- UN, 2015. Transforming our world: the 2030 agenda for sustainable development. Resolution adopted by the general assembly on 25 September 2015 (A/RES/70/1). United Nations, New York, NY, USA. 35 p.
- UN, 2019. United Nations - Department of economic and social affairs - Population division - World population prospects 2019: Highlights (ST/ESA/SER.A/423). United Nations, New York, NY, USA. 46 p.
- Varenes, E., Hanssen, S.A., Bonardelli, J., Guillemette, M., 2013. Sea duck predation in mussel farms: the best nets for excluding common eiders safely and efficiently. *Aquacult. Environ. Interact.* 4: 31-39. <https://doi.org/10.3354/aei00072>
- Varenes, E., Hanssen, S.A., Bonardelli, J., Guillemette, M., 2015a. A large molluscivore bird (Common Eider, *Somateria mollissima*) is able to discriminate quality of blue mussels (*Mytilus edulis*) based on size and provenance. *Can. J. Zool.* 93: 655-663. <https://doi.org/10.1139/cjz-2015-0046>
- Varenes, E., Hanssen, S.A., Bonardelli, J., Guillemette, M., 2015b. Blue mussel (*Mytilus edulis*) quality of preferred prey improves digestion in a molluscivore bird (Common Eider, *Somateria mollissima*). *Can. J. Zool.* 93: 783-789. <https://doi.org/10.1139/cjz-2015-0066>
- Venier, P., De Pittà, C., Bernante, F., Varotto, L., De Nardi, B., Bovo, G., Roch, P., Novoa, B., Figueras, A., Pallavicini, A., Lanfranchi, G., 2009. MytiBase: a knowledgebase of mussel (*M. galloprovincialis*) transcribed sequences. *BMC Genom.* 10: 72. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-10-72>
- Walne, P.R., 1976. Experiments on the culture in the sea of the Butterfish *Venerupis decussata* L. *Aquaculture* 8: 371-381. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(76\)90119-8](https://doi.org/10.1016/0044-8486(76)90119-8)

- Wang, X., Liu, S., Jiang, C., Geng, X., Zhou, T., Li, N., Bao, L., Li, Y., Yao, J., Yang, Y., Zhong, X., Jin, Y., Dunham, R., Liu, Z., 2016. Multiple across-strain and within-strain QTLs suggest highly complex genetic architecture for hypoxia tolerance in channel catfish. *Mol. Genet. Genomics* 292: 63-76. <https://doi.org/10.1007/s00438-016-1256-2>
- Ward, J.E., Shumway, S.E., 2004. Separating the grain from the chaff: particle selection in suspension- and deposit-feeding bivalves. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 300: 83-130. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2004.03.002>
- Webb, J.S., Chu, F.L.E., 1983. Phytoplankton as food source for bivalve larvae. In: Pruder, G.D., Langdon, C.J., Conklin, D.E. (Eds.), *Proceedings of the second international conference on aquaculture nutrition: biochemical and physiological approaches to shellfish nutrition*. Louisiana State University, Baton Rouge, LA, USA. pp. 272-291.
- Weiss, C.V.C., Ondiviela, B., Guanche, R., Castellanos, O.F., Juanes, J.A., 2018. A global integrated analysis of open sea fish farming opportunities. *Aquaculture* 497: 234-245. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.07.054>
- Weitzman, J., Steeves, L., Bradford, J., Filgueira, R., 2019. Chapter 11 - Far-field and near-field effects of marine aquaculture. In: Sheppard, C. (Ed.), *World seas: an environmental evaluation*, 2e edition. Elsevier Academic Press, London, UK. pp. 197-220. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-805052-1.00011-5>
- Weitzman, J., Filgueira, R., 2020. The evolution and application of carrying capacity in aquaculture: towards a research agenda. *Rev. Aquacult.* 12: 1297-1322. <https://doi.org/10.1111/raq.12383>
- Widdows, J., 1973. The effects of temperature on the metabolism and activity of *Mytilus edulis*. *Neth. J. Sea. Res.* 7: 387-398. [https://doi.org/10.1016/0077-7579\(73\)90060-4](https://doi.org/10.1016/0077-7579(73)90060-4)
- Wijnsman J.W.M., Troost K., Fang J., Roncarati A., 2019. Global production of marine bivalves. Trends and challenges. In: Smaal, A., Ferreira, J., Grant, J., Petersen, J., Strand, Ø. (Eds), *Goods and services of marine bivalves*. Springer, Cham, Switzerland, pp 7-26. https://doi.org/10.1007/978-3-319-96776-9_2
- Wolf, J.B., Wade, M.J., 2009. What are maternal effects (and what are they not)? *Philos. Trans. R. Soc. B* 364: 1107-1115. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0238>
- Woo, S., Jeon, H.Y., Kim, S.R., Yum, S., 2011. Differentially displayed genes with oxygen depletion stress and transcriptional responses in the marine mussel, *Mytilus galloprovincialis*. *Comp. Biochem. Physiol. Part D Genomics Proteomics* 6: 348-356. <https://doi.org/10.1016/j.cbd.2011.07.003>

- Yang, J.L., Satuito, C.G., Bao, W.Y., 2007. Larval settlement and metamorphosis of the mussel *Mytilus galloprovincialis* on different macroalgae. *Mar. Biol.* 152: 1121-1132. <https://doi.org/10.1007/s00227-007-0759-0>
- Yang, J.L., Feng, D.-D., Liu, J., Xu, J.K., Chen, K., Li, Y.-F., Zhu, Y.-T., Liang, X., Lu, Y., 2021. Chromosome-level genome assembly of the hard-shelled mussel *Mytilus coruscus*, a widely distributed species from the temperate areas of East Asia. *GigaScience* 10: giab024. <https://doi.org/10.1093/gigascience/giab024>
- Yarra, T., Ramesh, K., Blaxter, M., Hüning, A., Melzner, F., Clarck, M.S., 2021. Transcriptomic analysis of shell repair and biomineralization in the blue mussel, *Mytilus edulis*. *BMC Genom.* 22: 437. <https://doi.org/10.1186/s12864-021-07751-7>
- Yates, K.L., Bradshaw, C.J.A, 2018. Offshore energy and marine spatial planning. Routledge, London, UK. 324 p. <https://doi.org/10.4324/9781315666877>
- Zippay, M.L., Helmuth, B., 2012. Effects of temperature change on mussel, *Mytilus*. *Integr. Zool.* 7: 312-327. <https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2012.00310.x>