

UQAR

Université du Québec
à Rimouski

**COMPORTEMENT D'ÉTABLISSEMENT DU HOMARD
AMÉRICAIN (*HOMARUS AMERICANUS*) :**

**EFFET DE L'ORIGINE DES FEMELLES ET DE LA TEMPÉRATURE DE
DÉVELOPPEMENT**

mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en océanographie

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

PAR

© Léo BARRET

[Mai 2015]

Composition du jury :

Céline Audet, présidente du jury, Institut des sciences de la mer

Gilles Miron, directeur de recherche, Université de Moncton

Patrick Ouellet, codirecteur de recherche, Pêches et Océans Canada

Réjean Tremblay, codirecteur de recherche, Institut des sciences de la mer

Bernard Sainte-Marie, examinateur externe, Pêches et Océans Canada

Dépôt initial le 12 décembre 2014

Dépôt final le [date mois année]

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

Ti hache y coupe gros bois

Proverbe réunionnais

REMERCIEMENTS

J'adresse mes remerciements les plus sincères aux personnes qui m'ont apporté leur aide et qui ont contribué à l'élaboration de ce mémoire ainsi qu'à la réussite de cette formation universitaire.

Je tiens à remercier sincèrement le professeur Gilles Miron, qui, en tant que Directeur de mémoire, s'est toujours montré à l'écoute et très disponible tout au long de la réalisation de ce mémoire, ainsi que pour l'aide et le temps qu'il a bien voulu me consacrer.

Mes remerciements s'adressent également aux professeurs Patrick Ouellet et Réjean Tremblay pour leur générosité et leur soutien dont ils ont su faire preuve malgré leurs charges professionnelles et académiques.

J'exprime ma gratitude à Jean-Pierre Allard, Hélène Dionne, Kim Lavigne, Caroline Vanier, Lyette Régimbald, Benoit Bruneau, François Turcotte, Sahar Mejri, Bertrand Genard, et tous les techniciens et étudiants rencontrés lors des recherches effectuées qui m'ont aidé à mener à bien les expériences et qui ont accepté de répondre à mes questions avec gentillesse.

Je remercie le Réseau canadien de la recherche sur la pêche et tous ses membres pour le financement de ce projet, leur soutien et leur dévouement à l'acquisition de connaissance et à la pérennité des pêches.

Je n'oublie pas mes parents pour leur contribution, leur soutien et leur patience.

Enfin, j'adresse mes plus sincères remerciements à tous mes proches et amis, qui m'ont toujours soutenu et encouragé au cours de la réalisation de ce mémoire. Spéciale dédicace au 26.

Merci à tous et à toutes.

RÉSUMÉ

Le succès de l'établissement benthique des postlarves (larves de stade IV) du Homard américain (*Homarus americanus*) est un facteur-clé de la dynamique des populations. La température de l'eau est un facteur pouvant limiter l'établissement des postlarves sur le fond, plus particulièrement la présence d'une stratification thermique verticale importante. La répartition spatiale de cette espèce permet à ses larves pélagiques de rencontrer, lors de leur développement, des zones thermiques hétérogènes. Peu d'informations sont disponibles sur la capacité d'acclimatation ou l'occurrence d'une adaptation locale à la température chez le Homard américain, en fonction de la zone géographique. Dans ce contexte, les principaux objectifs de cette thèse ont été de caractériser 1) le comportement d'établissement des postlarves en fonction de la température d'incubation des larves et l'origine géographique des femelles et 2) les réactions comportementales des postlarves en l'absence / présence d'une thermocline. Cette étude comprenait, l'élevage de larves de l'émergence jusqu'au stade postlarve, une expérience consistant à l'observation et l'enregistrement vidéo du comportement des postlarves, et l'analyse des conditions lipidiques de l'hépatopancréas des postlarves. Nos résultats ne supportent pas l'hypothèse d'une adaptation locale à la température puisque aucune différence significative dans le comportement d'établissement des postlarves n'a été observée en lien avec l'origine des femelles. Les principaux résultats montrent un effet significatif de la température de développement jusqu'à la métamorphose sur la survie des larves et sur le comportement d'établissement et les conditions énergétiques des postlarves. Nos résultats suggèrent une plasticité du comportement d'établissement des postlarves liée aux conditions d'incubation. Ce résultat souligne la présence de liens entre la température de développement et la variabilité naturelle du succès de l'établissement pour les populations de Homard américain. Ces résultats soulignent la nécessité d'une approche intégrée dans l'étude du recrutement des populations, où seraient considérées les interactions entre les fluctuations de l'environnement et la plasticité comportementale. L'intégration de ces variables dans les modèles de dispersion des larves représente une étape importante vers l'augmentation de notre capacité à comprendre la structure des populations et à gérer les activités de pêche du Homard américain.

Mots clés : Homard américain ; postlarve ; établissement benthique ; comportement ; température ; développement ; adaptation locale.

ABSTRACT

The benthic settlement success of American lobster (*Homarus americanus*) postlarvae (stage IV larvae) is a key factor in population dynamics. Water temperature is a factor that may limit the settlement of postlarvae, particularly the presence of a strong vertical thermal stratification. The spatial distribution of this species allows its pelagic larvae to encounter, during development, heterogeneous thermal zones. Little information is available on the ability to acclimate to temperature or on the occurrence of local adaptation for the American lobster, depending on the geographical area. In this context, the main objectives of this thesis were to characterize 1) the settlement behavior of the postlarvae in relation to the incubation temperature and the geographical origin of the females and 2) the behavioral responses of postlarvae in the absence/presence of a thermocline. This study involved, rearing of larvae from hatching to the postlarval stage, behavioral observations of the postlarvae with video recording and hepatopancreas lipid analysis of the postlarvae. Our results do not support the hypothesis of a local thermal adaptation for the American lobster since no significant difference in the settlement behavior of postlarvae was observed in relation to the origin of the females. The results show a significant effect of developmental temperature on larval survival and settlement behavior as well as on energetic conditions of the postlarvae. Behavioral plasticity in benthic settlement has been demonstrated in the different thermal water column conditions used. This study may underline links between developmental temperature and the natural variability in survival and settlement of American lobsters. The findings emphasize the need for an integrated approach on the study of lobster recruitment, where the interactions between environmental fluctuations and behavioral plasticity are considered. The inclusion of these variables in dispersion models of lobster larvae should be an important step to improve the understanding of the population structure of the American lobster and to manage its fisheries.

Keywords: American lobster; postlarva; benthic settlement; behavior; temperature; development; local adaptation.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	ix
RÉSUMÉ.....	xi
ABSTRACT.....	xiii
TABLE DES MATIÈRES.....	xv
LISTE DES TABLEAUX.....	xvii
LISTE DES FIGURES.....	xix
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
IMPORTANCE SOCIO-ECONOMIQUE DU HOMARD AMERICAIN.....	1
CONTEXTE DE LA PRESENTE RECHERCHE.....	3
ÉCOLOGIE ET CYCLE DE VIE.....	4
ÉTABLISSEMENT BENTHIQUE ET RECRUTEMENT.....	7
OBJECTIFS ET HYPOTHESES DE L'ETUDE.....	11
CHAPITRE 1 COMPORTEMENT D'ÉTABLISSEMENT DU HOMARD AMÉRICAIN (<i>HOMARUS AMERICANUS</i>): EFFET DE L'ORIGINE DES FEMELLES ET DE LA TEMPÉRATURE DE DÉVELOPPEMENT.....	13
RÉSUMÉ.....	13
SETTLEMENT BEHAVIOR OF AMERICAN LOBSTER (<i>HOMARUS AMERICANUS</i>): EFFECT OF FEMALE ORIGIN AND DEVELOPMENTAL TEMPERATURE.....	15
INTRODUCTION.....	15
MATERIAL AND METHODS.....	18
Broodstock origin and larval rearing.....	18
Behavioral experiment.....	20

Lipid analysis.....	22
Data analysis.....	22
RESULT	24
Survival, development time and morphometric characteristics	24
Behavioral experiment.....	24
Hepatopancreas lipids.....	25
DISCUSSION	26
Effect of developmental temperature on survival and development time to metamorphosis.....	26
Effect of water column temperature on settlement behavior.....	27
Effect of developmental temperature on settlement behavior	28
CONCLUSION.....	30
CONCLUSION GÉNÉRALE	51
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	59

LISTE DES TABLEAUX

Table 1. Experimental design. Number of video observations as a function of treatment, incubation, and female origin. H20: Homogeneous 20°C water column; H12: Homogeneous 12°C water column; S20/12: Stratified 20/12°C water column.	32
Table 2. Behavioral categories observed in the time budget for American lobster (<i>Homarus americanus</i>) postlarvae.	33
Table 3. Results from two-way ANOVAs examining the effects of origin and incubation on survival and time to metamorphosis of American lobster (<i>Homarus americanus</i>) larvae. Significant differences are in bold.	34
Table 4. Analysis of covariance examining the effect of origin and incubation on humid mass (mg) of American lobster (<i>Homarus americanus</i>) postlarvae. Significant differences are in bold.	35
Table 5. Results from chi-square tests for a general linear model examining the effect of origin, incubation and treatment on reaching the bottom data (yes/no) by the American lobster (<i>Homarus americanus</i>) postlarvae. Significant differences are in bold.	36
Table 6. Results from a three-way ANOVA examining the effect of origin, incubation and water column treatment on the percentage of time spent on the bottom by American lobster (<i>Homarus americanus</i>) postlarvae. Significant differences are in bold.	37
Table 7. Results from chi-square tests for a general linear model examining the effect of origin and incubation on the number of time individuals touched the thermocline for the American lobster (<i>Homarus americanus</i>) postlarvae. Significant differences are in bold.	38
Table 8. Results from a two-way PERMANOVA examining the effect of origin and incubation on lipid composition of American lobster (<i>Homarus americanus</i>) postlarvae. Significant differences are in bold.	39

Table 9. Lipid proportion (mean \pm SD) of American lobster (*Homarus americanus*) postlarvae incubated under two temperatures and results from a SIMPER analysis showing which class better explained differences in lipid composition between both incubations. Mass of total lipids is expressed as $\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$ of humid mass. 40

Table 10. Results from a two-way ANOVA examining the effect of origin and incubation on the concentration ($\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$) of total lipids and triglycerids in the hepatopancreas of American lobster (*Homarus americanus*) postlarvae. Significant differences are in bold. 41

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Statistiques de débarquement du Homard américain (<i>Homarus americanus</i>) au Canada de 1896 à 2010. (Ministère des Pêches et Océans, 2014)	2
Figure 2. Carte de barrière au flux génique du Homard américain (<i>Homarus americanus</i>). (Kenchington <i>et al.</i> , 2009)	4
Figure 3. Ontogénie du Homard américain (<i>Homarus americanus</i>) (modifié de Charmentier <i>et al.</i> , 1991).	6
Figure 4. Régulation possible de la profondeur d'établissement du Homard américain (<i>Homarus americanus</i>) par la température (tiré de Steneck et Wahle, 2013)	10
Figure 5. Map of the Gulf of St Lawrence showing the location of sampling sites.	42
Figure 6. Picture of the experimental water column and attached components used during the behavioral trials.	43
Figure 7. Water temperature profiles (mean \pm SD) developed in experimental enclosures for one treatment of one hour. a): Homogeneous 20°C water column (H20); b) Homogeneous 12°C water column (H12); c) Stratified 20/12°C water column (S20/12).	44
Figure 8. Survival and time to reach the postlarval stage (mean \pm SE) of American lobster (<i>Homarus americanus</i>) postlarvae reared in plankton kriesels at different constant target temperatures. Statistical significance: *p < 0.05, **p < 0.01, ***p < 0.001.	45
Figure 9. Allometric relationship between humid mass and cephalothoracic length for American lobster (<i>Homarus americanus</i>) postlarvae under two developmental temperatures (Dashed line: 12°C = -75.539 x + 0.023; Solid line: 20°C = -71.881 x + 0.023).	46
Figure 10. Percentage (mean \pm SE) of American lobster (<i>Homarus americanus</i>) postlarvae that encountered the bottom as a function of incubation temperature and	

water column treatment (H12: homogenous 12°C; H20: homogenous 20°C; S20/12: stratified 20°C and 12° C). Bars having dissimilar letters above them differ significantly from each other (Tukey's contrast test). Statistical significance: *p < 0.05, **p < 0.01, ***p < 0.001. 47

Figure 11. Proportion of time spent on the bottom (mean ± SE) by American lobster (*Homarus americanus*) postlarvae in function of incubation temperature and water column treatment (H12: homogenous 12°C; H20: homogenous 20°C; S20/12: stratified 20°C and 12°C). Bars having dissimilar letters above them differ significantly from each other (Tukey's contrast test). Statistical significance: *p < 0.05, **p < 0.01, ***p < 0.001. 48

Figure 12. Number of contacts (mean ± SE) with the thermocline by American lobster (*Homarus americanus*) postlarvae as function of incubation temperature in stratified treatments. Statistical significance: *p < 0.05, **p < 0.01, ***p < 0.001. 49

INTRODUCTION GÉNÉRALE

IMPORTANCE SOCIO-ÉCONOMIQUE DU HOMARD AMÉRICAIN

Le Homard américain (*Homarus americanus*) est une espèce de première importance pour l'est du Canada. Cette espèce possède une aire de répartition en bordure de la côte atlantique de l'Amérique du nord s'étendant de la Caroline du Nord jusqu'au Labrador (Ministère des Pêches et Océans, 2007). Dans le sud du golfe du St-Laurent, le homard est principalement capturé près des côtes, à des profondeurs variant entre 1 à 30 m (Ministère des Pêches et Océans, 2007). Au Canada, les retombées économiques reliées à l'exploitation de ces stocks s'élevaient en 2010 à 396 millions de dollars (Tremblay *et al.*, 2013).

Bien que l'espèce soit exploitée depuis près de 150 ans, les pêches du Homard américain ont connu une augmentation des débarquements dans l'ensemble des régions depuis les années 1990 et celles-ci ont atteint des sommets historiques en 2010 (Figure 1). Cette augmentation significative des stocks, sans changement significatif dans la gestion des pêches de 1975 à 1992, suggère que l'abondance résulte d'un meilleur recrutement associé à des changements de l'écosystème (Steneck et Wahle, 2013). Ainsi, les principaux prédateurs clés du Homard américain, comme la tanche-tautogue (*Tautogalabrus adspersus*), ont connu un déclin de leur abondance du fait d'une pression de pêche intensive (Steneck et Wahle, 2013). Cette limitation d'une régulation descendante par la prédation permet une augmentation de la survie post-établissement du Homard américain même en absence d'abris optimaux. De plus, la compétition intraspécifique, liée à un comportement agressif, pour la recherche d'un habitat induit une migration des zones à forte densité vers les zones à faible densité (Steneck, 2006). L'ensemble de ces processus

dans un contexte de température optimale peut créer une boucle de rétroaction permettant d'augmenter le recrutement, l'expansion géographique et la croissance des populations du Homard américain (Steneck et Wahle, 2013).

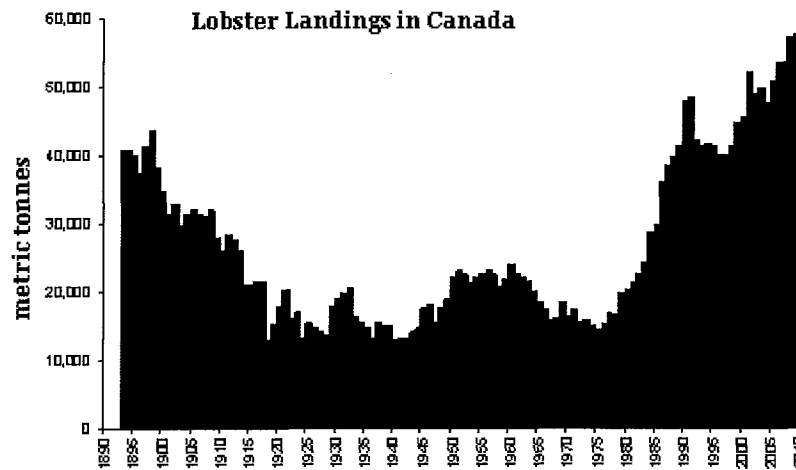


Figure 1. Statistiques de débarquement du Homard américain (*Homarus americanus*) au Canada de 1896 à 2010. (Ministère des Pêches et Océans, 2014)

Plusieurs regroupements de pêcheurs, avec l'accord des décideurs politiques, se sont tournés vers des programmes d'ensemencement des jeunes stades pour pallier à une incertitude dans le recrutement des stocks de certaines régions (Comeau, 2006 ; Motnikar, 2009). Existant depuis la fin du 19e siècle, l'utilisation d'écloseries pour l'élevage et l'ensemencement de postlarves du Homard américain est un concept connu (Nicosia et Lavalli, 1999). Au Nouveau-Brunswick, ce type de programme a été mis en place par Pêches et Océans Canada (MPO) en collaboration avec l'Institut de recherche sur les zones côtières (IRZC) et l'Union des pêcheurs des Maritimes (UPM) et a amené la formation du groupe Homarus, dont l'un des objectifs est la production de postlarves de Homard américain à faibles coûts. Les techniques d'élevage peuvent affecter la morphologie, le comportement et la survie des jeunes stades de vie ensemencés (Van Der Meer, 2005). Ces individus ne possèdent pas l'expérience des cycles saisonniers, de l'utilisation d'abris et de l'évitement des prédateurs. De plus, le taux de croissance après ensemencement et les réserves énergétiques peuvent être différents entre les homards du milieu naturel et ceux

d'élevage (Van Der Meeren, 2005 ; Gendron et *al.*, 2013). Le manque de données quantitatives, provenant d'étude de capture-recapture ou de marquage, permettant de mesurer l'effet de tels projets sur le recrutement des populations en milieu naturel peut donc générer de la controverse (Comeau, 2006).

CONTEXTE DE LA PRÉSENTE RECHERCHE

Le déclin rapide de certains stocks et l'utilisation de techniques d'ensemencement sans moyen d'estimer leur efficacité soulignent le fait que malgré les connaissances accumulées sur la biologie du Homard américain, notre capacité à prédire et à expliquer les changements rapides pouvant survenir dans les stocks demeure limitée (Comeau, 2006). Par ailleurs, les unités de gestions de pêche ne représentent pas des unités biologiques définies (population, métapopulation). Dans ce contexte, le groupe Homard du Réseau canadien de recherche sur la pêche a comme objectif de définir ces unités biologiques et à améliorer les connaissances au niveau de leur connectivité. Le travail de génétique des populations réalisé par Kenchington *et al.* (2009) sur le Homard américain a montré une forte homogénéité génétique de la population dans le golfe du St-Laurent (Figure 2). Ce résultat peut indiquer de forts échanges entre les différentes régions, et en parallèle, une forte connectivité génétique. Toutefois, cette analyse a été réalisée avec 13 marqueurs microsatellites (Kenchington *et al.*, 2009). Le Réseau canadien de la recherche sur la pêche a donc mis en place, sous la direction de Louis Bernatchez, une recherche utilisant plus de 8000 marqueurs de polymorphisme nucléotidique (SNP) pour confirmer ou infirmer cette absence de différenciation génétique dans le Golfe. L'utilisation d'un plus grand nombre de marqueurs a permis de mieux révéler une structuration génétique faible (Benestan, 2013).

Chez la plupart des invertébrés marins, la connectivité est intrinsèquement liée à la dispersion des stades de vie pélagiques (Cowen et Sponaugle, 2009). Une meilleure compréhension de l'écologie des jeunes stades de vie du Homard américain est donc essentielle pour obtenir une vision globale des processus affectant cette espèce, dont la connectivité, dans une logique de préservation durable de la ressource.

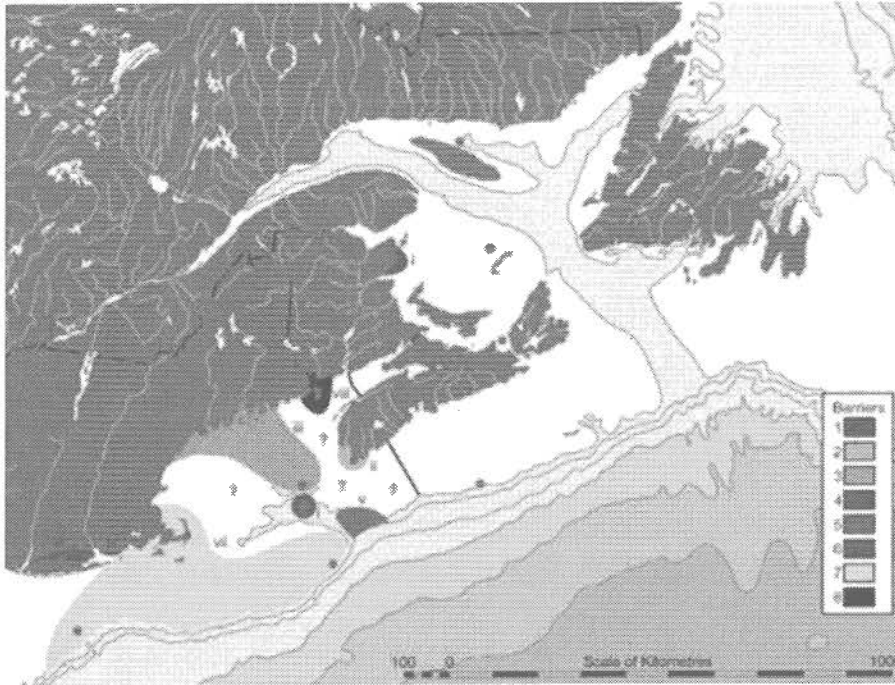


Figure 2. Carte de barrière au flux génique du Homard américain (*Homarus americanus*). (Kenchington *et al.*, 2009)

ÉCOLOGIE ET CYCLE DE VIE

Comme pour la plupart des invertébrés benthiques marins, le Homard américain a un cycle de vie comportant des stades de vie larvaire pouvant être radicalement différents de l'adulte en termes de morphologie ou d'habitat. Les premiers stades de vie larvaire sont planctoniques et suite à la métamorphose du stade III au stade IV, la postlarve, le juvénile et l'adulte deviennent benthiques (Charmentier *et al.*, 1991). Ce cycle de vie est complexe et peut-être divisé en différentes phases basées sur des différenciations morphologiques, physiologiques, comportementales et écologiques (Figure 3).

Les œufs fécondés sont portés au niveau des pléopodes où le développement a lieu sous la protection de la femelle. Suite à l'embryogenèse, le stade nauplius est caractérisé

par un œil médian et trois paires d'appendices. L'éclosion libère un individu au stade prezoé, qui suite à une première mue, donnera rapidement le premier stade larvaire (stade zoé I) (Factor, 1995). Le stade zoé I est caractérisé par la présence d'exopodites sur les péréiopodes et par l'absence de pléopodes abdominaux et d'uropodes. Le stade zoé II se caractérise par l'apparition de pléopodes abdominaux rudimentaires. La mue au stade zoé III se distingue par l'apparition des uropodes. La transition entre les stades III et IV (postlarve) est une véritable métamorphose (Charmantier *et al.*, 1991). Cette métamorphose est associée à des changements anatomiques et physiologiques notables. La postlarve est dépourvue de caractéristiques larvaires et ressemble à un jeune homard, mais sous des proportions allométriques différentes d'un juvénile ou d'un adulte (Charmantier *et al.*, 1991). Les appendices thoraciques perdent leur capacité natatoire, cette fonction étant assumée par des appendices abdominaux renforcés, les pléopodes. Les péréiopodes bien développés confèrent à la postlarve la capacité de marcher sur le fond. Le stade de postlarve correspond à une phase de transition importante entre les habitats pélagique et benthique. Cette transition est permise par des réponses comportementales différentes telles que le comportement d'établissement benthique favorisé par la mise en place des mécanismes d'osmorégulation accroissant la densité des larves (Charmantier *et al.*, 2001, Gendron *et al.*, 2013). Le stade juvénile apparaît après l'établissement de la postlarve sur le fond et trois phases sont distinguées : cryptique, émergente et vagile (Factor, 1995). La phase adulte débute avec l'apparition d'une maturité sexuelle fonctionnelle. Chez les femelles, la maturité sexuelle est clairement indiquée par la présence externe d'œufs. La longue durée de vie du Homard américain donne le potentiel aux femelles de produire un grand nombre de pontes (environ 15) (Cobb *et al.*, 1997).

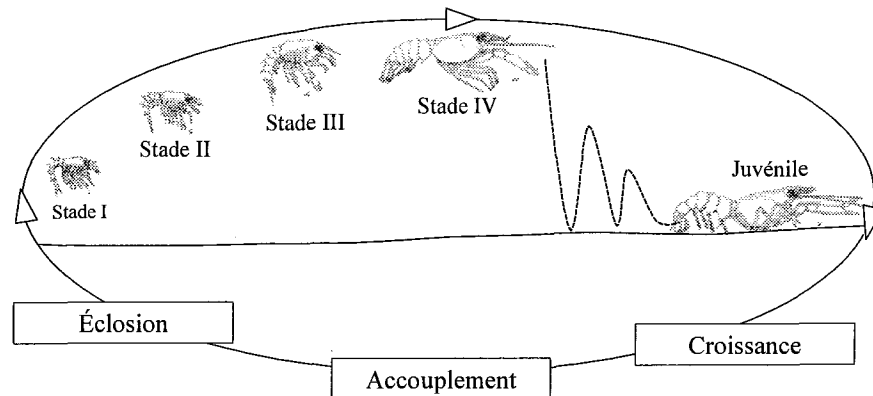


Figure 3. Ontogénie du Homard américain (*Homarus americanus*) (modifié de Charmentier *et al.*, 1991).

Plusieurs facteurs influencent le cycle de vie du Homard américain. Un des facteurs les plus importants pour cette espèce ectotherme est la température de l'eau. Au niveau du développement larvaire, il existe une relation inverse entre la température et le temps requis pour atteindre le stade de postlarve. En laboratoire, les travaux de MacKenzie (1988) ont montré que les larves prennent 11 jours à 22°C pour atteindre le stade IV comparativement à 54 jours à 10°C. De plus, la durée de chaque stade de développement est prolongée à basse température : entre 22°C et 10°C, la durée du stade zoé I passe de 2 à 14 jours, la durée du stade zoé II de 4 à 15 jours et la durée du stade zoé III de 5 à 25 jours. La température affecte également la survie des larves. MacKenzie (1988) a observé que les larves zoés I et II élevées à 10°C avaient un taux de mortalité plus élevé (10% et 39%, respectivement) comparativement à celles élevées à 12°C (<1% et 13%, respectivement). Les stades III et IV avaient un taux de mortalité plus élevé lorsqu'ils étaient élevés à 10°C (>70%) comparativement à 12°C (<25%).

Chez le Homard américain, la tolérance à la salinité varie avec le stade de développement. L'ontogénie des tissus permettant l'osmorégulation est progressive et s'achève suite à la métamorphose (Gendron *et al.*, 2013). Les larves semblent moins tolérantes à de faibles salinités que les adultes (Charmantier *et al.*, 2001). Ainsi, protégés par les membranes de l'œuf, les embryons sont osmoconformes au cours du développement

embryonnaire. Après l'éclosion, les larves (zoés I à III) possèdent une tolérance à la salinité relativement limitée (Charmantier *et al.*, 2001). Les changements anatomiques liés à la métamorphose conduisent à des modifications physiologiques permettant à la postlarve d'hyper-osmoréguler dans des conditions de faible salinité et elles pourraient ainsi augmenter leur densité. Cette habilité peut être une adaptation à la vie benthique en leur permettant de descendre et de rester sur le fond (Charmantier *et al.*, 2001).

La métamorphose est donc une phase de transition critique pour le Homard américain. Le passage d'un mode de vie pélagique à un mode de vie benthique est accompagné d'une série de transformations biologiques. L'établissement benthique est un comportement nouveau qui va fortement influencer la survie des individus et le recrutement à la population.

ÉTABLISSEMENT BENTHIQUE ET RECRUTEMENT

Le succès de l'établissement benthique est un facteur-clé dans le recrutement du Homard américain et la dynamique de ses populations. Le recrutement intègre des variations de plusieurs processus incluant, la production larvaire, la dispersion larvaire, la mortalité, l'établissement benthique, la survie et la croissance post-établissement. Comme chez d'autres espèces d'invertébrés marins, les postlarves du Homard américain peuvent contrôler leur zone d'établissement en retardant ce comportement en absence de signaux favorables tel que la détection chimique de prédateur ou l'absence de substrat optimal (Botero et Atema, 1982; Butman, 1987; Rodriguez *et al.*, 1993). Étant donné que les postlarves peuvent activement choisir un habitat et s'y établir ou non, l'établissement benthique n'est pas déterminé uniquement par l'approvisionnement larvaire, mais aussi par les réponses comportementales des postlarves aux stimuli environnementaux. L'effet des réponses comportementales sur l'établissement varie à différentes échelles spatiales : une sélection active de l'habitat peut être importante à petite échelle (du centimètre au décimètre), mais à grande échelle, les tendances d'établissement sont principalement déterminées par les conditions océanographiques qui affectent la survie, la dispersion et la

densité larvaire (Roughgarden *et al.*, 1988 ; Palma *et al.*, 1999; Feng *et al.*, 2011; Annis *et al.*, 2013).

Les postlarves établies augmentent leur survie en sélectionnant activement des habitats optimaux (Wahle et Steneck 1991, 1992). Les juvéniles de l'année peuvent vivre à des densités supérieures à 5 m⁻² (Wahle *et al.*, 2013). Les premiers homards de phase benthique (<35 mm CL) demeurent habituellement confinés dans des abris pour les premières années, plus longtemps s'ils détectent chimiquement la présence de poissons prédateurs (Wahle et Steneck, 1992). La présence/absence d'un substrat fournissant un abri aux jeunes stades de vie est un facteur limitant l'établissement pouvant créer un «goulet d'étranglement» démographique naturel pour cette espèce (Wahle et Steneck, 1991).

Le processus d'établissement sur le fond est le résultat de l'interaction entre les facteurs environnementaux et les facteurs biologiques inhérents à l'individu, tels que le comportement. Par exemple, le changement de phototaxie positive vers une phototaxie négative suite à la métamorphose a été proposé comme un mécanisme permettant aux postlarves de rechercher des zones sombres et donc de se diriger vers le fond (Botero et Atema, 1982). La capacité olfactive développée des postlarves leur permet de recevoir des stimuli chimiques leur donnant de l'information sur la présence de prédateurs ou de congénères ainsi que sur la qualité du substrat. Ainsi, les postlarves du Homard américain évitent les panaches d'odeurs de prédateurs (Boudreau *et al.*, 1993) et elles s'établissent de préférence dans des abris de faible luminosité (Boudreau *et al.*, 1990). Dans leurs expériences, Boudreau *et al.* (1993) ont montré que les postlarves sont attirées par de l'eau conditionnée avec des adultes et des macroalgues. À l'inverse, elles peuvent éviter des eaux conditionnées avec des Tanches-tautogues (*Tautogalabrus adspersus*), des prédateurs potentiellement importants (Wahle et Steneck, 1992). Ainsi, la distribution des stades benthiques ne semble pas aléatoire. Les fortes densités se retrouvent sur les substrats optimaux tels que les galets ou roches sur fond sableux. Un autre facteur important à prendre en compte lors de l'établissement benthique est la condition physiologique ou énergétique des postlarves ayant atteint le stade de compétence (aptitude à descendre vers

le fond et de s'y installer). Plusieurs études sur le homard et d'autres crustacés montrent que le contenu en triglycérides influence la sélection de l'habitat et l'établissement permanent sur le fond (Miron *et al.*, 1999 ; Pernet *et al.*, 2003 ; Tremblay *et al.*, 2007). Chez le Homard américain, Thériault et Pernet (2007) ont démontré une faible capacité olfactive et un niveau d'activité relié au comportement d'établissement moindre chez les postlarves nourries avec un régime alimentaire faible en lipides entraînant chez les postlarves une accumulation moins importante de triglycérides endogènes.

L'établissement benthique peut aussi être modulé par la température de l'eau, principalement en présence d'une forte stratification thermique. Les travaux de Boudreau *et al.* (1992) ont montré, par exemple, que la proportion de postlarves établies sur le fond après 24h était significativement plus faible en présence d'une thermocline comparativement aux traitements sans thermocline. L'hypothèse d'établissement benthique contrôlé par la température a ainsi été proposée (Boudreau *et al.*, 1992; Annis *et al.*, 2013;). Cette hypothèse s'appuie sur l'observation de comportement d'évitement de forte thermocline. Des observations *in situ* ont confirmé que la température influence effectivement la position verticale des postlarves (Annis, 2005). Ces observations indiquent que le comportement de descente vers le fond des postlarves est plus fréquent à une température d'environ 16°C, et que les individus limitent leur descente en milieux plus froids (12°C) et plus chauds (20°C). De plus, l'augmentation de la profondeur de l'isotherme de 12°C fut corrélée avec la diminution de la proportion du temps passé à la surface de la colonne d'eau (Annis, 2005). L'ensemble de ces observations supporte les travaux de MacKenzie (1988) sur l'existence d'un seuil thermique à 12°C pour l'établissement des postlarves. Annis *et al.* (2013) n'ont pas observé de différences significatives d'abondance des postlarves planctoniques compétentes entre un milieu côtier chaud et un milieu froid, mais ils ont constaté que l'établissement benthique était significativement plus élevé en milieu côtier chaud. Ceci semble indiquer une certaine indépendance entre l'abondance et l'établissement postlarvaire sur une base permanente (Annis *et al.*, 2013). L'ensemble de ces travaux indique des températures préférentielles pour les postlarves lors de l'établissement, ce qui induit une limitation de l'habitat thermique optimal (Figure 4). Or, la répartition spatiale du

Homard américain permet aux larves pélagiques de rencontrer des zones thermiques hétérogènes lors de leur développement, leur transport et leur établissement sur le fond. La question d'une forme d'acclimatation des larves lors du développement ou d'adaptation thermique locale liée aux conditions thermiques subies par les populations peut donc se poser.

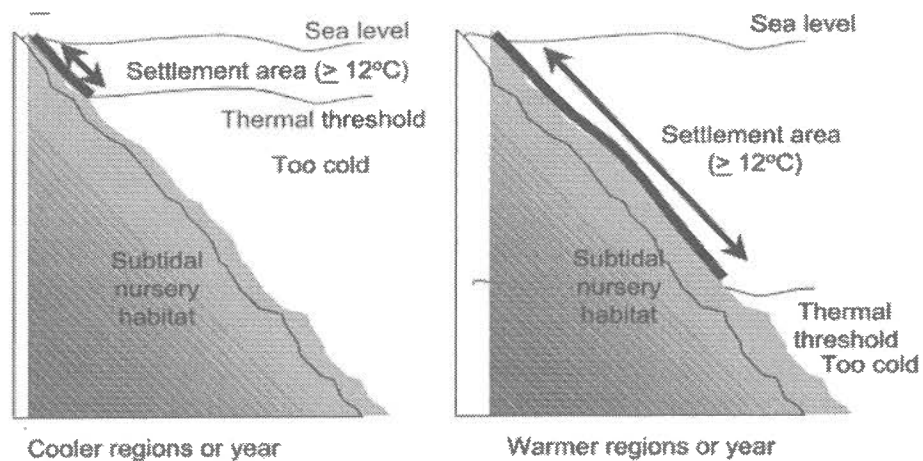


Figure 4. Régulation possible de la profondeur d'établissement du Homard américain (*Homarus americanus*) par la température (tiré de Steneck et Wahle, 2013)

Les expériences de Chiasson *et al.* (sous presse) ont montré que les larves peuvent s'acclimater jusqu'à une certaine limite à un milieu froid. Par exemple, les larves issues d'une acclimatation à une température froide présentaient moins de comportements liés au choc thermique lorsque soumises à des conditions d'eaux froides pour l'établissement, que des larves issues d'acclimatation à température chaude. Les travaux de Chiasson *et al.* (sous presse) étaient cependant menés avec des larves issues de femelles en provenance d'un milieu chaud et dont la température de développement des larves était inconnue. Ceci limite les extrapolations possibles face à ce qui peut être observé en milieu naturel. Il apparaît donc pertinent de déterminer si le comportement des postlarves du Homard américain est indépendant ou non de l'origine des femelles (milieu chaud versus milieu froid) ainsi que du régime thermique dans lequel les larves peuvent se développer. La population source en termes de régime thermique pourrait ainsi jouer sur le développement des œufs et des

larves et ultimement sur leur tolérance aux conditions de température au moment où les postlarves choisissent un habitat et s'y établissent. Dans ce contexte, nous suggérons une étude sur les réponses comportementales de postlarves issues de femelles de homard en provenance de différents environnements thermiques et dont le développement larvaire se fait sous différents régimes thermiques.

OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES DE L'ÉTUDE

L'objectif principal de cette étude sur le Homard américain est de vérifier le rôle de l'origine des femelles et de la température de développement sur :

- le comportement des postlarves face à des conditions homogènes de température et à une stratification thermique;
- les limites de tolérance des postlarves à la température pour l'établissement benthique ;
- la condition physiologique des postlarves exprimées par leur contenu lipidique.

Les hypothèses nulles reliées au projet sont :

- l'origine des femelles n'influence pas les réponses comportementales des postlarves face à différents régimes thermiques;
- la présence d'une thermocline n'influence pas l'établissement des postlarves;
- la température de développement des larves, avant la métamorphose, n'influence pas les réponses comportementales des postlarves face à différents régimes thermiques;
- les conditions énergétiques des postlarves ne sont pas influencées par la température de développement.

L'éventuelle variation dans les réponses comportementales pourrait affecter la probabilité de la descente vers le fond ainsi que le temps qu'une larve reste sur le fond. Ces modifications comportementales pourraient ultimement avoir un effet sur la dispersion

larvaire à plus grande échelle et jouer un rôle dans la connectivité des populations. Cette étude devrait contribuer à déterminer si les larves émises dans des sites contrastés par leur régime thermique sont susceptibles de s'établir n'importe où, ce qui est favorable à une grande connectivité ou si leur succès d'établissement est supérieur dans des conditions thermiques similaires à celles de la localité d'origine des femelles ce qui pourrait refléter une connectivité plus faible et une probable adaptation thermique locale. Une telle forme d'adaptation du Homard américain permettrait de discuter de la définition des populations biologique distincte de l'espèce à l'intérieur du golfe du St-Laurent et au niveau de l'ensemble de son aire de répartition.

L'intégration dans des modèles de dispersion de données de position verticale ou de probabilité d'établissement en fonction de, la température de la colonne d'eau, la zone géographique ou de la température de développement dont elles sont issues permettra de préciser les paramètres de recrutement des stocks.

CHAPITRE 1
COMPORTEMENT D'ÉTABLISSEMENT DU HOMARD AMÉRICAIN
(*HOMARUS AMERICANUS*): EFFET DE L'ORIGINE DES FEMELLES ET DE
LA TEMPÉRATURE DE DÉVELOPPEMENT

RÉSUMÉ

Cette étude examine l'effet de l'origine des femelles, géographiquement définie, ainsi que de la température d'élevage des larves du Homard américain (*Homarus americanus*) sur la survie, le temps de développement, les conditions énergétiques et le comportement d'établissement benthique des postlarves. Trois groupes de femelles œuvées, un de milieu d'eau froide (Gaspé, Québec) et deux de milieu d'eau chaude (Toney River, Nouvelle-Écosse et Caraquet, Nouveau-Brunswick), ont été capturés en milieu naturel puis maintenus en laboratoire. Les larves issues de ces groupes ont été élevées à deux températures constantes (12 et 20°C). Suite à la métamorphose du stade III au stade IV (postlarves), le comportement d'établissement sur le fond des postlarves issues de ces élevages a été examiné dans trois régimes thermiques différents, deux colonnes d'eau homogènes (12 et 20°C) et une présentant une stratification thermique (thermocline entre une couche à 20°C et une à 12°C). Lors du développement, la survie fut significativement plus faible à 12°C. Aucune différence dans la survie et le temps de développement des larves et le comportement d'établissement sur le fond des postlarves n'a été observée par rapport à l'origine des femelles. Un plus grand nombre de larves issues de l'élevage à 12°C a présenté un comportement d'établissement benthique et passé plus de temps au fond durant l'heure d'observation. Les résultats indiquent que la température de 12°C et la présence d'une stratification thermique ne sont pas des seuils absolus de température pour l'établissement. La condition physiologique des postlarves (concentration en triglycérides

endogènes) a été significativement influencée par la température d'incubation, les larves élevées à 12°C présentant une carence en triglycérides. Nos résultats suggèrent donc un lien phénotypique, sous l'influence de la température lors du développement larvaire, entre les premiers stades et le comportement d'établissement des postlarves sur le fond.

Cet article, intitulé « *Settlement behavior of American lobster (*Homarus americanus*) postlarvae: Effect of females origin and developmental temperature* », fut rédigé par moi-même, corrigé et commenté par les professeurs Gilles Miron, Patrick Ouellet et Réjean Tremblay. En tant que premier auteur, ma contribution à ce travail fut l'essentiel de la recherche sur la revue de littérature, le développement du design expérimental et de la méthodologie associée, l'exécution de l'ensemble des expériences et la rédaction de l'article et du mémoire. Le professeur Gilles Miron, second auteur, a fourni l'idée originale et a supervisé la recherche : du développement de la méthode à l'analyse des résultats ainsi qu'à la révision de l'article. Patrick Ouellet, troisième auteur, a contribué à l'idée originale, la mise en place de la méthode, a supervisé et mis à disposition l'ensemble des locaux et laboratoire pour la larviculture ainsi que pour la prise vidéo des expériences. Réjean Tremblay, quatrième auteur, a conseillé sur la méthodologie, a aidé à l'acquisition du matériel et au traitement vidéo et a supervisé les analyses morphométriques et lipidiques des postlarves. Ce travail a été présenté aux réunions du Groupe Homard du Réseau canadien de recherche sur la pêche durant l'année 2013 et 2014 ainsi qu'aux assemblées générales du Réseau. Une affiche a été exposée à la conférence *Benthic Ecology Meeting* à Jacksonville, États-Unis en mars 2014. Une version de ce chapitre a été présentée oralement à la conférence *10th International Conference and Workshop on Lobster Biology and Management* en mai 2014 à Cancún au Mexique.

SETTLEMENT BEHAVIOR OF AMERICAN LOBSTER (*HOMARUS AMERICANUS*): EFFECT OF FEMALE ORIGIN AND DEVELOPMENTAL TEMPERATURE

Léo Barret ¹, Gilles Miron ², Patrick Ouellet ³, Réjean Tremblay ¹

¹ Institut des sciences de la mer, Université du Québec à Rimouski, 310 allée des Ursulines, Rimouski, QC, Canada, G5L 3A1

² Département de biologie, Université de Moncton, 18 avenue Antonine-Maillet, Moncton, NB, Canada, E1A 3E9

³ Institut Maurice-Lamontagne, Pêches et Océans Canada, 850 route de la Mer, Mont-Joli, QC, Canada, G5H 3V9

INTRODUCTION

The American lobster (*Homarus americanus*) became, in the last decades, one of the most valuable fisheries in Atlantic Canada (Fogarty and Gendron, 2013). In order to increase or maintain the resource, the lobster industry has identified research priorities to better understand the biology of lobsters. One of those priorities is to improve knowledge on the behavior of young stages. Like many marine crustaceans, the American lobster has a complex life cycle. The first three larval stages (zoea I to III) are planktonic and are followed after metamorphosis by the postlarva (stage IV) and by juvenile and adult benthic stages (Charmantier *et al.*, 1991). During metamorphosis, a set of morphological, anatomical, physiological and behavioral transformations occur to allow the postlarva to migrate to the sea floor and settle (Charmantier *et al.*, 1991). During its benthic life, the postlarva adopts a cryptic behavior which reduces its vulnerability to predation. The success of the benthic settlement is ultimately a determinant of juvenile survival and population recruitment (Cowen and Sponaugle, 2009).

Temperature is a major factor influencing ectothermic species. It may modify the timing of molt, survival and the settlement success of American lobsters (MacKenzie,

1988; Boudreau *et al.*, 1992; Annis, 2005). Phenotypic plasticity related to local thermal acclimation or adaptation could maximize the acquisition of resources and minimize the risk of mortality in cold regions. In the Gulf of St-Lawrence, such plasticity in American lobsters could exist during larval development and the emergence of settlement competency. Quinn *et al.* (2013) observed for instances that development times were shorter in cold temperature and longer in warm temperature for lobster larvae from a cold-water environment (Gaspé, Québec) than for larvae from a warm-water environment (Northumberland Strait, New Brunswick). According to Annis *et al.* (2013), the postlarval stage is the most sensitive phase of the lobster life cycle with regard to temperature. Temperature can directly influence the behavior of the postlarva when the competent stage is reached. For instance, postlarvae may be sensitive to a strong temperature gradient in the water column (e.g. vertical thermocline) and settlement may be thermally mediated through behavior (Boudreau *et al.*, 1992; Annis, 2005). Annis *et al.* (2013) suggested that 12°C is a minimum temperature for successful lobster settlement in the Gulf of Maine (USA).

American lobster postlarvae are good swimmers and display elaborates behavioral responses to environmental cues. This characteristic allows the postlarvae to select optimal habitat for settlement. Temperature can influence migration, vertical position in the water column and dispersion. Habitat selection in crustaceans could also be affected by several others factors such as, for instance, the availability of preferred habitat (Botero and Atema, 1982; Wahle et Steneck., 1991) and the amount of accumulated energy reserves during the pelagic phase (Miron *et al.*, 1999; Pernet *et al.*, 2003; Tremblay *et al.*, 2007). The lipid composition of an organism is, as well, affected by temperature (Parent *et al.*, 2008). Stoner *et al.* (2013) observed an increase in the amount of storage class lipids (triglycerides) with an increase in temperature in the blue king crab (*Paralithodes platypus*). In American lobster postlarvae, the amount of lipids, as well as its class-type (e.g. triglycerides) can affect their settlement (Thériault and Pernet, 2007) and their osmoregulation process (Gendron *et al.*, 2013).

Populations of American lobster are found on the American east coast in various regions from North Carolina to Labrador (Department of Fisheries and Oceans, 2007).

These different regions are characterized by heterogeneous thermal regimes (Department of Fisheries and Oceans, 2007; Galbraith *et al.*, 2012). In the case of the Gulf of St-Lawrence, the sea surface temperature varies regionally during the summer, exceeding 20°C in some areas (e.g., Northumberland Strait) or below 12°C in others (e.g., Newfoundland) (Galbraith *et al.*, 2012). Thus, larvae may experience different thermal environments between their release point, development areas and settlement grounds, according to their geographic origin, water currents and their vertical and horizontal movements.

Although biophysical transport models (Incze and Naimie, 2000; Chassé and Miller, 2010) use parameters such as developmental time in relation to temperature, the integration of settlement behaviour and vertical migration in models should provide a more realistic picture of potential recruitment for young lobster stages. An understanding of the interaction between behaviour, thermal habitat, and energetic reserves, particularly in early life-history stages, is essential for understanding the structure of lobster populations and the dispersal of lobster larvae as which can lead to improve lobster stocks management. It may also help refine the simulation of larval dispersal as well as to increase the effectiveness of stocking practices used to overcome uncertainty in recruitment of American lobster stocks in some regions (Comeau, 2006).

To our knowledge, no study has examined the behavioral responses of competent lobster postlarvae in relation to different thermal gradients in the water column while taking into account the thermal environment from which they originated. In this context, we studied the comparative behavior of lobster postlarvae originating from females from cold- and warm-water sources reared in different temperatures. Specifically, we hypothesize that the interaction between geographic origin of females and development temperature may have an effect on the vertical migration, settlement behavior and lipid condition of postlarvae.

MATERIAL AND METHODS

Broodstock origin and larval rearing

The study was carried out between May and October 2013 at the Maurice-Lamontagne Institute (MLI) (Fisheries and Oceans Canada), in Mont-Joli (Québec), Canada. Three groups of ovigerous American lobster females, from distinct geographical zones were used as sources of larvae. Berried females were caught by fishermen in May during the 2013 lobster fishing season (Figure 5). Twenty females ranging in size from 90 to 145 mm of cephalothoracic length (CL) came from Gaspé (Québec), 21 (74-86 mm CL) from Caraquet (New Brunswick), and 20 (78-122 mm CL) from Toney River (Nova Scotia).

The origins of females were defined in function of the geographical localisation and the temperature of the mixed layer where lobster larvae grow. Gaspé is localized in the North of the Gulf of St-Lawrence (Figure 5). The region's average surface temperature during the 1985-2011 periods varied from 8.2-8.5°C between May and November with an average maximal temperature (13.5-13.7°C) in August (Galbraith *et al.*, 2012). Caraquet and Toney River are located in the southern Gulf of St-Lawrence (Figure 5). The surface waters in this part of the Gulf were characterized by an average temperature of 10.1 to 11.4°C between May and November with an average maximum temperature of 16.5-17.8°C in August between 1985 and 2011 (Galbraith *et al.*, 2012).

Females were placed by geographical groups in three different tanks connected to a semi-open seawater system. Water temperature was gradually increased from 6°C to 15°C to accelerate embryonic development and hatching. The rate of thermal increment increase varied slightly among the three tanks (0.06 to 0.11°C·d⁻¹). Females were fed with minced frozen shrimps (*Pandalus* sp.) and Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*). The light-dark cycle followed the ambient photoperiod observed for our latitude (48°38'23" N; 68°9'18" W) through the experimental period. Salinity varied from 23.3 to 29.9 ppt during the

hatching period due to salinity fluctuations from the Lower St-Lawrence estuary (MLI pumping station). The Perkins eye index (PEI) (Perkins, 1972) was calculated from a sample of embryos ($n=10$) collected from each female upon arrival at the laboratory to determine the degree of embryo development. Mean (\pm SD) PEI values were $381 (\pm 89) \mu\text{m}$ for the Toney River group, $344 (\pm 60) \mu\text{m}$ for the Gaspé group and $288 (\pm 49) \mu\text{m}$ for the Caraquet group. Females were checked daily. The larvae hatched from June 16th to August 17th 2013.

To avoid female effect for each geographical group, newly hatched stage I larvae (first 24 h after hatching) were randomly picked from various females, mixed and reared. Each cohort of larvae was cultured under two constant temperature treatments, 12 and 20^o C, for the duration of the larval development. These temperatures were selected with regard to larval development and benthic settlement temperature thresholds determined from studies from Annis (2005) and Steneck and Wahle (2013). These temperatures were defined in this study as incubation treatments. The laboratory setup did not allow the use of multiple developmental temperatures. For each incubation treatment, the larvae were reared in 60 L plankton kriesels (400 larvae per plankton kriesel) filled with filtered (30 μm) and UV-treated seawater. Larvae were fed *ad libitum* with frozen adult *Artemia sp.* (Sally's Frozen Brine Shrimp). A total of 22 kriesels was used throughout the experiments. Technical issues related to overflow and lack of food resuspension limited the number of plankton kriesel used to 18. This led to an unbalanced number of plankton kriesels by incubation treatment for each of the female groups.

When individuals reached stage IV, postlarvae were taken out of the plankton kriesel, counted and isolated in individual compartments to reduce cannibalism and to control the number of days after metamorphosis. The postlarvae were reared using the same temperatures as in the plankton kriesels (12 and 20^o C). Postlarvae in compartments were fed individually once a day. Survival and mean time to metamorphosis between stages I and IV was based on all postlarvae collected in each experimental plankton kriesels. The age of postlarvae used in all experiments was standardized to 100 degree-days to reduce the

variability in behavioral responses linked to this parameter (Boudreau *et al.*, 1992): 5 days post-molt at 20° C and 8 days post-molt at 12° C.

Behavioral experiment

Behavioral trials were conducted from 15 July to 3 October 2013. Two identical experimental water columns (160.0 × 20.3 × 30.4 cm) (Figure 6), placed in a *controlled atmosphere unit* (CAU), were used (Ouellet and Allard, 2006). Eight temperature probes (Dallas Semiconductor 1-Wire DS18B20) were located 18 cm apart over the entire height of the column. Each probe recorded temperature continuously every two minutes during the experiment. Three temperature treatments were used: 20°C homogeneous water profile, H20 (Figure 7.a); 12°C homogeneous water profile, H12 (Figure 7.b); and a water column bearing a thermocline with a sharp temperature gradient between 20 and 12°C, S20/12 (Figure 7.c). The first treatment was realized leaving the water to the same temperature as the CAU (20°C). To homogenize the water column at 12°C, the CAU temperature was decreased at the specific temperature and the water column homogenized. The generation and the maintenance of the experimental thermocline was achieved by using a stainless steel coil into which a cooled (-1.2°C) non-toxic antifreeze fluid circulated to create a distinct layer of cold water from the coil's position downward and the column above the coil was heated to create a layer of warmer water. The thermocline in this particular treatment was set approximately 54 cm below the water surface. Each treatment was applied 24h on a day in the two columns in order to get a stable water column.

Four red lights (peak wavelength at 665 nm) were installed vertically and horizontally behind the back wall of each column to minimize any light effect on the behavior of postlarvae. While wavelengths in that range are not perceived by decapods crustacean larvae (Johnson *et al.*, 2002), this particular wavelength allowed the video observation of postlarvae in the experimental enclosures. The enclosures, in each experiment, were filled with filtered seawater (30 µm) from the Lower St-Lawrence estuary

(MLI pumping station). The salinity was stable for each trial (no salinity gradient in the columns), but varied between 26 and 28 ppt during the study period from June to September. The bottom of the aquarium was filled with cobble (1 to 6 cm diameter) to create an optimal settlement substrate (Botero and Atema, 1982).

Two to six trials were performed on a day depending on the availability of postlarvae for a given age. For each trial, one healthy 100 degree-days postlarva was extracted from a compartment and transported to the experimental room. Before being placed in a different temperature from that of the plankton kriesel treatments, the postlarvae were gradually acclimated to the column temperature for 90 minutes to minimize a thermal shock. For each column, two cameras (Bell & Howell DNV16HDZ full HD infrared camcorder) positioned in front were used, one on top and one at the bottom. This particular setup offered a complete view of the water column when recording videos. The same temperature treatment was conducted simultaneously in the two experimental enclosures. The different water column treatments were switched every day. The behavioural response of postlarvae was videotaped during one hour following their introduction on the surface of the enclosure. A total of 140 hours of observation was recorded (Table 1). The low survival of larvae at 12°C and the limited number of replicates possible with two experimental enclosures resulted in different sample sizes for each treatment (3 Origins × 2 Incubations × 3 aquarium treatments).

The behavioral analysis was conducted from videos with Noldus Observer Xt 9.0 software. Time spent at the surface (top 5 cm), time spent directly on the bottom and time spent in the water column were recorded. Different behaviours were described: descent swim, ascent swim, motionless and lift-off (Table 2). The behaviors were quantified as counts (occurrence of a given behavior) and as a percentage of the total observation time. Following each trial, the postlarva was recovered using a net and frozen at -80° C for lipid content analysis.

Lipid analysis

Various measures were taken before postlarvae were processed for the lipid analysis. The humid mass (mg) of the postlarva was measured on a microbalance (Ohaus Adventurer). Measurement of cephalothoracic length (CL) and the extraction of the hepatopancreas gland were performed on ice for each individual larva. CL was measured with a digital microscope Keyence VHX 2000 (20 × magnification and set in high dynamic range mode with light shift) from the posterior margin of the eye orbit to the posterior margin of the cephalothorax ($\pm 0.1 \mu\text{m}$).

The hepatopancreas was extracted from the postlarvae by removing the cephalothorax carapace and deposited on a glass-fiber filter paper (Whatman 13mm) (Ouellet and Allard, 2002). Each filter was placed in a 4 ml cryovial in dichloromethane (DCM)/methanol (MeOH) (2:1 v/v) solution and stored at -80°C in preparation for the lipid class analysis. A subsample of postlarvae ($n = 80$) from the behavioral experiment was used for lipid extraction.

Lipid extractions were carried out using a modified Folch procedure (Folch *et al.*, 1957; Parrish, 1987). Concentrations of each class were estimated by chromatography on silica gel-coated chromarods and a flame ionization detection system, Iatroscan MK-VI (Harding and Fraser, 1999). Integration software (Peak Simple 3.2, SRI, Torrance, CA, USA) was used to analyze chromatograms of each lipid class identified by use of the standards: aliphatic hydrocarbons, sterol wax esters, ketones, triglycerides, free fatty acids, free sterols, acetone mobile polar lipids and phospholipids. The measure of total lipids was obtained by the summation of all lipid classes.

Data analysis

To analyze the data the main factors were defined as follow: female groups as “origin”, development temperature of postlarvae as “incubation” and water column temperature profiles during the observation as “treatment”.

Survival, development time, morphometric characteristics and settlement behavior

A two-way analysis of variance (ANOVA) was used to determine significant differences in survival and development time of postlarvae as a function of origin and incubation. The unit of replication was the plankton kriesels. The morphometric characteristics were analysed using the relationship between humid mass and length. This relationship was examined with an analysis of covariance (ANCOVA). In this model, we included the humid mass of postlarvae as a response variable, cephalothoracic length as a continuous predictor, female origin and incubation as a categorical predictor.

Settlement was analyzed using two response variables: arrival on the bottom during a given trial (yes/no) and time spent on the bottom following a contact with the bottom. The binary data obtained from the first variable were analyzed using a general linear model procedure (Quinn and Keough, 2002). Models for these data used a binomial distribution and a logit link function. Chi-squared tests of model coefficients were used in the generalized linear model procedure to test which factor were significant predictors of the variance. A three-way analysis of variance (ANOVA) was conducted to determine significant differences in the percentage of time spent on the bottom after initial contact with it as a function of origin, incubation and water column treatments. Multiple comparisons of means (Tukey contrasts) were performed using the function "glht" in the *multcomp* package in R (version 3.0.1). The number of contacts with the thermocline, without reaching the bottom was determined. The number of contacts with the thermocline was analyzed using the generalized linear model procedure via a quasi-Poisson distribution due to the overdispersion of the data (Quinn and Keough, 2002). Normality of data was tested using the Shapiro-Wilk test and homogeneity of variance analyzed with the Levene test. All statistical analyses were carried out using R (version 3.0.1) and Rstudio (version 0.98.0932).

Lipid composition

Two-way PERMANOVAs (Primer 6+) were used to identify the difference in hepatopancreas lipid class composition with origin and incubation as the main factors

(Anderson, 2001). For this analysis, a euclidean distance matrix was used with type III sums of squares and permutation of residuals under a reduced model with 9999 permutations. The data were normalized and square root transformed for homogeneity of multivariate dispersion. SIMPER analyses were used to identify the percentage contribution of each lipid class to dissimilarities among main factors. A two-way ANOVA was conducted to determine significant differences in triglycerides and total lipids concentrations as function of origin and incubation.

RESULT

Survival, development time and morphometric characteristics

Survival and development time for larvae from stages I to IV were significantly affected by incubation ($p = 0.001$) (Table 3). Mean (\pm SE) larval survival (Figure 8) was higher at 20°C ($24.2 \% \pm 2.8$) than at 12°C ($4.8 \% \pm 1.3$). The development of larvae took an average of 471.5 ± 48.3 degree-days at 12°C and 282.1 ± 29.5 degree-days at 20°C (Figure 8). The body mass of postlarvae was positively correlated with carapace length (Figure 9). This relationship was affected by incubation temperature (Table 4). No significant difference between cephalothoracic lengths was detected. The mean (\pm SE) humid mass of 12°C postlarvae (44.3 ± 1.3 mg) was significantly lower than for 20°C postlarvae (47.8 ± 0.8 mg).

Behavioral experiment

The incubation temperature significantly influenced the percentage of postlarvae that reached the bottom (Figure 10 ; Table 5). The number of postlarvae developed at 12°C that eventually reached the bottom ($77.9 \pm 5.4\%$) was significantly higher than those developed at 20°C ($54.3 \pm 5.5\%$). Postlarvae incubated at 20°C swam more often in the water column and spent more time, following their introduction in the experimental enclosures, at the water surface. After contact with the bottom, postlarvae incubated at 12°C spent more time on the bottom than postlarvae incubated at 20°C (Figure 11 ; Table 6).

The water column treatment had a significant effect on the settlement behavior of postlarvae for each incubation temperature. Our results showed that $93.7 \pm 3.4\%$ of postlarvae encountered the bottom in the homogenous 20°C treatment while spending an average of $66.9 \pm 4.8\%$ of the observation time (1h) on the bottom. In the homogenous 12°C water column, $72.3 \pm 6.5\%$ of the postlarvae encountered the bottom and spent an average of $72.0 \pm 5.6\%$ of the observation time on the bottom. Only $24.4 \pm 6.4\%$ of postlarvae encountered the bottom when the thermocline was present, where they spent an average of $40.8 \pm 9.7\%$ of the observation time on the bottom. The number of postlarvae that reached the bottom was significantly different between the treatments (Figure 10 ; Table 5). The percentage of time spent on the bottom was significantly different between stratified (S20/12) and both homogenous (H20; H12) water column treatments (Figure 11 ; Table 6).

Results from the stratified water column trials showed that the number of contacts with the thermocline varied as a function of incubation (Table 7). The 12°C postlarvae made (mean \pm SE) 11 ± 1.8 contacts with the thermocline within the 1-hour observation period while the 20°C postlarvae made 4.4 ± 0.8 contacts with the thermocline (Figure 12 ; Table 7).

Other behaviors were observed during the trials (e.g. surface swimming, walking on the walls). However, none were analyzed. Furthermore, the water column design and camera disposition did not allow a good screening of larval behavior on the bottom. Exploration and other anecdotal behaviors (e.g. absence of movement) on the bottom were not analyzed as well.

Hepatopancreas lipids

Lipid class profiles differed significantly in relation to the incubation temperatures (Table 8). Phospholipids (PL) and acetone mobile polar lipids (AMPL) represented the major lipid classes (56.6 and 30.6% , respectively) of larvae incubated at 12°C . Triglycerides (TAG) and PL represented the major lipid classes (39.7 and 39.6%) of larvae

incubated at 20°C. The TAG lipid class represented the major component of dissimilarities between the incubations (Table 9). TAG concentrations (mean± SE) were significantly higher in postlarvae incubated at 20°C ($3.9 \pm 0.3 \mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$) than in postlarvae incubated at 12°C ($0.26 \pm 0.1 \mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$) (Table 10). Total lipid concentration showed no significant difference between postlarvae incubated at 12°C ($11.6 \pm 2.5 \mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$) and those incubated at 20°C ($13.5 \pm 1.3 \mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$) (Table 10).

DISCUSSION

Effect of developmental temperature on survival and development time to metamorphosis

Our results showed that the incubation temperature had a significant effect on the length of the larval duration prior to metamorphosis at stage IV. Larval development was accelerated under 20°C incubation and delayed at 12°C. Similar results were observed for cultured lobster larvae by Mackenzie (1988) and Quinn *et al.* (2013). A delayed metamorphosis can affect the postmetamorphic performance of larvae as well as survival and fitness in decapod crustaceans. For instance, the body size and survival of the estuarine crab *Chasmagnathus granulata* were significantly reduced in response to a delayed metamorphosis (Gebauer *et al.*, 1999). In the American lobster, delayed metamorphosis could be correlated with a decreased capacity for energy storage (Sasaki *et al.*, 1986). Although the American lobster has a planktotrophic larva, a nutritional stress during larval development could affect its energy storage and ultimately the physiological quality of the postlarva. Since food was not a limiting factor in our experiment, such effect could be related to a lower food uptake during larval development under cold temperatures as observed by Dubber *et al.* (2004) for the rock lobster *Jasus lalandii*. Moreover, the feeding regime used in our study (frozen *Artemia*) is known to be suboptimal for American lobster larvae (Haché *et al.*, 2014). However, though survival was lower and time to metamorphosis longer at 12°C, these postlarvae reared at 12°C were similar in size and morphology to those incubated at 20°C.

The survival of postlarvae in our experiment was relatively low at 20°C compared to results reported in the literature. Survival may reach 30% (Tlustý *et al.*, 2005; Thériault and Pernet, 2007). Survival of postlarvae that developed at 12°C was as well low in this study (4.8%) compared to the survival rates presented by MacKenzie (1988). The diet of postlarvae is known to have a significant effect on the survival of lobster larvae reared in hatcheries (Thériault and Pernet, 2007). Although no effect on survival was found, results from Gendron *et al.* (2013) demonstrated that lobster postlarvae fed with natural zooplankton had a better condition index (TAG/ST), a higher activity of the Na⁺/K⁺-ATPase enzyme regulating osmoregulation and a significantly higher growth rate than postlarvae fed with live *Artemia*. An enriched food source could have led, in this study, to a higher survival rate.

Effect of water column temperature on settlement behavior

Water masses encountered by larvae can influence their growth and survival through temperature-mediated effects (Cowen and Sponaugle, 2009). Beside the potential effects on larval growth and mortality, temperature may also influence larval dispersal and ultimately settlement behavior. Our results showed that postlarvae exhibit a settling behavior in homogeneous and stratified water columns. This is consistent with the fact that postlarvae were competent at this particular stage of their development and apt to settle. The number of postlarvae that reached the bottom was however significantly higher in the 20°C homogeneous water column than in the 12°C homogenous treatment. Annis *et al.* (2013) showed in the field that successful settlement is significantly higher in sites with warm bottom temperatures compared to cold ones even though the abundance of competent larvae was the same in both types of environment. In our trials, postlarvae displayed settling behaviors in cold homogeneous (12°C) water columns as well. After reaching competency, the postlarvae tend to settle in cold water despite the poor condition for growth and survival. In our experiment, 12°C was not a threshold for settlement. These results suggest that postlarvae may display a form of plasticity in their settling behavior. For example, Chiasson *et al.* (sous presse) observed in a laboratory study, that the

settlement behavior of American lobster postlarvae could be acclimated to cold temperature. This response may show some sort of plasticity. In addition, stocks of American lobsters present in the Northern part of their distribution area (e.g. Anticosti) tend to show that settlement in cold waters can be observed at temperatures below 12°C (Galbraith, 2012; DFO, 2014). We can hypothesize that, for a competent postlarvae, settlement and hiding on the bottom are the best behaviors to minimize predation and that these behaviors will be displayed even in a cold environment, where growth rate and possibly survival could however be affected negatively.

Our results also showed that the presence of a thermocline may limit the movement of postlarvae toward the bottom. The number of postlarvae that reached the bottom was significantly lower in the stratified treatment compared to both homogeneous treatments. Boudreau *et al.* (1991) observed in laboratory that strong thermoclines reduced settlement. This led them to suggest that settlement in the field could be thermally mediated. Results from their study and ours are consistent with the idea that postlarvae tend to concentrate above the thermocline in thermally stratified waters (Boudreau *et al.*, 1992; Annis *et al.*, 2013). Annis (2005) found in the field that postlarvae concentrated at the surface at 16°C, avoiding settlement at 12 and even 20°C. The thermally mediated settlement behavior may be adaptive in the sense that it predisposes postlarvae to settle in shallow coastal environments, which can offer an optimal habitat and prey sought by juvenile lobster (Sainte-Marie and Chabot, 2002). Nonetheless, a few postlarvae, in our study, reached the bottom below the thermocline, indicating that the thermocline is not an absolute barrier to postlarvae.

Effect of developmental temperature on settlement behavior

The temperature, during the development of early stages, significantly affected the settlement behavior of postlarvae regardless of the female origin and the water column treatments. The number of postlarvae that reached the bottom during our 1h trials was higher at 12°C than at 20°C. At 12°C, the postlarvae spent significantly more time on the bottom after their initial contact with it than at 20°C as well. The number of postlarvae that

crossed the thermocline to settle in the cold bottom (12°C) was more important for postlarvae produced under a cold incubation (12°C) than for those incubated in a warm temperature (20°C). This apparently suggests that for the same metabolic age (100 degree-days); postlarvae incubated at 12°C were more competent to settle than larvae incubated at 20°C. Postlarvae incubated at 20°C spent less time on the bottom and more time in the water column and exploring. Moreover, in stratified treatment, 12°C postlarvae touched the thermocline more often than the 20°C postlarvae. This result could be explained by the fact that postlarvae incubated at 12°C could not have enough energy reserves to make an efficient selection of a settling site and therefore would settle more rapidly. The incubation temperature may have affected the energy content of postlarvae as well as their activity level. Results from the lipid analyses tend to support this observation. However, our setup did not allow us to observe the bottom behavior of the postlarvae such as walking, exploring or hiding. This information would have been relevant to know the total activity level of postlarvae directly on bottom.

Our results showed comparable amounts of total lipids on a humid mass basis between incubations, as well as lower proportions of triglycerides in postlarvae reared at 12°C. These observations could indicate that development under cold temperatures may have a negative effect on storage lipids. It is also possible that thermal incubation of the larvae is intrinsically linked to dietary conditioning since incubation temperature can affect the feeding rates of larvae (Dubber *et al.*, 2004). TAG-enriched larvae are generally considered to have a better chance to survive in stressful environments (Fraser, 1989). Thériault and Pernet (2007) reported that American lobster postlarvae which have low levels of TAG were less active and that postlarvae with higher level of TAG spent a greater proportion of the observation time swimming or near the surface in their experimental enclosures. This observation is consistent with our results. High TAG concentrations in lobsters from our 20°C incubation treatments could have a substantially large swimming activity level which could lead them to select better-quality settlement sites. We can hypothesize that lipid storage depletion could be a cue for settlement. However, our results

do not allow any hard discrimination between a temperature effect or an effect from their energetic condition, both factors being intrinsically linked.

Our results finally suggest that phenotypic plasticity in larval behavior based on local thermal conditions could be a key component of the population persistence in various environments. However, our results tend to show that a development at low temperature strongly affects survival, behavior and lipid storage. Even so, recruitment is possible in cold water regions. For instance, the American lobster stock of the Gaspé Peninsula has increased in abundance since 2008 (DFO, 2012). However, how settlement patterns and lipid storage in cold environments might translate into subsequent recruitment to the fishery remains difficult to understand. Phenotypic plasticity should constrain the evolution of local adaptation since it represents an alternate mechanism to cope with variable or heterogeneous environments (Sanford and Kelly, 2011). In a meta-analysis, Hollander (2008) showed that the lowest magnitude of phenotypic plasticity was found among species with a limited dispersal strategy. The potential for local thermal adaptation in American lobsters can be low due to the first planktonic larval stages that may be dispersed among large distances by ocean current, creating a wide genetic flow. These results are in accordance with the genetic study of Kenchington *et al.* (2009) showing, with the use of 13 microsatellites markers, an absence of genetic differentiation in the Gulf of St-Lawrence. In the Gulf of Maine, Xue *et al.* (2008) showed results suggesting that dispersion may exceed hundreds of kms over a 61-day drift.

CONCLUSION

In summary, this study is the first to investigate the potential role of local thermal adaptation on the settlement behavior of the American lobster (*Homarus americanus*). Our results do not support local thermal adaptation for the American lobster since no difference in the settlement behavior of postlarvae was observed in relation to the origin of females (cold- versus warm-water habitats). This study may underline links between development temperature and the natural variability in survival and settlement for American lobster populations. Previous recruitment models have not considered the importance of

development temperature to explain recruitment limitations. Our results, however, cannot be linked directly to natural variability. Additional investigations using multiple developmental temperature treatments in the laboratory and, ultimately, in the field would help better understand how American lobster postlarvae behave in variable thermal environments that are naturally found in the field.

Table 1. Experimental design. Number of video observations as a function of treatment, incubation, and female origin. H20: Homogeneous 20°C water column; H12: Homogeneous 12°C water column; S20/12: Stratified 20/12°C water column.

Female origin	Larvae rearing temperature (°C)	No of video observations		
		H12	H20	S20/12
Gaspé	12	8	4	5
	20	10	8	8
Caraquet	12	7	5	4
	20	7	10	10
Toney River	12	8	10	8
	20	8	10	10

Table 2. Behavioral categories observed in the time budget for American lobster (*Homarus americanus*) postlarvae.

Behavioral categories	Description
Descent swim	The larva moves down
Ascent swim	The larva moves up
Motionless	no movement
Walk	The larva walks on the column wall
Lift-off	Move back into the water column after reaching the bottom

Table 3. Results from two-way ANOVAs examining the effects of origin and incubation on survival and time to metamorphosis of American lobster (*Homarus americanus*) larvae. Significant differences are in bold.

Source of variation	df	Type III SS	F	p
<i>Survival.</i>				
Origin	2	9.5	0.081	0.922
Incubation (Inc)	1	1707	29.227	0.001
Origin × Inc	2	77.1	0.659	0.534
Residuals	12	700.9		
<i>Time to stage IV</i>				
Origin	2	8040	3.4534	0.06537
Incubation	1	146873	126.1692	0.001
Origin × Inc	2	2894	1.243	0.32315
Residuals	12	13969		

Table 4. Analysis of covariance examining the effect of origin and incubation on humid mass (mg) of American lobster (*Homarus americanus*) postlarvae. Significant differences are in bold.

Source of variation	df	Type III SS	F	p
Length	1	6149	291.849	<0.001
Origin	2	57.7	1.37	0.2577
Incubation (Inc)	1	420.9	19.9792	<0.001
Origin x Inc	2	21.4	0.5087	0.6024
Residuals	132	2781		

Table 5. Results from chi-square tests for a general linear model examining the effect of origin, incubation and treatment on reaching the bottom data (yes/no) by the American lobster (*Homarus americanus*) postlarvae. Significant differences are in bold.

Source of variation	df	Chi-square	<i>P</i>
Origin	2	1.180	0.554
Incubation (Inc)	1	9.042	0.003
Treatment (Treat)	2	58.248	0.001
Origin × Inc	2	4.838	0.089
Origin × Treat	4	6.210	0.184
Inc × Treat	2	2.732	0.255
Origin × Inc × Treat	4	1.538	0.820

Table 6. Results from a three-way ANOVA examining the effect of origin, incubation and water column treatment on the percentage of time spent on the bottom by American lobster (*Homarus americanus*) postlarvae. Significant differences are in bold.

Source of variation	df	Type III SS	F	p
Origin	2	0.124	0.752	0.475
Incubation (Inc)	1	0.810	9.857	0.002
Treatment (Treat)	2	1.014	6.169	0.003
Origin × Inc	2	0.446	2.712	0.073
Origin × Treat	4	0.299	0.908	0.464
Inc × Treat	2	0.230	1.397	0.254
Origin × Inc × Treat	4	0.676	2.057	0.096
Residuals	70	5.755		

Table 7. Results from chi-square tests for a general linear model examining the effect of origin and incubation on the number of time individuals touched the thermocline for the American lobster (*Homarus americanus*) postlarvae. Significant differences are in bold.

Source of variation	df	Chi-square	<i>P</i>
Origin	2	0.079	0.961
Incubation (Inc)	1	9.874	0.002
Origin × Inc	2	2.702	0.259

Table 8. Results from a two-way PERMANOVA examining the effect of origin and incubation on lipid composition of American lobster (*Homarus americanus*) postlarvae. Significant differences are in bold.

Source of variation	df	SS	F	p
Origin	2	11.867	1.411	0.191
Incubation (Inc)	1	56.548	13.450	0.0001
Origin × Inc	2	11.926	1.418	0.190
Residual	74	311.13		

Table 9. Lipid proportion (mean \pm SD) of American lobster (*Homarus americanus*) postlarvae incubated under two temperatures and results from a SIMPER analysis showing which class better explained differences in lipid composition between both incubations. Mass of total lipids is expressed as $\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$ of humid mass.

Lipid class	Lipid proportion (%)		SIMPER analysis
	12°C	20°C	Contribution (%)
Triglycerides	7.09 \pm 9.61	39.70 \pm 24.99	29.17
Phospholipids	56.65 \pm 29.90	39.65 \pm 29.78	18.71
Hydrocarbon	4.06 \pm 7.57	1.00 \pm 1.01	17.91
AMPL	30.65 \pm 28.64	18.87 \pm 21.07	17.53
Sterol	1.53 \pm 2.55	0.76 \pm 0.72	16.67
Total lipids ($\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$)	11.57 \pm 14.16	13.49 \pm 9.25	

Table 10. Results from a two-way ANOVA examining the effect of origin and incubation on the concentration ($\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$) of total lipids and triglycerides in the hepatopancreas of American lobster (*Homarus americanus*) postlarvae. Significant differences are in bold.

Source of variation	Total lipids				Tryglycerides			
	df	SS	F	<i>p</i>	df	SS	F	<i>p</i>
Origin	2	0.897	2.7466	0.0706	2	0.046	3.4534	0.621
Incubation (Inc)	1	0.598	3.6648	0.0594	1	9.523	126.169	< 0.001
Origin x Inc	2	0.677	2.0741	0.132	2	0.214	1.243	0.117
Residual	74	12.079			74	3.586		

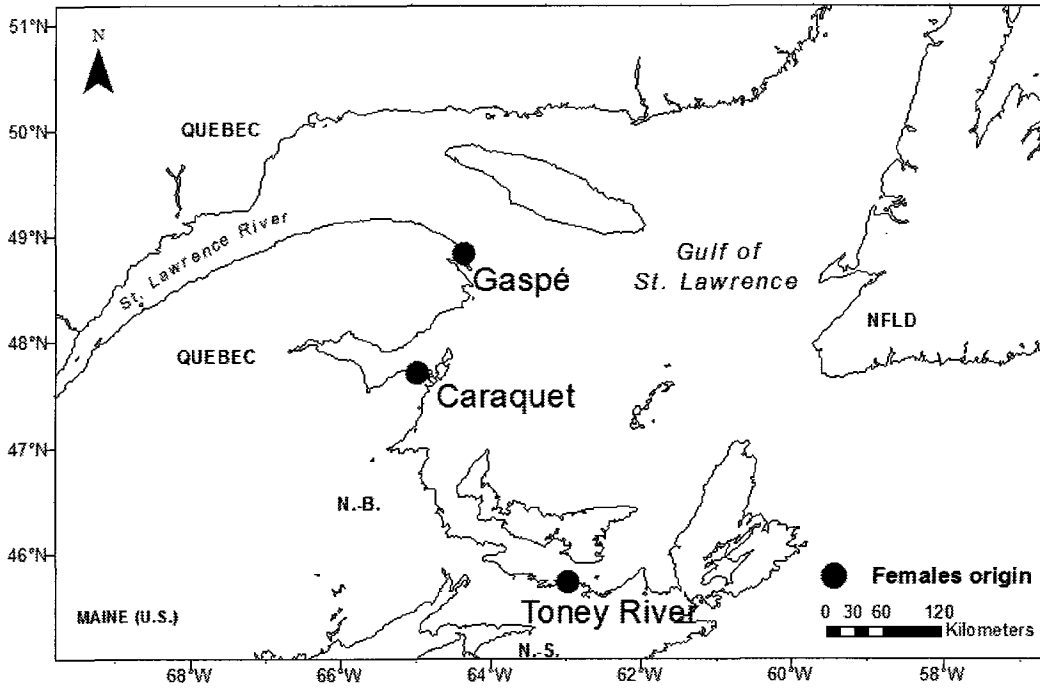


Figure 5. Map of the Gulf of St-Lawrence showing the location of sampling sites.

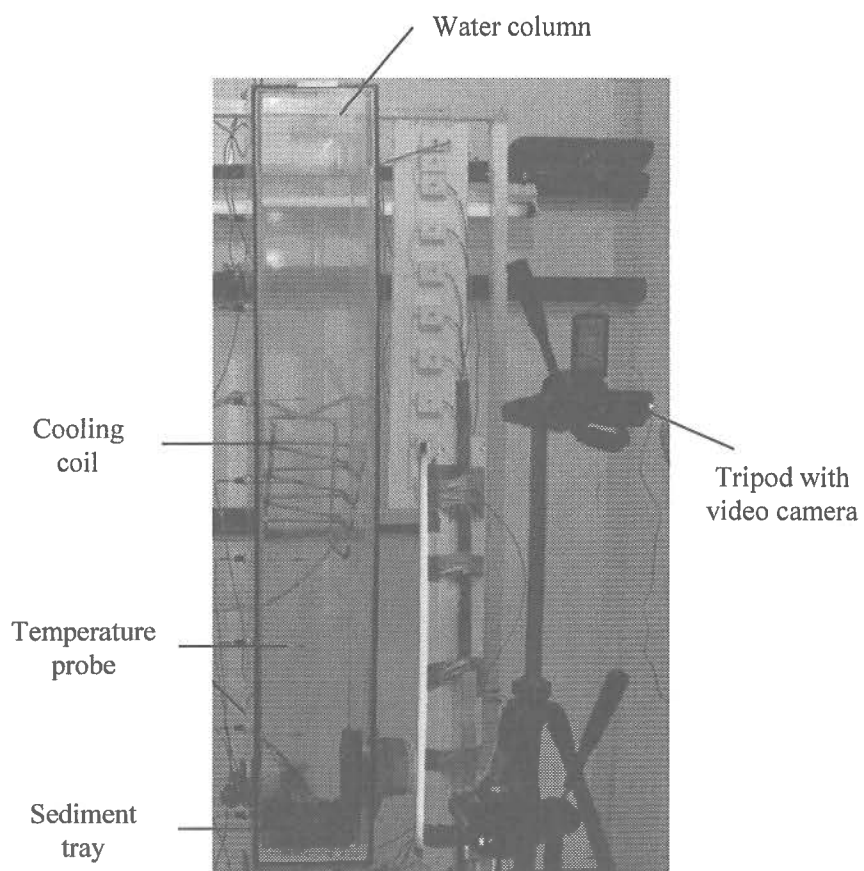


Figure 6. Picture of the experimental water column and attached components used during the behavioral trials.

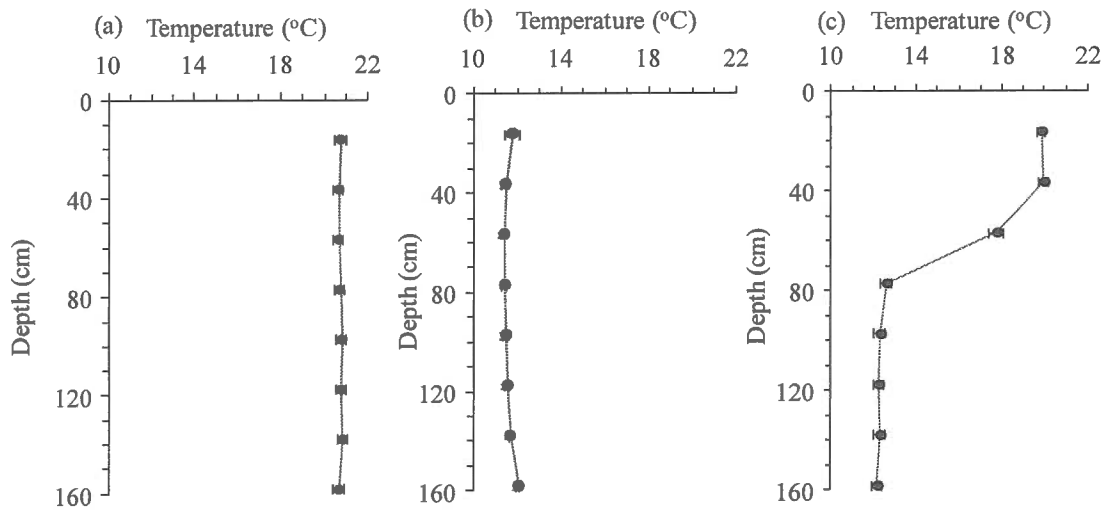


Figure 7. Water temperature profiles (mean \pm SD) developed in experimental enclosures for one treatment of one hour. a): Homogeneous 20 $^{\circ}$ C water column (H20); b) Homogeneous 12 $^{\circ}$ C water column (H12); c) Stratified 20/12 $^{\circ}$ C water column (S20/12).

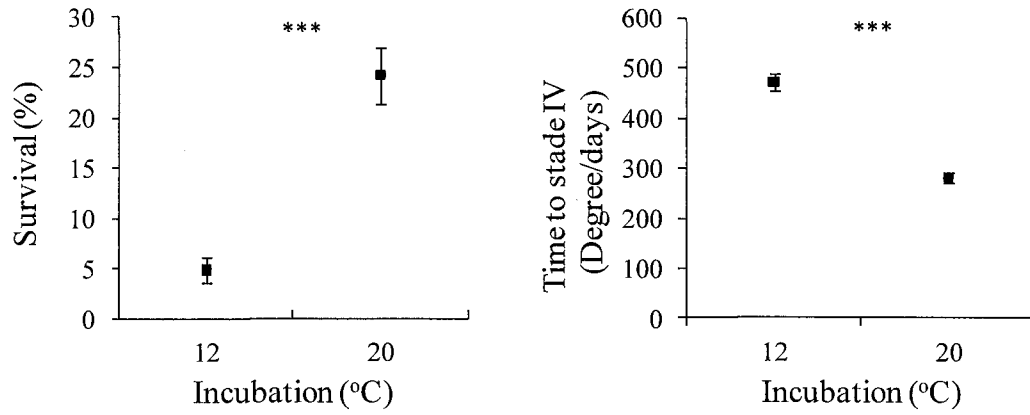


Figure 8. Survival and time to reach the postlarval stage (mean \pm SE) of American lobster (*Homarus americanus*) postlarvae reared in plankton kriesels at different constant target temperatures. Statistical significance: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

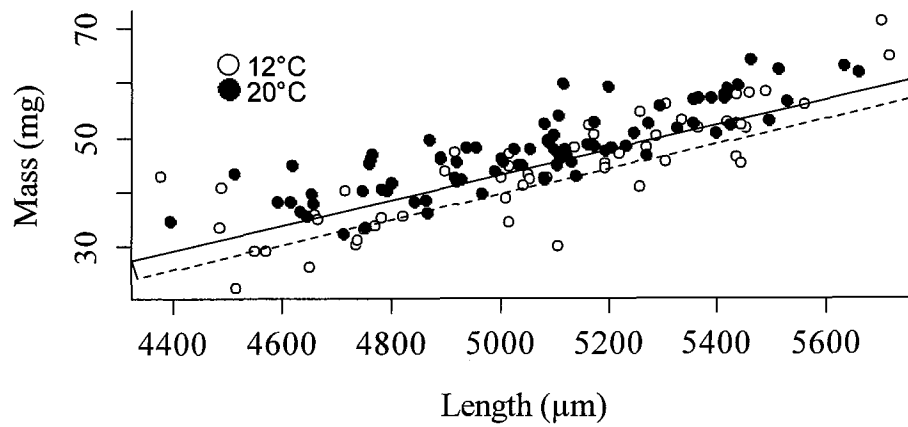


Figure 9. Allometric relationship between humid mass and cephalothoracic length for American lobster (*Homarus americanus*) postlarvae under two developmental temperatures (Dashed line: $12^{\circ}\text{C} = -75.539 x + 0.023$; Solid line: $20^{\circ}\text{C} = -71.881 x + 0.023$).

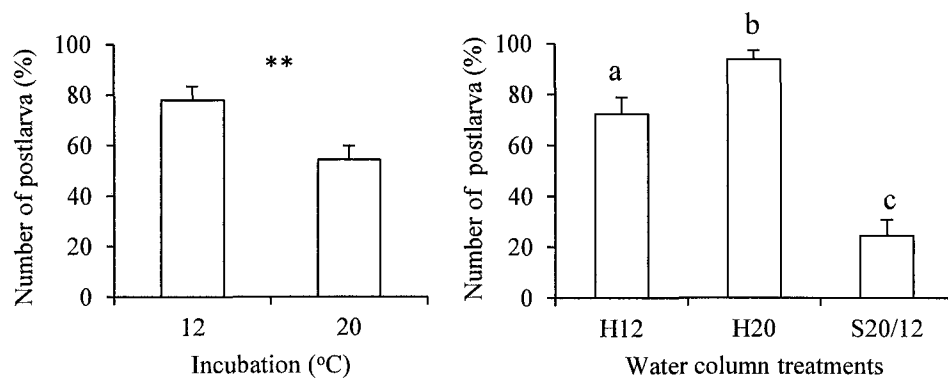


Figure 10. Percentage (mean \pm SE) of American lobster (*Homarus americanus*) postlarvae that encountered the bottom as a function of incubation temperature and water column treatment (H12: homogenous 12°C; H20: homogenous 20°C; S20/12: stratified 20°C and 12° C). Bars having dissimilar letters above them differ significantly from each other (Tukey's contrast test). Statistical significance: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

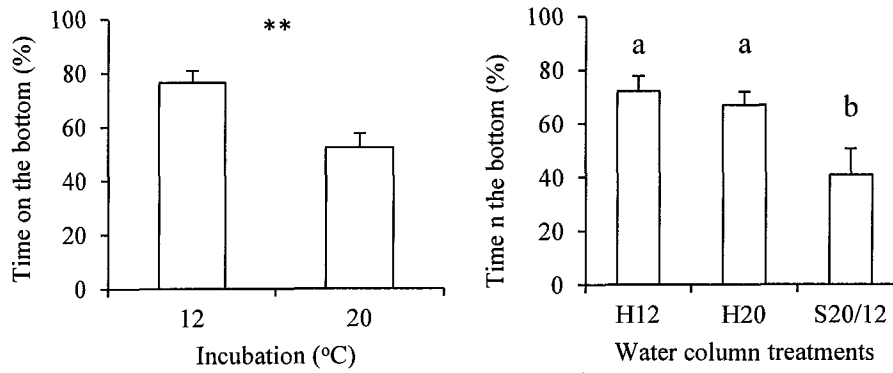


Figure 11. Proportion of time spent on the bottom (mean \pm SE) by American lobster (*Homarus americanus*) postlarvae in function of incubation temperature and water column treatment (H12: homogenous 12°C; H20: homogenous 20°C; S20/12: stratified 20°C and 12°C). Bars having dissimilar letters above them differ significantly from each other (Tukey's contrast test). Statistical significance: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

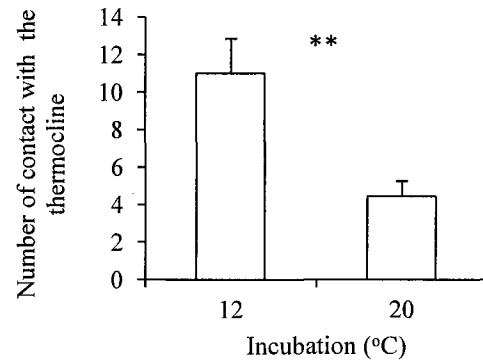


Figure 12. Number of contacts (mean \pm SE) with the thermocline by American lobster (*Homarus americanus*) postlarvae as function of incubation temperature in stratified treatments. Statistical significance: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Contexte et fait saillants

L'analyse des processus affectant la survie des premiers stades de vie est utile pour la compréhension du recrutement et du succès des populations benthiques dans les écosystèmes marins. Les facteurs abiotiques, telle que la température, interagissent avec les processus biologiques durant l'ontogénie des espèces d'invertébrés marins et affectent la distribution et l'abondance de ces espèces. En simulant une partie de la variabilité des conditions environnementales océaniques en laboratoire, il est possible d'acquérir une compréhension des processus clés qui régulent les communautés benthiques. En ce sens, l'étude de l'interaction entre la température et le comportement des postlarves du Homard américain (*Homarus americanus*) permet d'améliorer notre compréhension des phénomènes qui conduisent à une variabilité spatiale et temporelle dans le recrutement. Les expériences de laboratoire antérieures (Botero et Atema, 1982; Boudreau *et al.*, 1990, 1991, 1992, Annis, 2005; Annis *et al.*, 2013) ont fourni de l'information sur les réponses des postlarves face à la température pendant l'établissement. Or, la quasi-totalité des expériences a été menée avec des individus issus de la même température de développement et de la même zone géographique. La répartition du Homard américain est assez étendue pour que cette espèce connaisse des habitats thermiques différents en fonction de la zone géographique d'où sont issues les larves. Dans ce contexte, la présente étude propose une réflexion autour de l'existence d'une forme d'adaptation thermique locale chez les premiers stades de cette espèce et pourrait aller au-delà de l'acclimatation proposée par Chiasson *et al.* (sous presse).

L'hypothèse d'une forme d'adaptation thermique des postlarves provenant de zones géographiques différentes est statistiquement rejetée. L'origine des femelles est cependant

un facteur marginalement non significatif dans les résultats statistiques ($p < 0.1$). La présence de cet effet dans plusieurs tests avec des variables dépendantes différentes peut suggérer que l'origine des femelles aurait pu émerger comme un facteur significatif si le niveau de réplication avait été plus grand. Un seul groupe de femelles, Gaspé, a été utilisé comme origine d'eau froide. Durant les expériences un groupe de femelles d'Anticosti devait être étudié, mais la faible survie de ces larves n'a pas permis de répliquer ce groupe. De plus, les groupes de femelles dans cette étude ont été identifiés en fonction de leur provenance et de la température des eaux de surface de leurs aires géographiques. Les températures observées sur le fond au niveau des zones de capture des femelles pourrait participer au masquage des effets d'une adaptation locale. Une adaptation thermique locale serait ainsi plus difficile à déceler dans le cas de température froide homogène pour l'ensemble du golfe. En plus du fait que les postlarves semblent pouvoir s'acclimater à la température de la colonne d'eau pour l'établissement Chiasson *et al.* (sous presse), il est proposé que les différences observées dans les résultats soient liées à un lien phénotypique entre les jeunes stades et les postlarves. En effet, les principales différences en termes de survie et de comportement sont liées à l'environnement thermique de développement des larves. Ce résultat suggère que l'établissement des postlarves du Homard américain est affecté par la température de développement des stades précédant la métamorphose.

Nos observations indiquent une forme de plasticité comportementale des postlarves dans les différents traitements de colonne d'eau auxquelles elles ont été soumises. La majorité des postlarves ont atteint le fond des enceintes expérimentales, où elles ont passé une large proportion de leur budget de temps, en présence d'une colonne d'eau homogène (12 et 20°C). En présence d'une stratification thermique, l'établissement sur le fond est moins fréquent. Ce résultat est en concordance avec l'hypothèse d'établissement benthique régulé par la température, plus particulièrement par la présence de stratification (Boudreau *et al.*, 1992, Annis *et al.*, 2013). Cependant, 12°C ne semble pas un seuil absolu pour inhiber ou limiter l'établissement. De plus, nos observations indiquent que la thermocline n'est également pas une barrière absolue pour l'établissement sur le fond. La méthode utilisée ici ne nous permet pas d'extrapoler les résultats à plusieurs patrons de stratification.

L'utilisation d'une variété de gradients de température permettrait d'avoir une vue plus globale des réponses comportementales vis-à-vis les effets de la thermocline sur les postlarves.

Le nombre de postlarves et le temps passé sur le fond sont plus importants chez les larves développées à 12°C. Ce résultat souligne une différence comportementale en fonction de la température de développement. Le temps de développement jusqu'à la métamorphose est allongé en eau froide. De ce fait, les postlarves issues d'eau froide peuvent dériver plus longtemps. Cependant, elles semblent plus compétentes à l'établissement pour le même âge physiologique qu'une postlarve d'eau chaude. Les résultats lipidiques associés à l'incubation permettent de poser l'hypothèse que la perte de réserve énergétique sous forme de triglycérides peut être un signal biologique important pour l'établissement. Cette idée supporte les bases du concept de la larve désespérée (Bishop *et al.*, 2006). Cette hypothèse renvoie à l'idée que, comme les réserves énergétiques baissent au cours de la période de compétence, la métamorphose et l'établissement peuvent se produire en réponse à un signal non spécifique tel que le choix d'un substrat optimal. Bien que les larves du Homard américain soient planctotrophes, un stress alimentaire lié aux conditions de développement pourrait être relié aux conditions énergétiques moins optimales chez les postlarves issues d'un élevage à 12°C. L'utilisation d'une nourriture plus représentative du milieu naturel aurait probablement amené des résultats différents sur la survie et les réserves énergétiques des postlarves (Gendron *et al.*, 2013; Haché *et al.*, 2014). La comparaison des conditions physiologiques de postlarves provenant de milieu naturel versus d'élevage donnerait un indice des besoins nutritionnels et de la qualité physiologique à atteindre en élevage pour un établissement sur le fond optimal chez le Homard américain.

Contrairement au travail de Quinn *et al.* (2013), aucune adaptation thermique locale au niveau de la survie et du temps de développement jusqu'à la métamorphose n'a été observée pour les larves issues des femelles de la région de Gaspé. Dans leur expérience, Quinn *et al.* (2013) ont montré que la durée larvaire de l'éclosion à la métamorphose est

38% plus courte à 10°C et 100% plus longue à 22°C que pour des larves de régions d'eau chaude issues d'autres expériences (Templeman, 1936; MacKenzie, 1988; Annis *et al.*, 2007). Quinn *et al.* (2013) ont suggéré qu'une forme d'adaptation thermique locale était possible pour les larves d'une région d'eau froide (pointe de la péninsule gaspésienne dans le nord du golfe du St-Laurent). Les différences entre nos résultats et ceux de Quinn *et al.* (2013) pourraient être expliqués par la méthodologie. Au niveau de l'élevage, Quinn *et al.* (2013) utilisent des compartiments individuels comparativement à la culture de masse en plankton kriesels employée dans notre étude. La culture de masse a permis d'échantillonner aléatoirement plusieurs larves issues de plusieurs femelles dans le but de créer un facteur de variabilité liée au groupe et, intrinsèquement, à l'origine géographique. Afin de contrôler l'effet maternel, Quinn *et al.* (2013) ont utilisé des larves provenant de femelles individuelles. Ce facteur de variation n'a pas été pris en compte dans notre recherche. L'effet maternel est un facteur important qui peut influencer la condition physiologique des larves. Chez le Homard américain des Îles-de-la-Madeleine, les stades zoé I issus de femelles se reproduisant pour la première fois étaient significativement plus petits que les larves de femelles multipares plus grandes (Ouellet *et al.*, 2003). Des observations supplémentaires indiquent également que les plus grandes larves se développent de manière plus efficace que les petites (Ouellet *et al.*, 2003). La prise en compte d'un facteur de variabilité lié à l'effet maternel dans une étude comportementale des postlarves est une avenue de recherche intéressante, mais nécessite une logistique de laboratoire complexe.

L'utilisation de températures stables lors du développement dans cette expérience peut induire une erreur; en effet, les larves du Homard américain peuvent être exposées à une gamme de température suite à l'éclosion et lors de leur développement en milieu naturel. De plus, le facteur hydrodynamique serait important à prendre en compte dans une étude sur l'établissement. Les travaux de Lillis et Snelgrove (2010), par exemple, indiquent que le comportement des postlarves du Homard américain est influencé par le courant. Les postlarves en présence de courant étaient plus susceptibles d'atteindre le fond que des postlarves en eau stagnante.

Implications et recherche future

Cette étude fournit une meilleure compréhension de l'influence de la température sur l'établissement du Homard américain. Les réponses comportementales sont un aspect important de cette étude et pourront être appliquées aux modèles de dispersion pour en améliorer l'ajustement. L'intégration des variables comportementales, influençant la dynamique des populations, dans les modèles de dispersion et de recrutement représente une étape importante vers l'augmentation de notre capacité à gérer les activités de pêche des populations marines. Les modèles de dispersion (Incze et Naimie, 2000 ; Xue *et al.*, 2008 ; Chassé et Miller, 2010) incluent peu d'information sur l'établissement benthique. Les modèles biophysiques doivent prendre en compte la variation individuelle du comportement vis-à-vis des paramètres environnementaux modélisés. Les travaux de North *et al.* (2008) utilisent une telle approche pour induire les variations comportementales dans les modèles de transport Lagrangien. Caractérisé pour deux espèces d'huitres (*Crassostrea virginica* et *Crassostrea ariakensis*), l'ajout de la vitesse de nage verticale a eu un effet significatif sur les prévisions du transport larvaire dans la baie de Chesapeake dans le Maryland aux États-Unis (North *et al.*, 2008). Cette variable influence la distance de dispersion et le degré de connectivité entre les sous-populations. De plus, les comportements larvaires simulés ont une plus grande influence sur les patrons de transport que les différences de circulation océanographique interannuelles. Une méthode de travail plus précise sur la vitesse de nage des postlarves du Homard américain permettrait de mieux distinguer la variabilité liée aux températures de développement sur la position verticale. Les modèles ainsi raffinés pourront avoir des implications pour la gestion des pêches et les activités de restauration, telle que l'ensemencement.

La survie des juvéniles établis peut être reliée à leur condition physiologique lors de l'établissement sur le fond (Fraser, 1989; Gendron *et al.*, 2013). Les résultats présentés dans ce mémoire indiquent clairement que la condition physiologique et le comportement d'établissement sont influencés par la température de développement. Dans un contexte de changement climatique, une augmentation de la température de l'eau lors de la phase

pélagique des larves favoriserait le développement, l'établissement et le recrutement du Homard américain. Dans le sud du golfe du St-Laurent, les débarquements de homards en 2011 sont de 18 964 t soit 73 % au-dessus de la valeur médiane (10 933 t) pour la période 1947 à 2011 (DFO, 2013). Bien qu'une partie de l'augmentation récente des débarquements puisse être attribuée à une augmentation de la production d'œufs, les facteurs environnementaux pourraient avoir favorisé le recrutement du homard. Ainsi, l'analyse des conditions environnementales dans le sud du golfe du St-Laurent montre que les volumes maximums de glace de mer de 2010 à 2012 étaient parmi les plus faibles depuis 1969 et que les températures de la surface de l'océan, basées sur la télédétection, ont généralement augmenté entre 1986 et 1999 et sont demeurées relativement stables par la suite dans les aires de pêches du homard (Chassé *et al.*, 2014).

Au niveau de l'élevage et de l'ensemencement, la condition physiologique, plus précisément au niveau du contenu lipidique, est un facteur important à analyser afin d'augmenter la survie post-établissement. Bien que cette étude ne puisse pas faire un lien direct entre le comportement d'établissement sur le fond et le contenu lipidique, les réserves énergétiques sous forme de triglycérides, semblent influencer les réponses comportementales. Ainsi, le régime alimentaire imposé aux larves lors de leur développement peut avoir un effet crucial sur les activités et la croissance des postlarves (Gendron *et al.*, 2013; Haché *et al.*, 2014).

L'implication de cette étude pour la gestion des pêches inclut l'homogénéité des réponses comportementales en fonction des zones géographiques des femelles. Ce résultat n'induit probablement aucune forme d'adaptation thermique locale, soit une différenciation génétique trop faible pour un trait phénotypique comportemental différent. Ce résultat tend à indiquer une grande dispersion des larves pélagiques entre les zones échantillonnées et donc une connectivité importante. Ce résultat doit être validé par des expériences *in situ*. Ces expériences doivent prendre en compte la combinaison de plusieurs méthodes d'échantillonnage, à la fois physiques et biologiques, pour identifier les différents processus qui influencent le continuum dispersion - métamorphose - établissement benthique.

Des études génétiques raffinées sur le Homard américain couplées à des modèles de dispersion, prenant en compte l'effet du développement sur l'établissement, permettront d'avoir une vue réaliste de la structure de la population dans le golfe du St-Laurent. De plus, les effets des modifications de l'environnement liés aux changements climatiques et à l'acidification des océans sur la biologie du Homard américain restent difficiles à cerner. Ces incertitudes soulignent la nécessité d'une approche intégrée dans l'étude du recrutement du homard où les interactions entre les fluctuations de l'environnement et la plasticité comportementale doivent être considérées.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Anderson MJ, (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*. 26: 32–46.
- Annis ER, (2005) Temperature effects on the vertical distribution of lobster postlarvae (*Homarus americanus*). *Limnology and Oceanography*. 50: 1972–1982.
- Annis ER, Incze LS, Wolff N, Steneck RS, (2007) Estimates of in situ larval development time for lobster, *Homarus americanus*. *Journal of Crustacean Biology*. 27: 454-462.
- Annis ER, Wilson CJ, Russell R, Yund PO, (2013) Evidence for thermally mediated settlement in lobster larvae. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 70:1641–1649.
- Benestan L, (2013) Génomique et gestion du homard américain, *Homarus americanus*, dans l'est du Canada. Communication présentée à la 3e Assemblée générale annuelle du Réseau canadien de recherche sur la pêche, Toronto, Canada
- Bishop CD, Huggett MJ, Heyland A, Hodin J, Brandhorst BP, (2006) Interspecific variation in metamorphic competence in marine invertebrates: the significance for comparative investigations into the timing of metamorphosis. *Integrative and Comparative Biology*. 46:662–682.
- Botero L, Atema J, (1982) Behavior and substrate selection during larval settling in the lobster *Homarus americanus*. *Journal of Crustacean Biology*. 2: 59–69.
- Boudreau B, Bourget E, Simard Y, (1993) Effect of age, injury, and predator odors on settlement and shelter selection by lobster *Homarus americanus* postlarvae. *Marine Ecology Progress Series*. 93:119-129.
- Boudreau B, Simard Y, Bourget E, (1990) Benthic invertebrate larval response to substrate characteristics at settlement: shelter preferences of the American lobster *Homarus americanus* Milne-Edwards. *Journal of Marine Biology and Ecology*. 106: 191-198.
- Boudreau B, Simard Y, Bourget E, (1991) Behavioural responses of the planktonic stages of the American lobster *Homarus americanus* to thermal gradients, and ecological implications. *Marine Ecology Progress Series*. 76: 13-23.

- Boudreau B, Simard Y, Bourget E, (1992) Influence of a thermocline on vertical distribution and settlement of post-larvae of the American lobster *Homarus americanus* Milne-Edwards. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 162: 35–49.
- Butman CA, (1987) Larval settlement of soft-sediment invertebrates: the spatial scales of pattern explained by active habitat selection and the emerging role of hydromechanical processes. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*. 25: 113–165.
- Charmantier G, Charmantier-Daures M, Aiken DE, (1991) Metamorphosis in the Lobster *Homarus* (Decapoda): A Review. *Journal of Crustacean Biology*. 11: 481–495.
- Charmantier G, Haond C, Lignot, JH, Charmantier-Daures M, (2001) Ecophysiological adaptation to salinity throughout a life cycle: a review in Homarid lobsters. *Journal of Experimental Biology*. 204: 967-977.
- Chassé J, Lambert N, Comeau M, Galbraith PS, Larouche, P, Pettipas RG, (2014) Environmental conditions in the southern Gulf of St. Lawrence relevant to lobster. *Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc.* 2014/031. 25 p.
- Chassé J, Miller RJ, (2010) Lobster larval transport in the southern Gulf of St. Lawrence. *Fisheries Oceanography*. 19: 319–338.
- Chiasson M, Miron G, Daoud D, Mallet MD, (sous presse) Effect of temperature on the behavior of stage IV American lobster (*Homarus americanus*) larvae. *Journal of Shellfish Research*. (accepté le 1er mai 2015).
- Cobb JS, Booth JD, Clancy M, (1997) Recruitment strategies in lobsters and crabs: a comparison. *Marine and Freshwater Research*. 48: 797-806.
- Comeau M, (2006) Lobster (*Homarus americanus*) enhancement project in the Southwestern Gulf of St. Lawrence, Canada. *Alaska Crab Stock Enhancement and Rehabilitation: Workshop Proceedings*. 71-78.
- Cowen RK, Sponaugle S, (2009). Larval dispersal and marine population connectivity. *Annual Review of Marine Science*. 1: 443–466.
- Departement of Fisheries and Oceans, (2012) Assessment of the lobster stock of the Gaspé (LFAS 19, 20 and 21), Québec, in 2011. *Can. Sci. Advis. Sec. Sci. Advis. Rep.* 2012/015. 14 p.
- Departement of Fisheries and Oceans, (2013) American lobster, *Homarus americanus*, stock status in the southern Gulf of St. Lawrence: LFA 23, 24, 25, 26a and 26b. *Can. Sci. Advis. Sec. Sci. Advis. Rep.* 2013/029. 14 p.

- Dubber GG, Branch GM, Atkinson LJ, (2004) The effects of temperature and diet on the survival, growth and food uptake of aquarium-held post pueruli of the rock lobster *Jasus lalandii*. *Aquaculture*. 240:249–266.
- Factor JR, (1995) Introduction, anatomy, and life history. In Factor JR (ed) *Biology of the Lobster Homarus americanus*. Academic Press.1-11.
- Feng, M, Caputi N, Penn, J, Slawinski D, de Lestang S, Weller E, Pearce A, (2011) Ocean circulation, Stokes drift, and connectivity of western rock lobster (*Panulirus cygnus*) population. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 68: 1182– 1196.
- Folch J, Lees M, Sloane-Stanlez GH, (1957) A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *Journal of Biological Chemistry*. 226:497–509.
- Fogarty MJ, Gendron L (2004) Biological reference points for American lobster (*Homarus americanus*) populations : limits to exploitation and the precautionary approach. *Canadian Journal of Fisheries Aquatic Sciences*. 61: 1392–1403
- Fraser AJ, (1989) Triacylglycerol content as a condition index for fish, bivalve, and crustacean larvae. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 46:1868–1873.
- Galbraith PS, Chassé J, Gilbert D, Larouche P, Brickman D, Pettigrew B, Devine L, Gosselin A, Pettipas RG, Lafleur C, (2012). Physical oceanographic conditions in the Gulf of St. Lawrence in 2011. *Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc.* 2012/023. iii : 85 p.
- Gebauer P, Paschke K, Anger K, (1999) Costs of delayed metamorphosis: reduced growth and survival in early juveniles of an estuarine grapsid crab, *Chasmagnathus granulata*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 238:271–281.
- Gendron L, Tremblay R, Belvin S, Génard B, Motnikar S, Côté J, (2013) Condition, survival and growth in situ of hatchery-reared stage IV lobster (*Homarus americanus*) fed Artemia and lipid-rich wild zooplankton. *Aquaculture*. 416–417: 380–389.
- Haché, R, Pelletier, CJ, & Dumas, A, (2014) Selected nutrient profiles in first larvae and postlarvae of American lobster (*Homarus americanus*). *Aquaculture International*, 1-13.
- Harding GC, Fraser AJ, (1999) Application of the triacylglycerol/sterol condition index to the interpretation of larval lobster *Homarus americanus* distribution in close proximity to Georges Bank, Gulf of Maine. *Marine Ecology Progress Series*. 186: 239–254.
- Hollander J, (2008) Testing the grain-size model for the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution*. 62:1381–1389.

- Incze L, Naimie E, (2000) Modelling the transport of lobster (*Homarus americanus*) larvae and postlarvae in the Gulf of Maine. *Fisheries Oceanography*. 9:99–113.
- Johnson ML, Gaten E, Shelton PMJ, (2002) Spectral sensitivities of five marine decapod crustaceans and a review of spectral sensitivity variation in relation to habitat. *Journal of the Marine Biological Association*. 82:835–842.
- Kenchington EL, Harding GC, Jones MW, Prodöhl PA, (2009). Pleistocene glaciation events shape genetic structure across the range of the American lobster, *Homarus americanus*. *Molecular Ecology*. 18:1654-1667.
- Lillis A, Snelgrove PV, (2010) Near-bottom hydrodynamic effects on postlarval settlement in the American lobster *Homarus americanus*. *Marine Ecology Progress Series*. 401:161-172.
- MacKenzie BR, (1988) Assessment of temperature effects on interrelationships between stage durations, mortality, and growth in laboratory-reared (*Homarus americanus*, Milne Edwards) larvae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 116:87-98.
- Miron G, Boudreau B, Bourget E, (1999) Intertidal barnacle distribution: a case study using multiple working hypotheses. *Marine Ecology Progress Series*. 189:205–219.
- Motnikar S, (2009) Pertinence et faisabilité de l'élevage de larves de homard (*Homarus americanus*) pour l'ensemencement au Québec. Atelier de travail tenu au Centre aquacole marin de Grande-Rivière, le 24 février 2009. MAPAQ, DIT, Compterendu no 37: 13 p.
- Ministère des Pêches et Océans, (2007) Évaluation-cadre du homard (*Homarus americanus*) des zones de pêche du homard 23, 24, 25, 26A et 26B. *Secr. can. de consult. sci. du MPO, Avis. sci.* 2007/035. 14 p.
- Ministère des Pêches et Océans, (2014). Débarquements de homards – Perspective historique. Repéré à : <http://www.dfo-mpo.gc.ca/fm-gp/sustainable-durable/fisheries-peches/lobster-homard-fra.htm>.
- Nicosia F, Lavalli K, (1999) Homarid Lobster Hatcheries: Their History and Role in Research, Management, and Aquaculture. *Marine Fisheries Review*. 61: 1–57
- North EW, Schlag Z, Hood RR, Li M, Zhong L, Gross T, Kennedy, VS (2008). Vertical swimming behavior influences the dispersal of simulated oyster larvae in a coupled particle-tracking and hydrodynamic model of Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series*. 359: 99.
- Ouellet P, Allard J, (2002) Seasonal and interannual variability in larval lobster *Homarus americanus* size, growth and condition in the Magdalen Islands, southern Gulf of St. Lawrence. *Marine Ecology Progress Series*. 230: 241–251.

- Ouellet P, Allard JP, (2006) Vertical distribution and behaviour of shrimp *Pandalus borealis* larval stages in thermally stratified water columns: laboratory experiment and field observations. *Fisheries Oceanography*. 15: 373–389.
- Ouellet P, Plante F, Annis E, (2003) An investigation of the sources of variability in American lobster eggs and larvae size: maternal effects, and inter-annual and inter-regional comparisons. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2448: 41–42.
- Palma AT, Steneck RS, Wilson CJ, (1999) Settlement-driven, multiscale demographic patterns of large benthic decapods in the Gulf of Maine. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 241:107-136.
- Parent G, Pernet F, Tremblay R, Sévigny J, Ouellette M, (2008) Remodeling of membrane lipids in gills of adult hard clam *Mercenaria mercenaria* during declining temperature. *Aquatic Biology*. 3:101–109.
- Parrish CC, (1987) Separation of aquatic lipid classes by chromarod thin-layer chromatography with measurement by Iatroscan flame ionization detection. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 44: 722–731.
- Perkins HC, (1972) Developmental rates at various temperatures of embryos of the northern lobster (*Homarus americanus* Milne-Edwards). *Fisheries Bulletin U.S.* 70: 95-99.
- Pernet F, Tremblay R, Bourget E, (2003) Biochemical indicator of sea scallop (*Placopecten magellanicus*) quality based on lipid class composition. II. Larval rearing, competency and settlement. *Journal of Shellfish Research*. 22: 377–388.
- Quinn BK, Rochette R, Ouellet P, Sainte-Marie B, (2013) Effect of temperature on development rate of larvae from cold-water American lobster (*Homarus americanus*). *Journal of Crustacean Biology*. 33: 527–536.
- Quinn GP, Keough MJ, (2002) *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press. 540p.
- Rodriguez SR, Ojeda FP, Inestrosa NC, (1993) Settlement of benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*. 97: 193–207.
- Roughgarden J, Gaines S, Possingham H, (1988) Recruitment dynamics in complex life cycles. *Science*. 241: 1460–1466.
- Sasaki GC, Capuzno M, Biesiot P, (1986) Nutritional and bioenergetic considerations in the development of the American lobster *Homarus americanus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 43: 2311 -2319.

- Sainte-Marie B, Chabot D, (2002) Ontogenetic shifts in natural diet during benthic stages of American lobster (*Homarus americanus*), off the Magdalen Islands. Fishery Bulletin National Oceanic and Atmospheric Administration. 100: 106-116.
- Sanford E, Kelly MW, (2011) Local adaptation in marine invertebrates. Annual Review of Marine Science. 3: 509–35.
- Steneck RS, (2006) Possible demographic consequences to intraspecific shelter competition among American lobsters. Journal of Crustacean Biology. 26: 628-638
- Steneck RS, Wahle RA, (2013) American lobster dynamics in a brave new ocean 1. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1624: 1612–1624.
- Stoner AW, Copeman LA, Ottmar ML, (2013) Molting, growth, and energetics of newly settled blue king crab: Effects of temperature and comparisons with red king crab. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 442: 10–21.
- Templeman W, (1936) The influence of temperature, salinity, light and food conditions on the survival and growth of the larvae of the lobster (*Homarus americanus*). Journal of the Biological Board of Canada. 2: 485-497
- Thériault I, Pernet F, (2007) Lipid nutrition and settlement behaviour in American lobster *Homarus americanus*. Aquatic Biology 1: 121–133.
- Thrusty MF, Fiore DR, Goldstein JS, (2005) Use of formulated diets as replacements for *Artemia* in the rearing of juvenile American lobsters (*Homarus americanus*). Aquaculture. 250: 781–795.
- Tremblay MJ, Pezzack DS, Gaudette J, Denton C, Cassista-Da Ros M, Allard J, (2013) Assessment of lobster (*Homarus americanus*) off southwest Nova Scotia and in the Bay of Fundy (Lobster Fishing Areas 34-38). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2013/078. viii + 125 p.
- Tremblay R, Oliver F, Bourget E, Rittschof D, (2007) Physiological condition of *Balanus Amphitrite* cyprid larvae determines habitat selection success. Marine Ecology Progress Series. 340: 1–8.
- Van Der Meer GI, (2005). Review: potential of ecological studies to improve survival of cultivated and released European lobsters, *Homarus gammarus*. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research. 39(2): 399-424.
- Wahle RA, Bergeron C, Tremblay J, Wilson C, Gibson M, Comeau M, Rochette R, Lawton P, Glenn R, (2013) The geography and bathymetry of American lobster benthic recruitment as measured by diver-based suction sampling and passive collectors. Marine Biology Research. 9: 42–58.

Wahle RA, Steneck RS, (1991) Recruitment habitats and nursery grounds of the American lobster *Homarus americanus*: a demographic bottleneck? Marine Ecology Progress Series 69: 231-243.

Wahle RA, Steneck RS, (1992) Habitat restrictions in early benthic life experiments on habitat selection and in situ predation with the American lobster. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 157: 91-114.

Xue H, Incze L, Xu D, Wolff N, Pettigrew N, (2008) Connectivity of lobster populations in the coastal Gulf of Maine. Ecological Modeling. 210: 193–211.

