

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**LA CAPRELLE JAPONAISE *CAPRELLA MUTICA* ET SON IMPACT
SUR L'ÉLEVAGE DE MOULES *MYTILUS* SPP. : UN CAS DE
CLEPTOPARASITISME?**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en océanographie
en vue de l'obtention du grade de maître ès océanographie

PAR

CHRISTIAN TURCOTTE

Août 2010

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

Composition du jury :

Jean-Claude Brêthes, président du jury, ISMER, UQAR

Bernard Sainte-Marie, directeur de recherche, IML, UQAR

Réjean Tremblay, codirecteur de recherche, ISMER, UQAR

Marcel Fréchette, examinateur externe, IML

Dépôt initial le 30 avril 2010

Dépôt final le 19 août 2010

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier le Dr. Bernard Sainte-Marie qui fut certes mon directeur de recherche, mais aussi celui qui m'a formé et permis de développer un esprit ainsi qu'une vision scientifique au cours de ces 10 dernières années. Ta patience ainsi que tes commentaires, nombreux mais pertinents, sur mon travail me seront utiles dans toute tâche que j'aurai à accomplir dans le futur. Je garderai en mémoire de très bonnes soirées où musique et bons plats se sont toujours côtoyés.

Merci également au Dr. Réjean Tremblay pour ses judicieux commentaires et l'aspect « aquaculture » apporté à mon projet. Ton rire résonnant dans le laboratoire ainsi que les corridors de l'ISMÉR, comme lors de sympathiques soirées, ont su rendre plus agréables les journées passées au laboratoire.

Que dire de Kim Émond qui a dû passer plus de deux mois isolée à Grande-Rivière en ma compagnie. J'espère que tes souvenirs seront aussi bons que les miens et ce, malgré quelques prises de bec avec le bon vieux compteur de particules. Heureusement, nous avons les feux de grève et la pêche au maquereau pour nous changer les idées...

Pour leur support technique, merci à Jérôme Gagnon, Hélène Dionne, Paola Ariza, Josiane Caron, Olivier Larouche ainsi qu'à Stéphane Morissette et son équipage sans qui les expériences sur le terrain et l'échantillonnage n'auraient jamais eu lieu. Un immense merci à Diane Bélanger pour son aide précieuse lors de la mise en page.

Un gros merci à toute l'équipe du Centre Aquacole Marin de Grande-Rivière (CAMGR), tout particulièrement à Sonia Belvin dont l'éternelle bonne humeur a su égayer mes journées, et à Réjean Boudreau pour son soutien technique à la salle des bassins. Merci également au Réseau Aquaculture Québec (RAQ) pour son soutien financier lors de mon séjour à Grande-Rivière.

Ces travaux ont été réalisés avec l'aide de subventions du programme Espèces aquatiques envahissantes (EAE) et du Programme coopératif de recherche et développement en aquaculture (PCRDA) du MPO, ainsi que de la Société de développement de l'industrie maricole (SODIM).

Je remercie le Dr. Jean-Claude Brêthes pour avoir accepté de présider le comité d'évaluation de mon mémoire, ainsi que le Dr. Marcel Fréchette pour sa participation à titre d'examineur externe. Ce dernier a d'ailleurs, d'une certaine façon, contribué à la genèse de mon projet, puisque c'est lui qui nous avait alertés de la présence de la caprelle sur les installations mytilicoles.

Comment pourrais-je terminer mes remerciements sans porter une attention particulière à ma famille qui m'a toujours soutenu dans les bons comme les mauvais moments. Un merci tout particulier aux membres de la LIPPRI et aux moments de folie partagés ensemble qui m'ont permis de relaxer quand il le fallait. Finalement, un énorme merci à toi mon Amour!

A vous tous, mes plus que sincères remerciements!

RÉSUMÉ

Ce mémoire comporte deux parties : la première résume les connaissances sur un crustacé marin envahissant et la deuxième explore la relation entre ce crustacé et la moule d'élevage. La caprelle japonaise, *Caprella mutica* Schurin, est un amphipode qui a été décrit pour la première fois en 1935 sur les côtes sibériennes de la mer du Japon. *Caprella mutica* a été introduite en Amérique du Nord, d'abord du côté Pacifique vers le début des années 1970 puis du côté Atlantique vers la fin des années 1990, ainsi qu'en Europe vers le milieu des années 1990. Dans ses eaux d'adoption de l'hémisphère nord, *C. mutica* est principalement ou uniquement retrouvée sur des structures artificielles comme des cordages et des bouées utilisés en aquaculture. La tolérance de conditions environnementales variées, une croissance rapide et un taux de reproduction élevé, conjugués à une alimentation flexible, un caractère agressif et une étroite association avec les activités humaines, semblent faire de *C. mutica* un bon envahisseur. *Caprella mutica* aurait un impact négatif sur certaines activités aquacoles, mais son effet sur les écosystèmes naturels demeure inconnu. Un des impacts de *C. mutica* en aquaculture est la diminution de la croissance des moules *Mytilus* spp. sur les collecteurs de naissain. La nature de l'interaction de *C. mutica* avec les moules est au cœur de la partie recherche de ce mémoire. La taille réduite des moules en présence de *C. mutica* pourrait s'expliquer par deux hypothèses relatives à une diminution de l'alimentation de la moule en présence de la caprelle. La première postule une compétition entre les deux espèces pour une nourriture commune, le phytoplancton, dans laquelle la caprelle est avantagée par son positionnement au dessus des moules. La deuxième hypothèse implique une interférence avec l'alimentation de la moule par le piétinement des caprelles, qui provoquerait une fermeture des moules. Ces hypothèses ont été vérifiées en employant une approche expérimentale comportant un volet laboratoire et un volet terrain. Nous avons tout d'abord vérifié l'effet de la présence de *C. mutica* sur la condition nutritionnelle du naissain de moules en comparant des filières de collecteurs colonisées par les caprelles avec des filières débarrassées de leurs caprelles par saumurage. La prolifération des caprelles sur les collecteurs non traités a entraîné une rapide et nette diminution de la condition nutritionnelle des moules. Au laboratoire, nous avons estimé la consommation de petites microalgues (2–6 μm) par des caprelles seules, des moules seules et les deux espèces ensemble. Les caprelles seules ont démontré une capacité de filtration très faible, alors que les caprelles et moules ensemble ont filtré beaucoup plus de microalgues que les moules seules. L'ensemble des résultats démontre une relation de nature contramensale, qui est vraisemblablement sous-tendue par un mécanisme de cleptoparasitisme. Nous postulons que les caprelles bénéficient de la filtration des moules pour s'alimenter de microalgues, au détriment des moules. Cette hypothèse est renforcée par les résultats d'une expérience complémentaire au laboratoire qui a démontré la préférence des caprelles pour les moules vivantes comme substrat.

Mots clés : *Caprella mutica*, espèce envahissante, historique, taxonomie, biologie, dynamique des populations, impacts sur la mytiliculture, cleptoparasitisme.

ABSTRACT

This thesis is comprised of a first part which reviews knowledge of an invasive marine crustacean and of a second part which describes the relationship between this crustacean and cultured mussels. The Japanese skeleton shrimp, *Caprella mutica* Schurin, is an amphipod that was first described in 1935 from the Siberian shores of the Japan Sea. *Caprella mutica* was introduced to North America first on the Pacific side in the early 1970s and on the Atlantic side in the late 1990s, as well as to Europe during the mid-1990s. In its new habitat in the Northern hemisphere, *C. mutica* is found mainly or only on artificial structures such as ropes and buoys that are used in aquaculture. Tolerance to a range of environmental conditions, rapid growth and a high reproductive rate, combined with a flexible diet, an aggressive nature and a high degree of commensalism with human activities, seem to contribute to make *C. mutica* a good invader. *Caprella mutica* apparently has a negative impact on some aquaculture activities but its effect on natural ecosystems remains unknown. One of *C. mutica*'s impacts on aquaculture is a reduction of mussel *Mytilus* spp. growth on spat collectors. The nature of the interaction between both species is at the core of the research part of this thesis. The reduced size of mussels in the presence of *C. mutica* could be explained by two hypotheses regarding a decrease of mussel feeding. The first postulates interspecific competition for a common food (phytoplankton) in which caprellids are advantaged by their positioning over mussels. The second hypothesis invokes interference with mussel feeding as a result of caprellid trampling which causes mussels to close. These hypotheses were verified using an experimental approach including both field and laboratory work. We first tested the effect of caprellid presence on mussel nutritional condition by comparing lines of spat collectors colonised by caprellids with lines cleared of caprellids by brining. The proliferation of *C. mutica* on untreated lines led to a quick and pronounced decline of mussel nutritional condition. In the laboratory, we estimated microalgae (2–6 µm) consumption by caprellids alone, mussels alone, and both species together. Caprellids alone had a very low filtration capability, while caprellids and mussels together filtered much more microalgae than mussels alone. The overall results indicate a contramensal relationship and the underlying mechanism is likely kleptoparasitism. We postulate that caprellids take advantage of mussel filtering to feed on microalgae, to the detriment of mussels. This hypothesis is reinforced by the results of a complementary laboratory experiment showing that caprellids preferentially chose live mussels as substrate.

Key words: *Caprella mutica*, invasive species, historic, taxonomy, biology, populations dynamic, mytiliculture impacts, kleptoparasitism.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	vii
<i>RÉSUMÉ</i>	xi
<i>ABSTRACT</i>	xiii
TABLE DES MATIÈRES	xv
LISTE DES TABLEAUX	xix
LISTE DES FIGURES	xxi
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE 1	7
Synthèse de la biologie de la caprelle japonaise (<i>Caprella mutica</i>).....	7
<i>RÉSUMÉ</i>	8
1.0 INTRODUCTION	9
2.0 NOM ET CLASSIFICATION.....	11
3.0 DESCRIPTION	12
3.1 Taxonomie des caprellidés et du genre <i>Caprella</i>	12
3.2 Changements de forme liés à la maturation sexuelle chez <i>C. mutica</i>	15
3.3. Les espèces semblables à <i>C. mutica</i>	17
4.0 RÉPARTITION ET DISPERSION	19
4.1 Aire de répartition indigène et tolérances physiologiques.....	19
4.2 Aire de répartition exotique	21
4.3 Voies d'introduction et modes de dispersion à grande et petite échelles	25
5.0 ÉCOLOGIE	30
5.1 Habitat.....	30
5.2 Alimentation des caprelles.....	32
5.3 Prédateurs naturels.....	36
6.0 REPRODUCTION ET DYNAMIQUE DES POPULATIONS	37
6.1 Reproduction.....	37
6.2 Dynamique des populations.....	41

7.0 IMPACTS DE L'INTRODUCTION DE LA CAPRELLE JAPONAISE.....	42
8.0 CONCLUSION.....	44
9.0 REMERCIEMENTS.....	47
CHAPITRE 2.....	49
Is the caprellid amphipod <i>Caprella mutica</i> a kleptoparasite of mussels?.....	49
RÉSUMÉ.....	50
1.0 INTRODUCTION.....	51
2.0 MATERIAL AND METHODS.....	55
2.1 Field experiment to assess mussel condition.....	55
2.2 Laboratory feeding experiments.....	57
2.3 Behavioural experiment.....	60
2.4 Data analysis.....	61
3.0 RESULTS.....	63
3.1 Field experiments.....	63
3.2 Laboratory experiments.....	65
3.3 Behavioural experiment.....	72
4.0 DISCUSSION.....	73
4.1 Contramensalism between <i>C. mutica</i> and <i>Mytilus</i> spp.	74
4.2 Feeding of <i>C. mutica</i>	76
5.0 ACKNOWLEDGMENTS.....	80
6.0 APPENDIX.....	81
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	84
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	88

LISTE DES TABLEAUX

Chapitre 1

Tableau 1. Années et localités dans le monde où l'on a retrouvé <i>C. mutica</i> pour la première fois.	24
--	----

Chapitre 2

Table 2. Mean \pm SE of dry mass (DM) for mussels, <i>C. mutica</i> and consumed microalgae by treatment.	69
Table 3. Linear regression of microalgae depletion (MD, in cells \cdot ml $^{-1}$) after 0.5 h in relation to mussel wet biomass (MWM, in g) and, the case arising, number of <i>C. mutica</i> (C).	71

LISTE DES FIGURES

Chapitre 1

- Figure 1. *Caprella mutica* mâle (haut) et femelle (bas). Tiré de Ashelby (2005) avec la permission de l'auteur.13
- Figure 2. Photo représentant une femelle mature de *Caprella mutica* d'environ 9 mm de longueur totale à l'exclusion des antennes. La poche marsupiale sous la femelle est formée par les oostégites (auteur : Thierry Gosselin).17
- Figure 3. Carte présentant la localité d'origine de *Caprella mutica*, où l'espèce a été décrite pour la première fois en 1935, et les années et les lieux des premières introductions de *Caprella mutica* sur d'autres continents des hémisphères nord et sud.26

Chapitre 2

- Figure 4. Mean \pm SE of standardised ratio of tubule lumen width: total diameter of digestive gland cells for mussels on brined versus control (not brined) lines.64
- Figure 5. Mean \pm SE of microalgae concentration over time for experiments conducted in weeks of A: August 17, B: September 2 and C: September 11.68
- Figure 6. Mean \pm SE of microalgae depletion after 0.5 h for caprellid-only, mussel-only and mussel and caprellid treatments, all Dates and experiments merged. Different letters indicate significant differences.69
- Figure 7. Microalgae depletion after 0.5 h in relation to mussel wet biomass for replicates of mussel-only (M) and mussel and caprellid (MC) treatments over the whole study period.71
- Figure 8. Relative abundance of caprellids on different substrate types.73

INTRODUCTION GÉNÉRALE

La conchyliculture a connu un essor remarquable au Québec et au Canada dans les deux dernières décennies (p. ex., LeBlanc *et al.*, 2007). Le développement de la conchyliculture est cependant confronté à des défis importants. Outre les problèmes liés à la mise en marché et les conflits territoriaux entre usagers multiples, soulignons la capacité de support du milieu et le contrôle des salissures marines (c.-à-d., épibiontes indésirables installés sur les structures d'élevage) qui peuvent tous deux limiter la productivité (p. ex., LeBlanc *et al.*, 2007). La conchyliculture est aussi apparue comme une activité qui peut introduire, supporter et propager les populations de certaines espèces aquatiques envahissantes (McKindsey *et al.*, 2007). Ces espèces envahissantes peuvent être le bivalve ciblé pour élevage ou des espèces (endo- ou épibiontes) associées au bivalve d'intérêt aquicole (McKindsey *et al.*, 2007). De ce fait, l'industrie est confrontée à des contraintes additionnelles touchant au transfert et à la vente d'organismes vivants pour la conchyliculture. Dans certains cas, une espèce envahissante (exotique) associée aux structures d'élevage conchylicole peut aussi représenter une salissure particulièrement nuisible.

Il a déjà été démontré que les salissures indigènes et exotiques en aquaculture ont des effets sur la santé et la productivité des organismes d'élevage (Braithwaite et McEvoy, 2005). L'introduction, à la fin des années 1990, du tunicier envahissant *Styela clava* sur les filières d'élevage de moules *Mytilus edulis* de l'Île du Prince-Édouard a entraîné des

problèmes majeurs (LeBlanc *et al.*, 2007). La présence de ce tunicier sur les filières d'élevage peut sérieusement compromettre la productivité de l'industrie en diminuant la condition nutritionnelle des moules (LeBlanc *et al.*, 2007). Les organismes sessiles et suspensivores qui colonisent les structures d'élevage, comme *S. clava*, ont le potentiel de réduire le taux de croissance ainsi que d'augmenter le stress et la mortalité des bivalves en entrant en compétition avec ces derniers pour l'espace ou la nourriture (Lesser *et al.*, 1992; Bourque *et al.*, 2003). Par exemple, la présence d'espèces indigènes indésirables à l'extérieur des cages d'élevage de pétoncle (*Placopecten magellanicus*) en Gaspésie (Québec) a eu un impact négatif sur la croissance tissulaire du pétoncle (Claereboudt *et al.*, 1994). Ces mêmes auteurs ont attribué cet effet à une déplétion partielle de la nourriture par les espèces suspensivores à l'extérieur de la cage et à une diminution de la circulation à l'intérieur des cages, entraînant une réduction des apports de nourriture et d'oxygène aux pétoncles. Il est de plus évident que la présence de salissures nuisibles entraîne des difficultés associées à la manipulation des structures d'élevage plus lourdes et des coûts associés au contrôle et au nettoyage de ces espèces (Taylor *et al.*, 1997; Claereboudt *et al.*, 1994).

Les précédents travaux sur l'impact des salissures marines en conchyliculture se sont intéressés principalement à des espèces suspensivores et sessiles ou très peu mobiles, comme les tuniciers, balanes et bivalves sans valeur aquicole. Le présent ouvrage s'intéresse plutôt à un crustacé amphipode, la caprelle japonaise (*Caprella mutica*), une espèce exotique dont l'alimentation est peu connue mais probablement très flexible et qui est capable de

déplacements soutenus et assez rapides. C'est en 2003 que *C. mutica* a été identifiée sur les filières d'élevage mytilicole en Gaspésie, plus précisément dans la baie de Cascapédia au large de Maria. À la suite de l'apparition de *C. mutica*, les mytiliculteurs ont rapporté une diminution importante du succès de collecte des juvéniles de moules (*Mytilus* spp.), plus communément appelé captage du naissain. *Caprella mutica* a été retrouvée sur les installations mytilicoles à des densités dépassant les 450 000 individus par m² (Sainte-Marie *et al.*, en prép.). Des recherches ont été entreprises en 2005 pour déterminer l'impact de *C. mutica* sur les opérations de captage de naissain de moules et pour évaluer l'efficacité d'une première tentative de contrôle de cette caprelle, qui s'est avérée inefficace (Sainte-Marie *et al.*, en prép.). À l'été 2007, suite à des expériences préliminaires ayant montré la vulnérabilité de *C. mutica* à la saumure, des opérations de saumurage ont eu lieu dans la baie de Cascapédia dans le but de décimer la population de caprelles installée sur les filières d'élevage et de captage de moules. Cette expérience a démontré qu'une population abondante de caprelles diminue la biomasse de naissain de moules de façon significative en réprimant la croissance des jeunes moules en été. Étant donné que les caprelles ont des modes alimentaires diversifiés, incluant la filtration et la prédation (Caine, 1977; Aoki, 1999; Sano *et al.*, 2003), il est primordial de savoir comment la présence de *C. mutica* interfère avec la croissance du naissain de moules pour optimiser les traitements de contrôle.

Le premier chapitre de ce mémoire de maîtrise, déjà publié sous forme de rapport manuscrit des sciences halieutiques et aquatiques, offre une synthèse des connaissances sur *C. mutica*. Il trace un historique de l'extension récente d'aire de *C. mutica* au travers le

monde et décrit son écologie, sa dynamique de population, ses modes de propagation ainsi que son impact effectif ou potentiel sur les écosystèmes marins canadiens. *Caprella mutica* a été décrite pour la première fois en 1935 (Schurin) à partir de spécimens capturés sur les côtes sibériennes de la mer du Japon. Dans son habitat d'origine, *C. mutica* se retrouve principalement dans des halliers de zostères marines ou de macroalgues dans la zone infralittorale où la température varie entre $-1,8$ °C l'hiver et 25 °C l'été et la salinité entre 11 et 35 (Schevchenko *et al.*, 2004; Vassilenko, 2006). *Caprella mutica* a un potentiel de reproduction élevé : il y a deux générations par année, les femelles sont matures à une petite taille, sont relativement fécondes et se reproduisent plus d'une fois et le développement « direct » de la progéniture assure un bon niveau de survie. *Caprella mutica* a été introduite en Amérique du Nord, d'abord du côté Pacifique vers le début des années 1970 (Carlton, 1979; Cohen et Carlton, 1995) puis du côté Atlantique vers la fin des années 1990 (Locke *et al.*, 2007), ainsi qu'en Europe vers le milieu des années 1990 (Platvoet *et al.*, 1995). Les sites d'introduction de *C. mutica* dans l'hémisphère nord sont aux latitudes tempérées, boréales et subarctiques comprises entre 35 et 70 °N (Ashton, 2006; Ashton *et al.*, 2007a; Cook *et al.*, 2007a). Le transport d'organismes pour l'aquaculture et les eaux de ballast pourraient expliquer ces introductions transocéaniques (Cohen et Carlton, 1995; Ashton *et al.*, 2007a; Cook *et al.*, 2007a). La dispersion secondaire de l'espèce le long des côtes pourrait être assurée par la navigation commerciale et de plaisance, la dérive sur des macroalgues et des débris flottants (Ashton, 2006; Cook *et al.*, 2007a; Astudillo *et al.*, 2009) et, à plus petite échelle spatiale, par la nage et la reptation. Dans ses eaux d'adoption de l'hémisphère nord, *C. mutica* est principalement ou uniquement retrouvée sur des

structures artificielles comme des filets, des cordages et des bouées utilisés en aquaculture (Willis et al., 2004; Buschbaum et Gutow, 2005; Ashton *et al.*, 2007a; Cook *et al.*, 2007a). *Caprella mutica* aurait un impact négatif sur certaines activités aquacoles mais son effet sur les écosystèmes naturels demeure inconnu.

Le deuxième chapitre du mémoire explore la nature de l'interaction de *C. mutica* avec les moules d'élevage *Mytilus* spp. La diminution de la taille moyenne des moules en présence de *C. mutica* pourrait s'expliquer par deux hypothèses relatives à une réduction de l'alimentation de la moule en présence de la caprelle. La première est basée sur un mécanisme de compétition trophique qui postule que les deux espèces exploitent la même nourriture (phytoplancton), mais que les caprelles ont un accès privilégié car elles sont au-dessus des moules, ce qui peut entraîner une limitation de la nourriture pour les moules. La deuxième hypothèse implique une interférence avec le comportement d'alimentation de la moule par le piétinement des caprelles, qui provoquerait une fermeture des valves des moules et, par conséquent, une diminution de la fréquence et de l'intensité d'alimentation. Ces hypothèses, ont été vérifiées en employant une double approche expérimentale comportant un volet laboratoire et un volet terrain.

CHAPITRE 1

Synthèse de la biologie de la caprelle japonaise (*Caprella mutica*)¹

¹ Document publié sous le format:

Turcotte, C. et B. Sainte-Marie. 2009. Synthèse de la biologie de la caprelle japonaise (*Caprella mutica*).
Rapp. manus. can. sci. halieut. aquat. 2903: vii + 28 p.

Turcotte, C. and B. Sainte-Marie. 2009. Biological synopsis of the Japanese skeleton shrimp (*Caprella mutica*). Can. Manuscr. Rep. Fish. Aquat. Sci. 2903: vii + 26 p.

RÉSUMÉ

Caprella mutica est un crustacé amphipode qui a été décrit pour la première fois en 1935 à partir de spécimens capturés sur les côtes sibériennes de la mer du Japon. Dans son habitat d'origine, *C. mutica* se retrouve principalement dans des halliers de zostères marines ou de macroalgues dans la zone infralittorale où la température varie entre $-1,8\text{ °C}$ l'hiver et 25 °C l'été et la salinité entre 11 et 35. *Caprella mutica* a un potentiel de reproduction élevé : il y a deux générations par année, les femelles sont matures à une petite taille, sont relativement fécondes, se reproduisent plus d'une fois et le développement « direct » de la progéniture assure un bon niveau de survie. *Caprella mutica* a été introduite en Amérique du Nord, d'abord du côté Pacifique vers le début des années 1970, puis du côté Atlantique vers la fin des années 1990, ainsi qu'en Europe vers le milieu des années 1990. Les sites d'introduction de *C. mutica* dans l'hémisphère nord sont aux latitudes tempérées, boréales et subarctiques comprises entre 35 et 70 °N . Le transport d'organismes pour l'aquaculture et les eaux de ballast pourraient expliquer ces introductions transocéaniques. La dispersion secondaire de l'espèce le long des côtes pourrait être assurée par la navigation commerciale et de plaisance, la dérive sur des macroalgues et des débris flottants et, à plus petite échelle spatiale, par la nage et la reptation. Dans ses eaux d'adoption de l'hémisphère nord, *C. mutica* est principalement ou uniquement retrouvée sur des structures artificielles comme des filets, des cordages et des bouées utilisés en aquaculture. Une bonne tolérance environnementale, une croissance rapide et un taux de reproduction élevé, conjugués à une alimentation flexible, un caractère agressif et un fort commensalisme avec les activités humaines semblent faire de *C. mutica* un bon envahisseur. *Caprella mutica* aurait un impact négatif sur certaines activités aquacoles mais son effet sur les écosystèmes naturels demeure inconnu.

1.0 INTRODUCTION

La caprelle *Caprella mutica* est un crustacé amphipode qui a été décrit pour la première fois par Schurin (1935) à partir de spécimens capturés sur les côtes sibériennes de la mer du Japon. Cette espèce a depuis été introduite dans les eaux bordant les côtes de l'Amérique du Nord, d'abord du côté du Pacifique (Carlton, 1979; Cohen et Carlton, 1995), puis plus tard du côté de l'Atlantique (Locke *et al.*, 2007). On la retrouve également dans le nord-est de l'océan Atlantique en marge du continent européen (rapportée sous le nom de *C. macho* par Platvoet *et al.*, 1995; voir Cook *et al.* 2007a) et, depuis quelques années, en Nouvelle-Zélande (Inglis *et al.*, 2006). Les modes d'introduction transocéaniques ne peuvent être identifiés précisément mais le transport d'organismes pour l'aquaculture et les eaux de ballast demeurent jusqu'à ce jour les hypothèses les plus plausibles (Cohen et Carlton, 1995).

Les sites d'introduction de *C. mutica* se retrouvent principalement aux latitudes tempérées comprises entre 35 et 70 °N (Ashton, 2006; Ashton *et al.*, 2007a; Cook *et al.* 2007a). Cette espèce est susceptible de « s'établir » partout, sauf au niveau de l'équateur et des pôles. Au Canada, *C. mutica* a été signalée pour la première fois à l'île du Prince-Édouard en 1998 (Locke *et al.*, 2007), dans la baie des Chaleurs au Québec en 2003 (B. Sainte-Marie, obs. pers.) et tout récemment sur les côtes de la Colombie-Britannique (Frey *et al.*, 2009). Bien que *C. mutica* ait été introduite dans de nombreux pays de l'hémisphère nord, son impact sur les écosystèmes marins colonisés demeure pratiquement inconnu.

Une préoccupation importante face à l'introduction d'une espèce exotique dans un écosystème est son effet potentiel sur la structure de la chaîne alimentaire et sur les niveaux trophiques supérieurs (Grosholz, 2002). Par exemple, *C. mutica* pourrait entraîner une diminution de la richesse et de l'abondance des espèces d'invertébrés indigènes sur les structures artificielles, qu'elle semble coloniser avec prédilection, et les remplacer dans l'alimentation de prédateurs indigènes (Page *et al.*, 2007). De plus, les mytiliculteurs de l'Écosse et du Québec (baie de Cascapédia) ont rapporté une diminution du captage et de la croissance du naissain de moules *Mytilus* spp. depuis l'apparition de *C. mutica* sur leurs installations (Ashton, 2006; B. Sainte-Marie et C. Turcotte, obs. pers.).

Compte tenu des observations répétées et de l'apparente extension d'aire de *C. mutica* au Canada, cette espèce a été ciblée pour une évaluation du risque qu'elle pose aux écosystèmes marins canadiens. Pour préparer le terrain à cette évaluation, nous avons effectué une revue de la littérature sur *C. mutica* afin de mieux comprendre son écologie, sa dynamique de population, ses modes de propagation et son impact effectif ou potentiel sur les écosystèmes marins canadiens.

2.0 NOM ET CLASSIFICATION

La classification de *C. mutica* d'après le Système d'information taxonomique intégré (SITI, 2009) est comme suit :

Règne :	<i>Animalia</i>
Embranchement :	<i>Arthropoda</i>
Sous-embr. :	<i>Crustacea</i> , Brünnich 1772
Classe :	<i>Malacostraca</i> , Latreille 1802
Sous-Classe :	<i>Eumalacostraca</i> , Grobben 1892
Super-ordre :	<i>Peracarida</i> , Calman 1904
Ordre :	<i>Amphipoda</i> , Latreille 1816
Sous-ordre :	<i>Caprellidea</i> , Leach 1814
Famille :	<i>Caprellidae</i> , Leach 1814
Genre :	<i>Caprella</i> , Lamarck 1801
Espèce :	<i>Caprella mutica</i> , Schurin 1935

Nom commun français : nous n'avons trouvé aucun nom commun français, mais proposons l'appellation caprelle japonaise, une traduction du nom commun anglais.

Nom commun anglais : Japanese skeleton shrimp.

3.0 DESCRIPTION

3.1 Taxonomie des caprellidés et du genre *Caprella*

Les caprelles sont des crustacés filiformes d'apparence squelettique, d'où le nom anglais générique de « skeleton shrimp ». Les caprelles vivent cramponnées à divers substrats à l'aide de leurs pattes (péréiopodes) arrière modifiées en crochets (Figure 1).

La taxonomie des caprellidés est des plus complexes, notamment en raison de la ressemblance des espèces et des changements ontogéniques de forme et de configuration du corps associés au développement et à la maturation (voir plus bas). McCain (1968) a divisé les caprelles en deux grands groupes selon la présence ou l'absence d'un processus molaire sur la mandibule. La famille Caprellidae appartient au premier groupe (avec processus molaire), tout comme les familles Caprogammaridae et Aeginellidae. La détermination du genre passe par cinq critères révisés par Arimoto (1976) :

- 1) nombre de segments du flagelle de l'antenne II (deuxième paire d'antennes, voir Figure 1),
- 2) emplacement et nombre de segments des péréiopodes (pattes présentes sur le thorax, appelé péréion, Figure 1). Note : les gnathopodes I et II (Figure 1) sont en fait des péréiopodes modifiés en pattes ravisseuses,
- 3) nombre de branchies (Figure 1),
- 4) présence ou absence d'un palpe mandibulaire et son nombre de segments,

- 5) emplacement et nombre de segments des appendices abdominaux. Note : l'abdomen ou pléon est généralement très atrophié ou vestigial chez les caprelles.

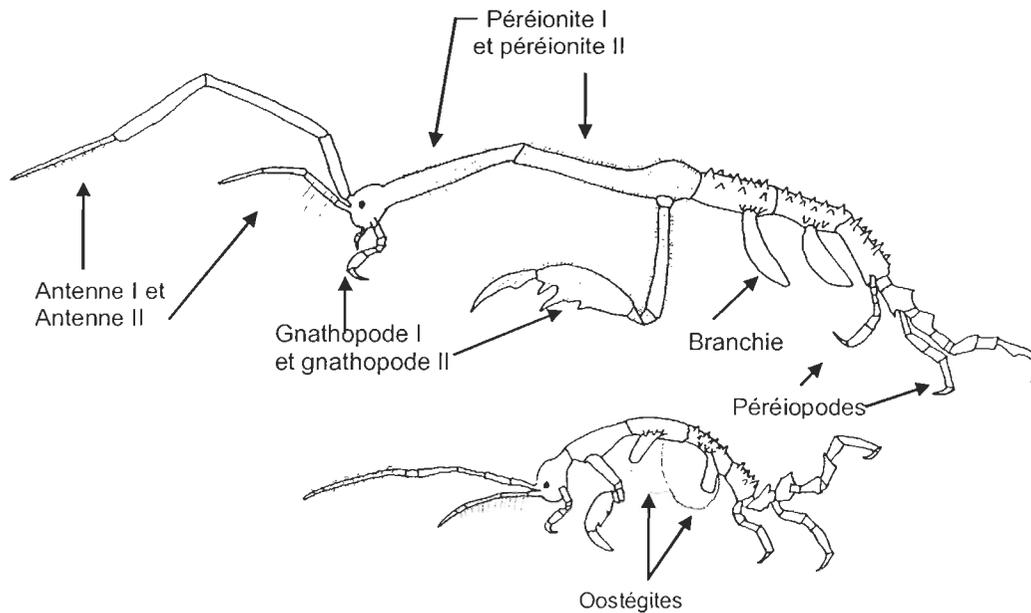


Figure 1. *Caprella mutica* mâle (haut) et femelle (bas). Tiré de Ashelby (2005) avec la permission de l'auteur.

Le genre *Caprella* est par la suite divisé en trois sous-genres selon la forme de la tête. Le sous-genre auquel appartient *C. mutica* est *Caprella sensu stricto*, dont les espèces présentent une tête sphérique ou ovale dépourvue d'épines ou tubercules (Arimoto, 1976). L'identification à l'espèce passe elle aussi par de nombreux critères dont les principaux sont la longueur relative des péréionites (segments corporels formant le thorax, ou péréion), la présence et la distribution d'épines ou tubercules sur les péréionites, la longueur de

l'antenne I, la présence de soies natatoires sur l'antenne II (appelée aussi antennule) et la présence et la taille des épines sur le bord palmaire du gnathopode II (Laubitz, 1972; Arimoto, 1976). La forme du deuxième gnathopode et la distribution des épines et tubercules sont particulièrement importantes pour l'identification des caprelles, mais peuvent aussi être très variables entre les sexes d'une même espèce, tout comme entre les mâles d'une même espèce selon leur taille, leur degré de maturation ou leur localité d'origine (Laubitz, 1972; Arimoto, 1976; Riedlecker *et al.*, 2009). Ces facteurs font en sorte que l'identification des caprelles, et surtout des jeunes spécimens, s'avère difficile.

L'espèce *C. mutica* a été décrite pour la première fois par Schurin (1935) à partir de spécimens juvéniles récoltés sur la côte sibérienne de la mer du Japon. Le mâle de *C. mutica* possède un exosquelette avec de nombreux tubercules ou épines sur les péréionites III à VII, la tête et les péréionites I et II étant dépourvus de protubérances (Figure 1). La femelle est également pourvue de tubercules ou épines sur les péréionites III à VII mais elle peut aussi avoir de petites projections ou aspérités sur la tête et les péréionites I et II (Takeuchi, 1995; Figure 2). Tel que rapporté plus haut, les caprelles subissent d'importants changements de forme au cours de leur développement et il n'est donc pas rare que les jeunes et les adultes d'une même espèce soient attribués à deux espèces différentes (Arimoto, 1976). La publication de Platvoet *et al.* (1995) représente un bon exemple : ces auteurs pensaient avoir découvert une nouvelle espèce de caprelle, qu'ils ont nommée *Caprella macho*, mais en fait ils étaient en présence d'un mâle adulte de *C. mutica* doté d'une pilosité très dense ; caractère ultime de maturité présent seulement chez les très

grands mâles. L'identité commune des spécimens de *C. mutica* et de *C. macho* et la synonymie des deux noms a depuis été reconnue (Krapp-Schickel et Takeuchi, 2005). À notre avis, les figures de *C. mutica* présentées par Takeuchi (1995), Platvoet *et al.* (1995), Hosono et Munehara (2001) et Vassilenko (2006) sont parmi les meilleures représentations de la forme adulte de l'espèce, quoiqu'elles diffèrent notablement dans l'ampleur de l'épine médiane sur le bord palmaire du gnathopode II du mâle et dans la présence ou l'absence de protubérances sur les péréionites I et II de la femelle. Ces deux traits sont d'ailleurs très variables.

3.2 Changements de forme liés à la maturation sexuelle chez *C. mutica*

Chez les caprelles en général, les sexes sont difficilement ou pas du tout différenciables par examen externe lors de la phase juvénile, mais les différences entre les sexes s'accroissent avec la croissance. Deux critères externes principaux sont utilisés pour déterminer le sexe des individus de *C. mutica*. Le premier critère est la position et l'angle d'insertion du deuxième gnathopode sur le deuxième segment du péréion (Figure 1). Chez le mâle, le deuxième gnathopode est inséré dans la partie postérieure du deuxième péréionite et il forme, à son point d'insertion, un angle d'environ 90 degrés par rapport à l'axe long du péréionite. Chez la femelle, le deuxième gnathopode est inséré dans la partie antérieure du deuxième péréionite avec lequel il forme plutôt un angle d'environ 45 degrés. Le deuxième critère pour déterminer le sexe est la présence chez les femelles d'oostégites sur le troisième et quatrième péréionite ou leur absence chez les mâles. Les oostégites pleinement développés forment une poche dans laquelle les œufs sont pondus et incubés et

où la progéniture de la femelle est protégée après l'éclosion. La détermination du sexe est d'autant plus difficile que la caprelle est petite, car les oostégites apparaissent d'abord comme de minuscules bourgeons très difficilement détectables et la différence entre les sexes dans le point et l'angle d'insertion du gnathopode II est peu perceptible.

Chez les femelles, la maturité sexuelle est facilement révélée par la présence d'oostégites pleinement développés (Figure 2) et d'œufs ou de juvéniles dans la poche incubatrice formée par les oostégites. Les oostégites des femelles vivantes de *C. mutica* sont marquées de taches circulaires rouges très évidentes, mais un séjour prolongé dans le formol ou l'éthanol les fait disparaître.

Chez les mâles, le processus graduel de maturation sexuelle se reflète dans le changement de plusieurs caractères sexuels secondaires : l'allongement du premier et du deuxième péréionite, l'apparition, suivie de l'accentuation, des encoches et des épines sur le bord palmaire du deuxième gnathopode et un agrandissement démesuré du deuxième gnathopode. Il est également possible d'observer le développement d'une pilosité importante sur les gnathopodes ainsi que sur le premier et le deuxième péréionite (Platvoet *et al.*, 1995). Cependant, dans la baie de Cascapédia (est du Québec), la pilosité est assez rarement observée, seulement chez les plus grands mâles, et surtout dans les échantillons récoltés à l'automne (C. Turcotte, obs. pers.). Les mâles ne peuvent, dans l'état actuel de nos connaissances, être séparés en catégories immature et mature sur la base de critères morphologiques ou morphométriques externes.

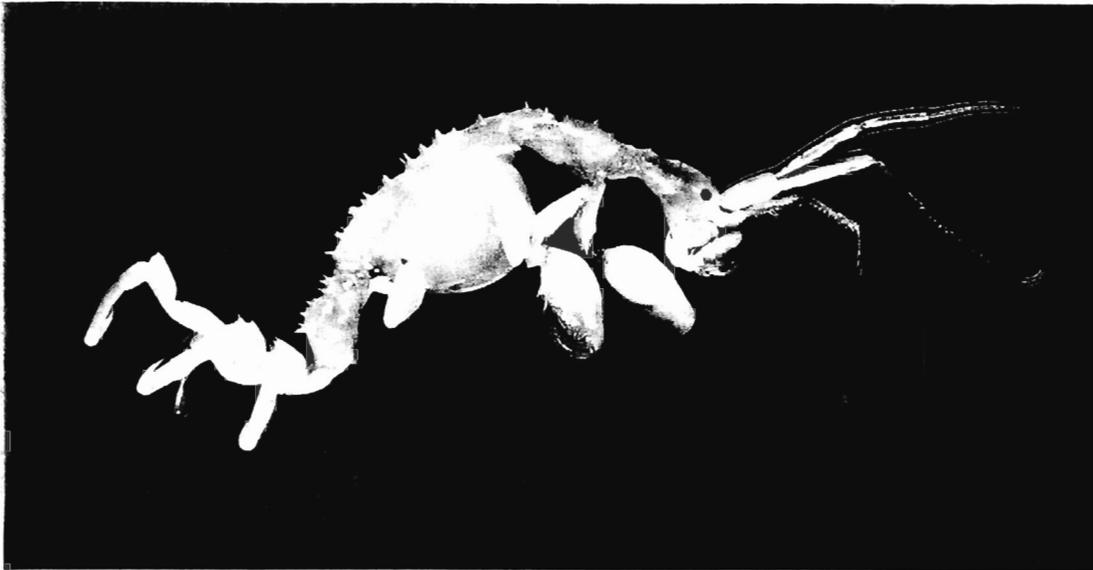


Figure 2. Photo représentant une femelle mature de *Caprella mutica* d'environ 9 mm de longueur totale à l'exclusion des antennes. La poche marsupiale sous la femelle est formée par les oostégites (auteur : Thierry Gosselin).

Au terme du développement et de la maturation sexuelle, les deux sexes de *C. mutica* sont caractérisés par un dimorphisme de forme et de taille très marqués. Les mâles sont élancés et jusqu'à trois fois plus longs que les femelles.

3.3. Les espèces semblables à *C. mutica*

Le Canada compte plusieurs espèces de caprelles. Il y aurait au moins 23 espèces indigènes dont 16 du genre *Caprella* dans les eaux côtières canadiennes de l'océan Pacifique, contre 25 espèces dont 15 du genre *Caprella* le long des côtes canadiennes des

océans Atlantique et Arctique (Laubitz, 1970, 1972). Une seule espèce indigène est commune aux trois océans et il s'agit de *C. equilibra*.

Quelques espèces du genre *Caprella* présentes en Amérique du Nord peuvent être confondues avec *C. mutica*. Du côté Pacifique, *C. laeviuscula* est l'espèce la plus répandue (Laubitz, 1970) et elle possède une morphologie générale se rapprochant de celle de *C. mutica*. *Caprella laeviuscula* se distingue principalement de *C. mutica* par l'absence d'épines et de tubercules sur le corps et la taille énorme (chez le mâle adulte) de l'épine médiane sur le gnathopode II. *Caprella acanthogaster* est une espèce indigène des côtes asiatiques du Pacifique, que l'on retrouverait maintenant aussi sur la côte ouest américaine (Hines et Ruiz, 2000), et qui ressemble encore plus à *C. mutica* (Buschbaum et Gutow, 2005). Il semble que les deux espèces soient fréquemment confondues, même par des taxonomistes, en partie parce que les représentations graphiques originales de Schurin (1935) sont mauvaises (à cet effet, voir les remarques dans : Marelli, 1981; Vassilenko, 2006). Lorsqu'elle fut découverte en Californie par Martin (1977), *C. mutica* a d'abord été identifiée comme une sous-espèce de *C. acanthogaster*, *C. a. humboldtiensis* (voir l'analyse de Marelli, 1981). Cependant, des différences dans la forme du bord palmaire du gnathopode II, dans la localisation, la disposition et la densité des tubercules ou épines sur le péréion permettent de séparer les spécimens adultes de *C. mutica* et *C. acanthogaster* (Arimoto, 1976; Marelli, 1981; Vassilenko, 2006). De plus, les mâles de *C. acanthogaster* peuvent avoir une petite protubérance sur la tête et n'ont généralement aucune pilosité sur l'avant-corps (Arimoto, 1976; Marelli, 1981; Platvoet *et al.*, 1995).

Sur la côte Atlantique de l'Amérique du Nord, *C. linearis* (voir Laubitz, 1972) est probablement l'espèce qui s'approche le plus en apparence de *C. mutica*. Les deux espèces partagent plusieurs caractéristiques générales dont des encoches et des épines assez semblables sur le bord palmaire du gnathopode II chez les mâles. Cependant, l'épine médiane sur le gnathopode II des mâles est plus petite chez *C. linearis* que chez *C. mutica* et les péréionites III et IV des mâles et des femelles de *C. linearis* sont généralement dépourvus de tubercules et d'épines, ou la densité et la taille de ces structures sont nettement moindres. De plus, la taille maximale des mâles de *C. linearis* serait d'environ 22 mm de longueur totale (Laubitz, 1972), ce qui est de beaucoup inférieur à *C. mutica* dont les mâles matures peuvent approcher ou dépasser 50 mm de longueur totale (Takeuchi, 1995; Ashton, 2006). Il est à noter que la longueur totale des caprelles est mesurée de l'extrémité antérieure de la tête jusqu'à l'extrémité postérieure de l'abdomen.

4.0 RÉPARTITION ET DISPERSION

4.1 Aire de répartition indigène et tolérances physiologiques

Caprella mutica est naturellement distribuée dans les eaux côtières des régions sous-boréales du nord-est du continent asiatique (Arimoto, 1976; Fedotov, 1992; Vassilenko, 2006). Dans son milieu d'origine, les températures annuelles enregistrées entre 1996 et 1998 variaient entre $-1,8\text{ °C}$ l'hiver et 25 °C l'été ($15\text{--}25\text{ °C}$ pour juillet–août) et la salinité variait de 11 à 35 à l'intérieur de l'année (Schevchenko *et al.*, 2004). La survie de *C. mutica* à des températures aussi basses que $-1,8\text{ °C}$ est également confirmée par la

persistance de l'espèce dans la baie des Chaleurs (Gaspésie, Québec) au cours de l'hiver, alors que la baie est couverte par les glaces et que l'eau y est tout aussi ou même plus froide (B. Sainte-Marie, obs. pers.)

La température et la salinité sont les principaux facteurs limitant la distribution spatiale des caprelles (McCain, 1968; Laubitz, 1970). *Caprella mutica* ne fait pas exception, tel que démontré par une série d'expériences effectuées par Ashton *et al.* (2007b) établissant la température et la salinité létales ou invalidantes pour les adultes de *C. mutica* récoltés sur les structures d'élevage piscicole à Dunstaffnage en Écosse. Les résultats obtenus indiquent une forte augmentation de la mortalité après une exposition de 48 h à des températures supérieures à 26 °C, avec 100 % de mortalité à 30 °C. Les caprelles étaient dans un état léthargique à 2 °C, ce qui laisse à penser que la croissance, la reproduction et l'évitement des prédateurs étaient compromis. Une exposition de 48 h à une eau à salinité de 18 induisait un état léthargique alors qu'à une salinité inférieure à 15 toutes les caprelles mouraient. La tolérance de *C. mutica* à une gamme étendue de températures et de salinités en fait une candidate idéale pour l'introduction et la survie aux latitudes tempérées à subarctiques, où seuls les milieux saumâtres (par exemple, les têtes d'estuaires) lui seraient inhospitaliers (Ashton, 2006; Ashton *et al.*, 2007b).

D'autres facteurs, abiotiques et biotiques, peuvent être déterminants pour la répartition et la survie des espèces du genre *Caprella*. Ce sont : le degré d'exposition aux vagues (Takeuchi *et al.*, 1987; Guerra-Garcia, 2001; Vassilenko, 2006), les propriétés du

substrat (Caine, 1978), la compétition interspécifique (Caine, 1980) et la prédation (Guerra-Garcia, 2001). L'importance de ces facteurs pour *C. mutica* devrait faire l'objet d'études spécifiques.

4.2 Aire de répartition exotique

Au cours des quatre dernières décennies, *C. mutica* a été trouvée sur trois continents (Tableau 1; Figure 3) en sus de son continent d'origine. La liste fournie dans le Tableau 1 n'est pas exhaustive; nous visons seulement à baliser quelques événements saillants dans l'introduction et l'expansion d'aire de *C. mutica* et à signaler l'étendue de sa distribution connue au Canada. Des chronologies plus détaillées jusqu'en 2006 peuvent être trouvées ailleurs (Ashton, 2006; Ashton *et al.*, 2007a; Cook *et al.*, 2007a).

À partir de son aire de distribution d'origine, *C. mutica* semble d'abord avoir colonisé la côte ouest du continent nord-américain, puisqu'elle a été découverte dans les années 1970 en Californie et dans Puget Sound, dans le nord de l'état de Washington près de la frontière avec le Canada (Carlton, 1979; Marelli, 1981). L'espèce a ensuite été trouvée en Europe, d'abord aux Pays-Bas en 1994 (rapportée sous le nom de *C. macho* par Platvoet *et al.*, 1995), puis sur la côte ouest de l'Écosse en association avec des opérations d'aquaculture en 2000 (Willis *et al.*, 2004). Entretemps, *C. mutica* avait commencé à s'étendre sur la côte ouest du Canada (Frey *et al.*, 2009) et sur la côte est de l'Amérique du Nord, où on signalait sa présence à l'Île du Prince-Édouard dès 1998 (Locke *et al.*, 2007). *Caprella mutica* semble s'être propagée grandement sur les côtes ouest et est de

l'Amérique du Nord autour des années 2000–2003, sa présence étant signalée en Alaska (Ashton *et al.*, 2008a), au Québec, au Maine, au Massachusetts, au Rhode Island et au Connecticut (Pederson *et al.*, 2003; Tableau 1). Une seule introduction dans l'hémisphère sud a été rapportée jusqu'à présent, pour la Nouvelle-Zélande en 2002 (Inglis *et al.*, 2006). Cette introduction récente laisse à penser que *C. mutica* pourrait maintenant s'étendre aux mêmes latitudes en Amérique du Sud et possiblement dans le sud de l'Afrique, là où l'eau n'est pas trop chaude.

L'historique de l'introduction et de l'extension de *C. mutica* au Canada est bref et assez peu documenté (Tableau 1). Sur la côte est du Canada, *C. mutica* fut observée pour la première fois en 1998 à l'Île du Prince-Édouard (Locke *et al.*, 2007). Elle s'est étendue de 1998 à 2003 du côté est de l'Île du Prince-Édouard, dans un réseau d'estuaires et de petites baies dans lesquels l'aquaculture de moules est pratiquée (Locke *et al.*, 2007), mais ne semble pas avoir colonisé les côtes plus exposées du côté nord de l'île. L'espèce a été retrouvée au Québec d'abord en 2003 dans la baie de Cascapédia au voisinage de Carleton en Gaspésie (B. Sainte-Marie, obs. pers.) et l'année suivante aux Îles-de-la-Madeleine (F. Bourque, MAPAQ, Cap-aux-Meules, comm. pers.). Les populations de *C. mutica* au Québec sont bien établies et survivent aux rigueurs de l'hiver. En 2005, *C. mutica* a été retrouvée sur des bouées de navigation au large de Caribou au Nouveau-Brunswick (P. Archambault, Institut des sciences de la mer, Rimouski, comm. pers.). En 2008, au Québec, l'espèce a été observée pour la première fois à Pasbébiac, Newport et Chandler et un spécimen unique a été retrouvé dans la baie de Gaspé (N. Simard, MPO, Mont-Joli, comm.

pers.). Sur la côte ouest du Canada, des spécimens de musée ont permis d'établir que *C. mutica* était présente à l'Île de Vancouver dès 1995 (Frey *et al.*, 2009). On ne peut cependant écarter la possibilité que l'espèce y soit apparue bien avant, puisqu'elle était présente dans Puget Sound, juste au sud de la frontière canadienne, dès les années 1970 (Carlton, 1979). Frey *et al.* (2009) ont documenté la présence de *C. mutica* tout le long de la côte de la Colombie-Britannique, à partir de l'état du Washington au sud jusqu'à l'état d'Alaska au nord, y compris aux Îles de la Reine-Charlotte.

L'établissement et l'expansion en quelques décennies de *C. mutica* autour de l'hémisphère nord témoigne sans aucun doute d'introductions répétées et de capacités d'adaptation et de taux de survie élevés (voir plus bas). Les différentes régions des continents de l'hémisphère nord où *C. mutica* a été introduite et s'est établie pourraient être des sites donneurs-receveurs compatibles, par leurs caractéristiques abiotiques et biotiques, pour d'autres espèces marines envahissantes (Ashton, 2006).

Tableau 1. Années et localités dans le monde où l'on a retrouvé *C. mutica* pour la première fois.

Année	Pays	Localité	Source
1935	Russie	Baie de Pierre le Grand, Mer du Japon (indigène)	Schurin, 1935 Première description
1973	États-Unis	Californie	Cohen et Carlton, 1995
1983	États-Unis	Orégon	Cohen et Carlton, 1995
1994	Pays-Bas	Burghsluis	Platvoet <i>et al.</i> , 1995
1995	Canada	Île de Vancouver	Frey <i>et al.</i> , 2009
1998	Canada	Brudenell, Île du Prince Édouard	Locke <i>et al.</i> , 2007
2000	Écosse	Lynne of Lorne	Willis <i>et al.</i> , 2004
2000	Allemagne	Îles Sylt et Helgoland, Mer du Nord	Buschbaum et Gutow, 2005
2000–03	États-Unis	Du sud-est de l'Alaska aux Îles Aléoutiennes	Ashton <i>et al.</i> , 2008a
2002	Nouvelle-Zélande	Timaru	Inglis <i>et al.</i> , 2006
2003	Irlande	Baie de Bertraghbouy	Tierney <i>et al.</i> , 2004
2003	États-Unis	Du Connecticut au Maine	Pederson <i>et al.</i> , 2003
2003	Canada	Baie de Passamaquoddy, frontière Nouveau Brunswick – Maine	S. Robinson, cité par Ashton <i>et al.</i> , 2007a
2003	Canada	Baie de Cascapédia, Québec	B. Sainte-Marie, obs. pers.
2004	Canada	Îles de la Madeleine, Québec	F. Bourque, MAPAQ, Cap-aux-Meules, comm. pers.
2005	Canada	Détroit de Northumberland, Caribou, Nouveau-Brunswick	P. Archambault, Institut sciences de la mer, Rimouski, comm. pers.

4.3 Voies d'introduction et modes de dispersion à grande et petite échelles

Les mécanismes de propagation transocéaniques (échelle spatiale de milliers de kilomètres) de *C. mutica* demeurent incertains, mais on soupçonne des transferts d'huîtres japonaises (*Crassostrea gigas*) et le transport par des eaux de ballast ou, dans une moindre mesure, sur la coque des navires (Cohen et Carlton, 1995; Ashton *et al.*, 2007a; Cook *et al.*, 2007a). La survie de caprelles dans des eaux de ballast a été démontrée (Carlton, 1985; voir aussi Cook *et al.*, 2007b). Toutes les introductions de *C. mutica* documentées ont eu lieu dans des zones d'activité humaine : marinas, ports ou sites d'aquaculture (Ashton, 2006; Ashton *et al.*, 2007a). Ces derniers auteurs affirment que 59 % des introductions ont été détectées dans un rayon de 10 km d'un port international, ce qui renforce l'hypothèse de l'introduction via le transport maritime.

Sans exclure les autres possibilités, l'hypothèse du transfert d'huîtres japonaises, par voie de navigation marine ou aérienne, nous semble particulièrement crédible pour expliquer l'introduction de *C. mutica* sur la côte ouest américaine. Dans son milieu naturel, on retrouve *C. mutica* en association avec l'algue brune *Sargassum muticum* (Sano *et al.*, 2003). Cette algue peut se fixer sur la coquille des huîtres *C. gigas* et a également été utilisée pour l'emballage du naissain d'huîtres lors des exportations (Druehl, 1973; Critchley *et al.*, 1983; Rueness, 1989). *Sargassum muticum* a colonisé quelque 4000 kilomètres de la côte Pacifique de l'Amérique du Nord en l'espace de 30 ans (Setzer et Link, 1971; Critchley, 1983).

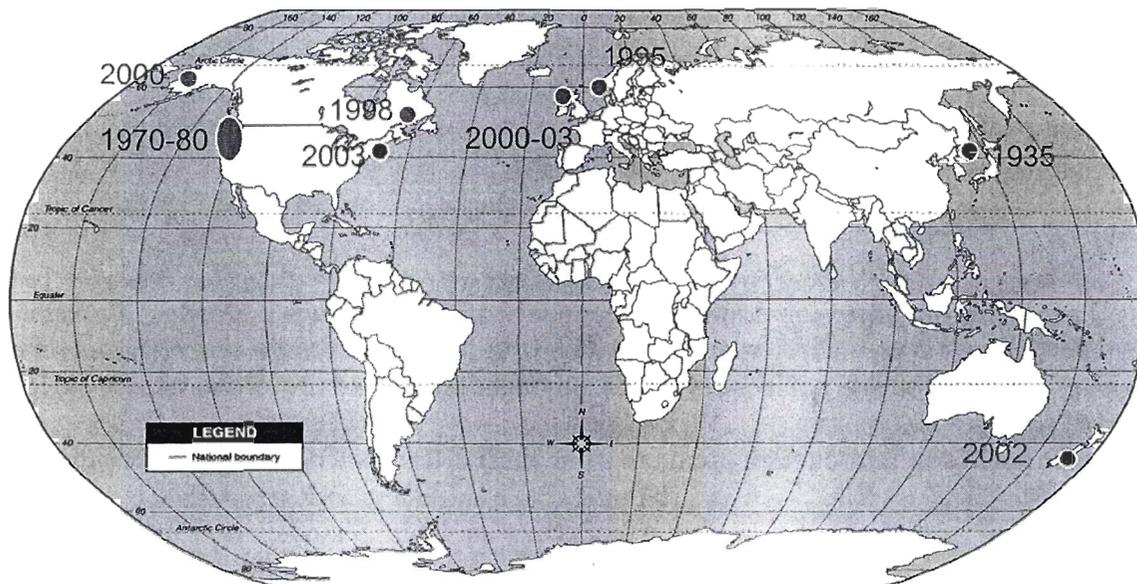


Figure 3. Carte présentant la localité d'origine de *Caprella mutica*, où l'espèce a été décrite pour la première fois en 1935, et les années et les lieux des premières introductions de *Caprella mutica* sur d'autres continents des hémisphères nord et sud.

En Europe, depuis la première découverte de *S. muticum* en Angleterre en 1973, cette algue a été retrouvée en Méditerranée et en Mer du Nord, sur les côtes du Portugal, de l'Espagne, de la France, de l'Allemagne, du Danemark, de la Suède, de la Norvège, de la Belgique et des Pays-Bas (Critchley *et al.*, 1983; Rueness, 1989). Il est possible que *C. mutica* fut introduite sur la côte ouest de l'Amérique du Nord et en Europe au même moment que *S. muticum*, mais que la détection de la caprelle ait tardé étant donné la difficulté de l'identifier. Cependant, Cook *et al.* (2007a) sont d'avis que c'est la navigation

commerciale (eaux de ballast ou coques) qui est responsable de l'introduction de *C. mutica* en Europe. Il est à noter que *S. muticum* n'a pas encore été retrouvée sur la côte est de l'Amérique du Nord, ce qui semble suggérer que là aussi la navigation commerciale est le vecteur d'introduction de *C. mutica* le plus plausible.

Les modes de dispersion à moyenne échelle spatiale (quelques kilomètres à plusieurs centaines de kilomètres), qui permettent la propagation secondaire d'une espèce le long d'une côte après son introduction première, sont aussi difficiles à déterminer. Cependant, la présence de *C. mutica* sur des bouées temporaires au large des côtes de l'est du Canada suggère que ces modes secondaires de dispersion sont efficaces (C. McKindsey, MPO, Mont-Joli, comm. pers.). Ces modes secondaires incluent bien sûr les modes de transport transocéaniques cités plus haut : transferts d'organismes pour l'aquaculture, eaux de ballast et coques de navires. La coque des navires commerciaux ou de plaisance, si les caprelles s'y accrochent directement ou à d'autres organismes déjà fixés, constitue un vecteur anthropique potentiellement important pour le transport local et la propagation secondaire de *C. mutica* (Ashton *et al.*, 2006; Lewis *et al.*, 2006; Vassilenko, 2006; Frey *et al.*, 2009). La fixation aux navires pourrait permettre à *C. mutica* de se déplacer dans le sens contraire au courant et donc de coloniser des environnements en amont qui sont autrement inaccessibles par des moyens naturels. Le vecteur humain demeure vraisemblablement le plus important facteur de propagation et de répartition exotique de *C. mutica* (Ashton, 2006; Cook *et al.*, 2007a).

Les caprelles ont aussi des capacités naturelles de déplacement qui peuvent contribuer à leur propagation secondaire. Toutes les espèces de caprelles vivent fixées à un substrat et n'ont pas de phase larvaire planctonique, de sorte qu'elles sembleraient de prime abord peu capables de se disperser. Cependant, Caine (1980) conclut que *C. laeviuscula* peut se disperser naturellement de façon active par reptation ou natation et de façon passive par dérive sur des algues flottantes.

La reptation et la natation ne sont probablement pas des modes efficaces de dispersion naturelle pour les caprelles à moyenne échelle spatiale. La reptation est un mode de déplacement relativement lent qui impose des limites spatiales très courtes et des risques de prédation importants. La capacité de nage des caprelles a été peu étudiée, mais celles-ci n'ont ni la forme effilée ni les appendices natatoires (les pléopodes) bien développés qui caractérisent les puissants nageurs amphipodes appartenant au sous-ordre Gammaridea, qui sont capables de déplacements autonomes sur plusieurs kilomètres (Sainte-Marie et Brunel, 1985; Sainte-Marie, 1986). Caine (1978) indique qu'une nage puissante ou directionnelle sur une distance de plus de 15 cm n'a jamais été observée chez les caprelles. Ashton (2006) rapporte de façon anecdotique que les individus de *C. mutica*, lorsque dérangés au laboratoire, nagent sur une courte distance puis déploient leurs péréiopodes et coulent lentement vers le fond. Nos propres observations au laboratoire et *in situ* montrent que la nage de *C. mutica* est relativement inefficace, s'apparentant plus à une reptation en pleine eau, mais suggèrent aussi que des déplacements obliques descendants sont possibles dans le sens du courant sur des distances de plusieurs mètres à plusieurs dizaines de mètres (ou

peut-être même plus) selon la profondeur et la vitesse du courant, mais pas à contre-courant. Ashton (2006) a montré que des collecteurs disposés à 6 m de profondeur étaient colonisés en l'espace de huit semaines jusqu'à 1 km d'une population établie de *C. mutica*. Le mode de dispersion n'a pas été établi, mais l'auteure n'excluait pas la nage (« free-swimming dispersal »), ce qui nous semble peu probable.

Il est plus vraisemblable que le principal mode de dispersion naturelle des caprelles à moyenne échelle spatiale soit passif et qu'il se fasse par dérive sur des objets flottants d'origine naturelle, comme des macro-algues et des troncs d'arbres, ou des déchets flottants d'origine anthropique (Ashton, 2006; Cook *et al.*, 2007a; Astudillo *et al.*, 2009). Ces vecteurs de transport ont l'avantage d'offrir un habitat structurellement complexe protégeant les caprelles de la dessiccation et de la prédation et leur permettant de poursuivre leurs activités habituelles y compris la reproduction (Highsmith, 1985; Thiel et Gutow, 2005a, 2005b). Sano *et al.* (2003) ont observé des individus de *C. mutica* dans des communautés d'algues à la dérive dans l'habitat naturel de l'espèce au Japon. *Caprella mutica* a de plus été observée sur des colonies de *S. muticum* flottant à la surface près de l'île Helgoland en Allemagne et la dérive de ces algues est considérée comme le mécanisme d'introduction et de propagation de *C. mutica* à cet endroit (Buschbaum et Gutow, 2005). En Écosse, 29,6 % (7/26) des échantillons d'algues à la dérive récupérés dans un rayon de 25 m d'un navire sur un trajet de 40 km contenaient *C. mutica* dans une densité atteignant jusqu'à 71 individus par échantillon (Ashton, 2006). L'hypothèse du transport passif de *C. mutica* par des algues ou des débris à la dérive pourrait expliquer la

propagation rapide de l'espèce sur la côte ouest de l'Amérique du Nord et en Europe (p. ex., Cook *et al.*, 2007a).

Ashton *et al.* (2008b) ont tenté de retracer les différentes routes d'introduction de *C. mutica* en Amérique du Nord et en Europe en utilisant l'ADN mitochondrial. Ils ont ainsi découvert une forte diversité génétique dans le milieu naturel d'origine (mer du Japon) comparée à celle observée dans les milieux d'adoption. Ils ont de plus découvert que les introductions en Amérique du Nord avaient eu lieu par une voie différente du côté Atlantique que du côté Pacifique. Deux haplotypes dominants différents ont été observés des côtés est et ouest de l'Atlantique, ce qui indiquerait la présence de nombreuses voies de propagation dans cet océan (Ashton *et al.*, 2008b). Les caprelles introduites n'ont pu être associées à une population source de la mer du Japon et, selon les auteurs, un meilleur échantillonnage intra- et inter-populations dans l'aire d'origine serait nécessaire, vu l'importante diversité génétique de l'espèce.

5.0 ÉCOLOGIE

5.1 Habitat

On connaît peu l'écologie de *C. mutica*. De façon générale, les caprelles sont associées aux habitats littoraux et infralittoraux, bien que certaines espèces aient une distribution bathymétrique étendue ou soient exclusivement bathyales (p. ex., Laubitz, 1970). Les caprelles sont particulièrement bien représentées au sein des communautés

épibenthiques de salissures marines (Thiel *et al.*, 2003), colonisant des structures filamenteuses ou arborescentes comme les algues, les hydrozoaires et les bryozoaires (p. ex., McCain, 1968; Caine, 1998). En mer du Japon, *C. mutica* est présente naturellement dans l'infralittoral (0,7–13 m de profondeur) dans des halliers de zostères marines ou d'algues (Fedotov, 1992) et sur les macroalgues dérivantes (Sano *et al.*, 2003). L'hydrodynamisme joue un rôle important dans le succès d'établissement de cette espèce que l'on retrouve surtout dans des baies protégées des vagues dans la mer du Japon (Vassilenko, 2006).

Dans ses eaux d'adoption de l'hémisphère nord, *C. mutica* est principalement ou uniquement retrouvée sur des structures artificielles comme des filets, cordages et cages utilisés en aquaculture, des pontons de marinas et de ports, des plateformes de forage pétrolier et des bouées de navigation (Willis *et al.*, 2004; Buschbaum et Gutow, 2005; Page *et al.*, 2006; Ashton *et al.*, 2007a; Cook *et al.*, 2007a; Frey *et al.*, 2009). *Caprella mutica* représentait plus de 50 % des amphipodes présents sur des plateformes pétrolières au large de la Californie tandis qu'elle était pratiquement absente sur des récifs naturels avoisinants (Page *et al.*, 2007). En Europe, il semblerait que *C. mutica* ait été observée en abondance seulement sur des structures artificielles et en association avec d'autres espèces envahissantes (Willis *et al.*, 2004; Buschbaum et Gutow, 2005; Ashton, 2006; Cook *et al.*, 2007a). De même, dans l'est du Canada, *C. mutica* n'a été trouvée jusqu'à présent qu'en association avec des structures artificielles. Buschbaum et Gutow (2005) avancent l'hypothèse que cette association étroite avec des substrats artificiels pourrait s'expliquer

par le fait que ces substrats constituent un habitat transitoire où *C. mutica* s'acclimaterait quelques années avant de se propager dans les habitats naturels de son nouvel environnement.

5.2 Alimentation des caprelles

La morphologie des caprelles pourrait renseigner sur leur alimentation. D'après certains auteurs, les trois caractères qui seraient déterminants ou révélateurs du régime alimentaire prédominant d'une espèce sont : la présence ou non d'un processus molaire sur la mandibule, d'un palpe mandibulaire et de soies natatoires sur l'antenne II (McCain, 1968; Caine, 1974, 1977). Cependant, Guerra-García et De Figueroa (2009) n'ont pas trouvé une bonne adéquation entre la présence de ces caractères morphologiques et l'alimentation de 26 espèces de *Caprella* déterminée par analyse des contenus stomacaux. La position de la caprelle par rapport au substrat, soit accolée ou dressée (Takeuchi et Hirano, 1995), et la portée maximale de ses antennes au-dessus du substrat, qui est fonction de la taille de la caprelle et de la longueur relative de ses antennes (Caine, 1977), seraient aussi des facteurs importants dans l'alimentation.

Les caprelles du genre *Caprella* peuvent avoir une alimentation diversifiée et sont considérées comme des consommateurs opportunistes (p. ex., Saunders, 1966; Keith, 1969) ou principalement détritivores (Guerra-García et De Figueroa, 2009). Saunders (1966) a montré que les espèces du genre *Caprella* de la côte ouest américaine consommaient des algues diatomées, des crustacés et des détritits. McCain (1968) puis Caine (1977) ont

reconnu chez les espèces du genre *Caprella* quatre modes alimentaires possibles : brouteur (« browser »), filtreur ou suspensivore (« filter-feeder »), racleur (« scraper ») et détritivore-nécrophage (« scavenger »). Cependant, il semble qu'au moins une espèce de *Caprella* puisse occasionnellement être prédatrice sur des nématodes, des vers polychètes, des copépodes harpacticoïdes, des ostracodes et des amphipodes gammaridiens (McCain, 1968). S'appuyant sur des communications personnelles décrivant une association entre *Caprella* spp. et des tuniciers sur des filières d'élevage de moules à l'Île du Prince-Édouard, Paetzold *et al.* (2008) suggèrent la possibilité d'une prédation sur les larves de tuniciers (note : compte tenu de la localité où cette étude a été réalisée, il est possible que les caprelles dont il est question appartiennent à l'espèce *C. mutica*). De plus, une même espèce de caprelle pourrait adopter différents modes alimentaires selon les circonstances (McCain, 1968; Caine, 1977). Enfin, il est à noter que la fréquente association entre certaines espèces de caprelles et des hydrozoaires a mené à l'hypothèse d'une relation de commensalisme ou de cleptocommensalisme, les caprelles se nourrissant à même les particules ou organismes captés par les hydrozoaires (p. ex., Krapp-Schickel, 1993; Bavestrello *et al.*, 1996; Camillo *et al.*, 2008; mais voir plus bas la possibilité que les hydrozoaires soient aussi prédateurs de caprelles), ou même de mutualisme par lequel les hydrozoaires bénéficient d'une certaine protection offerte par les caprelles contre les nudibranches (Caine, 1998).

Les travaux spécifiques sur l'alimentation de *C. mutica* sont peu nombreux. *Caprella mutica* est caractérisée par la présence d'un processus molaire, l'absence d'un palpe

mandibulaire et la présence de soies natatoires sur la deuxième paire d'antennes, des caractéristiques qui la qualifieraient pour un mode alimentaire filtreur-racleur selon la classification de Caine (1977). De plus, *C. mutica* possède divers atouts d'une espèce filtreuse, soit une grande taille, des antennes relativement longues et l'adoption d'une position dressée au-dessus du substrat (voir Caine, 1977; Takeuchi et Hirano, 1995; B. Sainte-Marie et C. Turcotte, obs. pers.). Une étude morphologique, cinématique et biomécanique a montré que la portée verticale des antennes, la disposition des soies natatoires, ainsi que le comportement et la vitesse de balancement des antennes de *C. mutica* permettaient en théorie la filtration de particules en suspension, quoique plus facilement chez les adultes que chez les juvéniles (Michel *et al.*, 2007; Nauwelaerts *et al.*, 2007; S. Nauwelaerts, Mary Anne McPhail Equine Performance Center, Lansing, Michigan, comm. pers.). On peut donc supposer l'existence de différences alimentaires entre juvéniles et adultes et, étant donné le fort dimorphisme sexuel de taille qui caractérise *C. mutica*, entre femelles et mâles adultes.

L'étude des contenus stomacaux de *C. mutica* et des expériences de laboratoire suggèrent en fait que l'espèce peut adopter plusieurs modes alimentaires selon les circonstances. Sano *et al.* (2003) ont conclu que *C. mutica* dans son habitat naturel était omnivore et qu'elle s'alimentait principalement d'organismes associés à son substrat d'appartenance, soit des petits crustacés épibenthiques et du périphyton comme les diatomées pennales. Guerra-García et De Figueroa (2009) ont trouvé que 98,4 % de la surface stomacale de 13 spécimens de *C. mutica* était occupée par des débris, contre

seulement 1,6 % par des restes de copépodes provenant surtout ou uniquement de formes harpacticoïdes. L'analyse de contenus stomacaux de spécimens de *C. mutica* échantillonnés sur les filières d'élevage de moules dans la baie des Chaleurs en Gaspésie a révélé seulement des restes de petits crustacés et d'algues diatomées centrales (planctoniques) et pennales (B. Sainte-Marie et C. Turcotte, obs. pers.). Au laboratoire, Cook *et al.* (2007b) n'ont décelé aucune différence significative de survie après 18 jours entre des groupes de *C. mutica* nourris uniquement avec la macroalgue *Fucus vesiculosus*, la diatomée centrale *Cylindrotheca fusiformis* ou la moulée pour saumon, quoique la survie était moindre avec la moulée possiblement en raison de son contenu organique trop élevé ou d'une contamination bactérienne. Une deuxième expérience a montré après 20 jours une survie statistiquement équivalente, de 43 à 57 %, entre des groupes de *C. mutica* nourris avec *F. vesiculosus* ou *C. fusiformis* et un groupe sans nourriture ajoutée. On peut se demander si la nécrophagie cannibale que Cook *et al.* (2007b) ont observée, ou la prédation cannibale, n'ont pas joué un rôle déterminant dans cette longévité en l'absence de nourriture. En effet, des expériences faites au Centre Aquacole Marin de Grande-Rivière (CAMGR) au Québec ont aussi permis d'observer des individus de *C. mutica* se nourrissant de congénères morts, ainsi que le caractère agressif de cette espèce à l'égard de congénères vivants (C. Turcotte, obs. pers.). Par ailleurs, Nakajima et Takeuchi (2008) ont installé dans un aquarium public une population de *C. mutica* qui se maintient et se renouvelle depuis cinq années sur une alimentation composée uniquement de la diatomée *Phaeodactylum tricornutum* et d'artémies (*Artemia salina*) récemment écloses. Il est donc vraisemblable que *C. mutica* soit tout aussi ou même plus flexible que les autres espèces de *Caprella* dans ses habitudes

alimentaires, adoptant selon les conditions un mode filtreur, brouteur, nécrophage-détritivore et peut-être même racleur et prédateur, ce qui lui conférerait une grande adaptabilité.

5.3 Prédateurs naturels

Les prédateurs naturels connus des caprelles sont principalement des poissons (p. ex., Caine, 1989, 1991a; Page *et al.*, 2007; O’Gorman *et al.*, 2008), ainsi que, dans une moindre mesure, des invertébrés comme les crabes (Dubiaski-Silva et Masunari, 2008), les nudibranches (Caine, 1980), les étoiles de mer (Lauerma, 1998) et possiblement des hydrozoaires (Genzano, 2005). Les caprelles peuvent constituer un important maillon trophique entre les algues unicellulaires et certains poissons prédateurs (Caine, 1989; Holbrook et Schmitt, 1992; O’Gorman *et al.*, 2008). D’ailleurs, on a récemment proposé que les caprelles puissent servir à l’alimentation des poissons marins en élevage aquacole (Woods, 2009).

Les poissons sont des prédateurs visuels des caprelles qui sélectionnent leurs proies selon leur comportement (p. ex., mouvement et degré d’exposition) et leur taille (Caine, 1989). Le passage du poisson migrateur *Cymatogaster aggregata* a été corrélé avec une forte diminution des populations de *Caprella laeviuscula* dans la baie Padilla de l’état de Washington, sur la côte ouest américaine (Caine, 1991a). Les caprelles ne constituaient pas les proies préférentielles de *C. aggregata*, mais plutôt une option alimentaire temporaire d’une durée de quelques semaines à un moment critique du cycle de vie du poisson (Caine,

1991a). Par contre, d'autres espèces de poissons ou des sous-populations d'une espèce de poisson, peuvent être des prédateurs spécialistes des caprelles (Holbrook et Schmitt, 1992). Il se peut que les caprelles mâles soient plus vulnérables à la prédation par les poissons, étant donné leur taille plus grande (Ashton, 2006).

6.0 REPRODUCTION ET DYNAMIQUE DES POPULATIONS

6.1 Reproduction

Les populations de *C. mutica* étudiées dans leur milieu naturel en mer du Japon ainsi qu'en Écosse avaient un sex-ratio dominé par les femelles, sauf durant la période de reproduction en été (Fedotov, 1992; Ashton, 2006). Les caprelles sont généralement caractérisées par un fort dimorphisme sexuel de taille et de forme, les mâles étant nettement plus grands, robustes et mieux armés (c.-à-d., avec des deuxième gnathopodes beaucoup plus développés) que les femelles (voir plus haut). Le dimorphisme sexuel, notamment le grossissement du gnathopode II et le développement d'épines sur son bord palmaire, s'expliquerait avant tout par une forte compétition sexuelle et le comportement de garde des mâles à l'égard des femelles (Caine, 1991b; Conlan, 1989, 1991). Le dimorphisme sexuel est très net chez *C. mutica* et des comportements d'agressivité envers d'autres mâles et de garde des femelles ont été observés au laboratoire (C. Turcotte, obs. pers.). Le comportement de garde par les caprelles mâles peut contribuer entre autres à augmenter la

survie des femelles pendant et après la mue de maturation qui précède immédiatement l'accouplement et la ponte (Caine, 1991b; Conlan, 1991).

Chez les caprelles, comme chez tous les autres amphipodes, les œufs sont pondus et incubés dans la poche marsupiale formée par les oostégites sous l'abdomen de la femelle (Figure 2). Le développement embryonnaire et larvaire se fait à l'intérieur de l'œuf et, à l'éclosion, apparaît un juvénile assez semblable, par sa forme générale, à l'adulte. Les caprelles juvéniles demeurent dans la poche marsupiale ou au proche voisinage de leur mère pendant une période qui peut durer de quelques heures à 3–4 semaines après l'éclosion, selon l'espèce (Arimoto, 1976; Aoki et Kikuchi, 1991; Aoki, 1999; voir plus bas). Il n'y a donc pas de phase de dispersion larvaire planctonique, ce qui constitue un avantage dans la mesure où les caprelles juvéniles se retrouvent dans les conditions d'habitat appropriées dès l'éclosion ou après avoir quitté leur mère. Le nombre d'œufs par portée peut varier entre 15 et 363 par femelle chez *C. mutica* et il existe une corrélation positive entre la fécondité et la longueur des femelles (Vassilenko, 1991; Fedotov, 1992; Ashton, 2006; Nakajima et Takeuchi, 2008). *Caprella mutica* ne se démarque pas de cinq autres espèces de *Caprella* par sa fécondité et la taille de ses œufs (Vassilenko, 1991). Il est à noter que Caine (1991b) a postulé l'existence d'œufs nourriciers chez *C. laeviuscula*, qui contribueraient à améliorer la survie des juvéniles après l'éclosion.

Lors d'expériences en laboratoire effectuées par Cook *et al.* (2007b), les femelles de *C. mutica* ont démontré une productivité considérée élevée à des températures de 13–14 °C

en produisant leur première portée à une longueur totale moyenne de 8,5 mm, correspondant au stade (« instar ») VII qui est atteint environ 44 jours après l'éclosion (d'après leur tableau 1), et en libérant une première progéniture environ 53 jours après leur éclosion. Les femelles ont produit en moyenne deux portées avant de mourir, la deuxième portée étant relâchée en moyenne 20 jours après la première. Les juvéniles de *C. mutica* ont émergé de la poche marsupiale à une longueur totale d'environ 1,3 mm (Cook *et al.*, 2007b). La précocité reproductive et l'itéroparité des femelles, qui sont des caractéristiques partagées aussi par d'autres espèces de *Caprella* (p. ex., Takeuchi et Hirano, 1991), permettent une croissance démographique rapide. Il est de plus vraisemblable que les mâles de *C. mutica* puissent se reproduire avant le plein développement des caractères sexuels secondaires, comme c'est le cas chez *C. gorgonia* (Lewbel, 1978) et d'autres amphipodes à fort dimorphisme sexuel (Conlan, 1989, 1991).

Les caractéristiques de la reproduction de *C. mutica* pourraient cependant être différentes en nature et aussi varier selon les conditions environnementales entre les régions et à l'intérieur de celles-ci. Fedotov (1992) a étudié la dynamique et la reproduction de la population de *C. mutica* de la baie de Posyet, dans la mer du Japon. Les femelles écloses au printemps (mai) atteignaient la maturité sexuelle à une longueur totale moyenne de 6 mm en juin–juillet, environ deux mois après leur éclosion, alors que celles écloses en juillet–août n'atteignaient pas la maturité sexuelle avant janvier–février, soit environ six mois après leur éclosion. Les juvéniles quittant leur mère mesuraient 1,8 mm de longueur totale. Enfin, Fedotov (1992) a estimé que l'incubation des œufs durait 30–40 jours à des

températures variant entre 13 et 17 °C et 60 jours à une température variant entre 0 et 2 °C. De façon générale chez les amphipodes, on peut s'attendre à ce que la croissance soit plus lente, la maturité plus tardive et la durée d'incubation plus longue à mesure que croît la latitude ou que décroît la température à l'intérieur de l'aire de distribution d'une espèce (Sainte-Marie, 1991).

Les femelles de plusieurs espèces du genre *Caprella* ont un comportement de soins maternels après l'éclosion des juvéniles (Lim et Alexander, 1986; Thiel, 1997, 2003; Aoki, 1999). Chez les espèces les mieux étudiées de ce point de vue, soit *C. decipiens*, *C. monoceros* et *C. scaura*, les juvéniles demeurent sur ou autour de leur mère jusqu'à 26 jours après l'éclosion (Aoki et Kikuchi, 1991; Aoki, 1997). La période de soins maternels pourrait être obligatoire pour les juvéniles récemment éclos de plusieurs espèces de caprelles, car ils sont faibles et incapables de s'accrocher à la plupart des substrats sauf leur mère. De plus, en cas de danger, la mère peut offrir spontanément une protection ou transporter à l'abri ses rejetons plus vieux qui sont demeurés à proximité (Aoki, 1997). Le développement sans phase larvaire et les soins maternels assureraient une survie très élevée de la progéniture. L'existence de soins maternels n'est pas encore documentée pour *C. mutica*. D'après Aoki (1999), les soins maternels sont peu développés ou inexistantes chez les espèces du genre *Caprella* qui produisent de grands juvéniles (> 1,6 mm de longueur totale à l'éclosion) ou qui sont associées à des structures biogéniques qui offrent une protection aux juvéniles, comme par exemple les hydrozoaires à forme arborescente.

6.2 Dynamique des populations

Dans l'habitat naturel de *C. mutica* en mer du Japon, il y aurait deux générations par année donnant lieu à deux périodes annuelles de reproduction, l'une au printemps, de mars à mai, et l'autre à l'été, de juin à juillet. Les juvéniles apparaissant en mai seraient prêts à se reproduire dès juin ou juillet et ceux apparaissant à la fin de l'été hiverneraient, assurant le renouveau de la population au printemps suivant (Fedotov, 1992). Les observations faites sur *C. mutica* dans la baie de Cascapédia (baie des Chaleurs, Québec) suggèrent aussi l'existence de deux générations de caprelles par année (B. Sainte-Marie et C. Turcotte, données non publiées). Le fait que *C. mutica* ait plus d'une génération par année amplifie son potentiel de croissance démographique. En Écosse, où le climat est plus clément, on a observé des femelles ovigères à l'année longue (K.J. Willis, Scottish Association for Marine Science, Dunstaffnage Marine Laboratory, Oban, UK, comm. pers.).

En mer du Japon et en Écosse, les fluctuations saisonnières d'abondance de *C. mutica* semblent suivre les cycles annuels de production primaire (Fedotov, 1992; Ashton, 2006). Dans les deux cas, la population atteint un pic d'abondance en août–septembre et décline pendant la période hivernale. L'étude de Buschbaum et Gutow (2005) réalisée en mer du Nord démontre que les individus de *C. mutica* plus grands que 10 mm de longueur totale sont presque absents à partir de la mi-novembre, indiquant la mort des adultes après leur dernière portée tard à l'automne. Ce genre de cycle de vie est typique des amphipodes des régions tempérées (Bynum, 1978).

Les densités de *C. mutica* sur des structures artificielles peuvent être très élevées, mais celles enregistrées dans la baie de Cascapédia (Québec) excèdent toutes les valeurs publiées jusqu'à présent. Notamment, les densités mesurées sur les collecteurs à naissain de moules de la baie de Cascapédia sont largement supérieures à celles rapportées dans l'habitat d'origine de *C. mutica* dans la mer du Japon (voir Fedotov, 1992). En octobre 2005, par exemple, une moyenne de 2 344 individus par 10 cm linéaire de collecteur a été observée dans la baie de Cascapédia, ce qui est équivalent à 468 800 individus par m² (B. Sainte-Marie et C. Turcotte, obs. pers.). La densité rapportée se rapprochant le plus de cette valeur est celle retrouvée à Dunstaffnage en Écosse par Ashton (2006) sur des panneaux de plastique installés près de structures artificielles, tels que marinas et pontons, et qui était de 319 000 individus par m². En comparaison, la densité maximale de *C. mutica* dans son habitat naturel est de 1 220 ou 2 600 individus par m² selon la localité (Fedotov, 1992; Vassilenko, 2006).

7.0 IMPACTS DE L'INTRODUCTION DE LA CAPRELLE JAPONAISE

Malgré l'introduction de *C. mutica* dans de nombreux pays, peu d'impacts directs ou indirects ont été relatés. La dynamique des populations de *C. mutica* suggère que c'est au courant de l'été que son impact est le plus susceptible de se faire sentir, en raison de son abondance plus élevée (Ashton, 2006; B. Sainte-Marie et C. Turcotte, obs. pers.). Les mytiliculteurs d'Écosse et du Québec ont rapporté une diminution du captage et de la

croissance du naissain de moules *Mytilus* spp. depuis l'apparition de *C. mutica* (Ashton, 2006; B. Sainte-Marie et C. Turcotte, obs. pers.). Une relation de cause à effet n'a pu être confirmée en Écosse (Ashton, 2006). Cependant, les travaux de terrain et de laboratoire effectués au Québec ont permis de confirmer un effet négatif de *C. mutica* sur le naissain de moules, d'en documenter les mécanismes sous-jacents et de proposer des mesures d'atténuation (Sainte-Marie *et al.*, en prép.). Selon Ashton (2006), la fin de l'automne ou l'hiver, après la période de reproduction intense et lorsque l'abondance de *C. mutica* atteint un minimum, serait un moment judicieux pour tenter d'en contrôler les populations.

L'effet potentiel sur la structure de la chaîne alimentaire et sur les niveaux trophiques supérieurs constitue une préoccupation importante face à l'introduction d'une espèce exotique dans un écosystème (Grosholz, 2002). L'apparition de *C. mutica* en Californie a entraîné un changement marqué dans l'alimentation du poisson *Oxylebius pictus* sur les récifs artificiels où la caprelle était abondante par rapport aux récifs naturels avoisinants où la caprelle n'était pas abondante (Page *et al.*, 2007). Le transfert de l'effort de prédation d'une espèce indigène à une espèce envahissante plus abondante et plus accessible peut entraîner des conséquences importantes pour le prédateur qui peut se trouver désavantagé ou avantagé selon les circonstances (Page *et al.*, 2007). Un avantage serait une grande abondance de nourriture, tandis qu'un désavantage surviendrait dans le cas où l'espèce envahissante possède une valeur nutritive inférieure à celle de la proie indigène. La composition en acides gras de *C. mutica*, décrite par Kawashima *et al.* (1999), semble cependant en faire une nourriture de qualité pour des poissons. Il est cependant important

de noter que Takeuchi *et al.* (2001) ont remarqué une bioaccumulation marquée du contaminant butylétain chez les *Caprella* spp. et, à ce titre, ce genre pourrait être un excellent bio-indicateur de la pollution.

L'introduction et le développement de populations de *C. mutica* pourrait cependant avoir d'autres conséquences sur le réseau trophique indigène. *Caprella mutica* peut certes constituer une source de nourriture supplémentaire pour certains micro- ou macro-prédateurs et pourrait améliorer leur condition, mais son abondance peut aussi entraîner une diminution de la richesse et de l'abondance des espèces d'invertébrés indigènes, à tout le moins sur les structures artificielles (Page *et al.*, 2007). Dans son aire de distribution exotique, *C. mutica* ne semble pas coloniser les substrats naturels (voir plus haut). Il est donc de ce fait difficile d'établir les effets potentiels de *C. mutica* sur les écosystèmes naturels. Cependant, une étude de laboratoire a démontré l'agressivité de *C. mutica* à l'égard d'une espèce de caprelle indigène à l'est du Canada, *C. linearis*, et sa capacité à la déplacer et à la tuer. À de fortes densités, *C. mutica* pouvait complètement exclure *C. linearis* d'habitats, qu'ils soient pourvus ou non d'abris (Shucksmith *et al.*, 2009).

8.0 CONCLUSION

Caprella mutica semble bien établie dans certaines parties du Canada maritime et serait en expansion d'aire. Van der Velde *et al.* (2000) ont établi une liste des

caractéristiques qui font d'un crustacé un bon envahisseur. En voici quelques-unes qui décrivent bien *C. mutica* :

- Abondante et largement distribuée dans son aire d'origine,
- Diversité génétique élevée dans son aire d'origine,
- Tolérance à une grande variabilité environnementale,
- Alimentation variée – opportuniste,
- Commensale avec les activités humaines.

D'autres attributs favorables identifiés par Van der Velde *et al.* (2000) déterminent un « potentiel biotique » élevé (stratégie de type « r ») et caractérisent aussi *C. mutica* :

- Court délai entre les générations,
- Croissance rapide,
- Maturité sexuelle précoce,
- Forte capacité reproductive.

Cependant, ces caractéristiques de reproduction sont largement répandues parmi les amphipodes (Sainte-Marie, 1991) et en particulier parmi des espèces de caprelles sympatriques à *C. mutica* dans son aire de distribution d'origine. Le fait qu'aucune de ces autres espèces de caprelle n'ait eu de succès comme envahisseur (Ashton, 2006), à l'exception possible de *C. acanthogaster* (voir Hines et Ruiz, 2000; Guerra-García et

Takeuchi, 2004; Lewis *et al.*, 2006), suggère que le potentiel biotique seul ne peut expliquer l'établissement et l'expansion rapide de *C. mutica* en Amérique du Nord et en Europe. Pour les amphipodes gammaridiens, Devin et Beisel (2007) ont trouvé que la tolérance à une grande variabilité environnementale – et spécifiquement un caractère euryhalin – était un des facteurs importants expliquant le potentiel d'invasion d'une espèce en milieu dulcicole et saumâtre. Néanmoins, ces auteurs, comme Grabowski *et al.* (2007), concluent que c'est la conjugaison de plusieurs caractéristiques qui détermine le succès d'un amphipode envahisseur.

Le fait que *C. mutica* se retrouve uniquement – ou presque uniquement – sur des structures artificielles dans son aire de distribution exotique est intrigant, compte tenu de son potentiel biotique et de sa capacité de dispersion élevés et du fait qu'elle soit établie depuis plus de 10–20 ans dans plusieurs localités d'Amérique du Nord et d'Europe. Par comparaison, les autres amphipodes envahisseurs semblent s'implanter plutôt rapidement dans le milieu naturel et peuvent causer de graves préjudices à l'écosystème (p. ex., Van der Velde *et al.*, 2000; Devin et Beisel, 2007; Bollache *et al.*, 2008). L'étroite association entre *C. mutica* et les structures artificielles, si elle persiste, peut suggérer que le facteur « commensal avec les activités humaines » est particulièrement important, autant pour l'introduction initiale que pour l'établissement et l'essor subséquent des populations. La présence de *C. mutica* sur des structures d'élevage est probablement favorisée par un accès facile à une source constante et abondante de matière organique particulière (plancton, moulées ou feces). Bien que *C. mutica* n'ait apparemment pas causé de dommages notables

à ce jour dans les écosystèmes naturels, il est certain que, comme toute espèce envahissante, son introduction constitue une menace potentielle pour la biodiversité et les activités économiques.

9.0 REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier Louise Gendron, Chris McKindsey, Nathalie Simard ainsi que Anne-Marie Clément pour leurs judicieux commentaires lors de la révision du manuscrit et Diane Bélanger pour son assistance à la mise en page. Un merci tout particulier à Chris Ashelby pour la Figure 1 tirée de Ashelby (2005) publié dans Essex Naturalist.

CHAPITRE 2

Is the caprellid amphipod *Caprella mutica* a kleptoparasite of mussels?

RÉSUMÉ

Est-ce que l'amphipode caprellidé *Caprella mutica* est un cleptoparasite des moules?

Dans les milieux où *Caprella mutica* a été introduite, une étroite association avec les activités humaines a été remarquée. *Caprella mutica* aurait un impact négatif sur certaines activités aquacoles comme la conchyliculture. Un des impacts observés est la diminution de la croissance des moules *Mytilus* spp. sur les collecteurs de naissain. La diminution de la croissance des moules pourrait être expliquée par deux hypothèses basées sur une réduction de l'alimentation des moules en présence de caprelles. La première hypothèse postule une compétition pour le phytoplancton, qui constituerait une nourriture commune aux deux espèces, dans laquelle la caprelle serait avantagée par sa position au dessus des moules. Une interférence avec le comportement d'alimentation de la moule sous-tend la seconde hypothèse qui postule que le piétinement des caprelles provoquerait la fermeture des valves des moules. Une double approche expérimentale comportant un volet terrain et un volet laboratoire a été utilisée pour vérifier ces hypothèses. Sur le terrain, nous avons vérifié l'effet de la présence de *C. mutica* sur la condition nutritionnelle du naissain de moules en comparant des filières infestées par *C. mutica* avec des filières débarrassées des caprelles par saumurage. Une diminution nette et rapide de la condition nutritionnelle des moules fut observée sur les filières non traitées. Au laboratoire, nous avons estimé la consommation de petites microalgues (2–6 μm) par des caprelles seules, des moules seules ainsi que par les deux espèces ensemble. Les caprelles seules ont démontré une capacité de filtration très faible tandis que la combinaison moules-caprelles a filtré beaucoup plus de microalgues que les moules seules. L'ensemble des résultats obtenus a révélé une relation de nature contramensale, que nous croyons être sous-tendue par un mécanisme de cleptoparasitisme. Nous postulons que les caprelles bénéficient de la filtration des moules pour s'alimenter de microalgues et ce, au détriment des moules. Une expérience complémentaire au laboratoire ayant démontré la préférence des caprelles pour les moules comme substrat vient renforcer cette hypothèse.

1.0 INTRODUCTION

Interspecific interactions play a major role in shaping ecosystems. Interspecific interactions can be classified in many ways, one of them being the effect that each species has on the other, i.e., positive (+), neutral (0) or negative (-) (Williamson, 1972; Abrams, 1987; Hodge and Arthur, 1996). Arthur and Mitchell (1989) elaborated a revised scheme and terminology for effect-based interactions represented by +, 0 and - signs. The possible outcomes of interactions on each species in a pair are the following: mutualism (+,+), commensalism (+,0), amensalism (-,0) and competition (-,-). As for the (+,-) interaction, it used to be defined in terms of trophic mechanisms like predation, parasitism or herbivory (Hodge and Arthur, 1996). However, considering all (+,-) interactions strictly as the product of trophic mechanisms may have resulted in ecologists ignoring many important interaction mechanisms (Abrams, 1987). In 1986, Arthur coined the term *contramensalism* to define a non-trophic (+,-) interaction between two *Drosophila* species. Two years later, Arthur and Mitchell (1989) proposed that the term *contramensalism* should be used to describe any (+,-) interaction, and Hodge and Arthur (1996) suggested that the terms predation, parasitism and herbivory be considered only as trophic mechanisms leading to that particular interspecific outcome. These last two authors grouped mechanisms of *contramensalism* into three categories: direct trophic interactions, indirect trophic interactions, and non-trophic interactions.

Kleptoparasitism is one case of contramensalism that is based on an indirect trophic interaction, the two interacting species being connected by a common prey (Vollrath, 1984). The term kleptoparasitism was first introduced to describe a behaviour whereby individuals of one species steal food from individuals of another species (Rotschild and Clay, 1952; Brockmann and Barnard, 1979). Kleptoparasites were later more fully characterized as organisms which steal food that is either already in the host's possession or which the host is about to capture after expending energy to acquire it (Iyengar, 2008). In the past, kleptoparasitism was investigated mostly in birds, but this does not mean that it is more prevalent among birds than among other animals (Iyengar, 2008). Kleptoparasitism is increasingly recognised as a common phenomenon in marine systems (Iyengar, 2005) and can be either obligate or facultative (Iyengar, 2008). A large variety of marine kleptoparasites are known, although only a few cases have been intensively studied (Iyengar, 2008). For example, the sea star *Asterias vulgaris*, the whelk *Buccinum undatum* and the crabs *Cancer irroratus* and *Hyas araneus* form a guild of mobile kleptoparasites that target food items of the large sea star *Leptasterias polaris* (Morissette and Himmelman, 2000). Sessile, suspension-feeding taxa such as bivalves, ascidians and sedentary worms may be particularly well suited to serve as hosts for kleptoparasites in the marine realm (Iyengar, 2008). This is illustrated by the gastropod *Trichotropis cancellata* as a facultative kleptoparasite of tube-dwelling worms (Iyengar, 2002, 2004, 2007; Parries and Page, 2003) and by incidental observations of caprellid amphipods stealing food from polyps in colonies of the hydromedusa *Eudendrium glomeratum* (Bavestrello *et al.*, 1996).

A seemingly contramensal interaction occurs between the caprellid amphipod *Caprella mutica* Schurin (+) and mussels *Mytilus* spp. (-) on aquaculture lines. This caprellid is naturally distributed in sub-boreal coastal waters of northeast Asia (Arimoto, 1976; Vassilenko, 1991; Fedotov, 1992) and was introduced in the late 1970's to the west coast of North America (Carlton, 1979), in the 1990's to northern Europe (Cook *et al.*, 2007a), and in the early 2000's to the east coast of North America (Ashton *et al.*, 2007a). In these new environments, *C. mutica* associates with man-made structures including mussel farms. Following this introduction, mussel farmers in Scotland and in Quebec (eastern Canada) reported an important decrease in the biomass of mussel (*Mytilus* spp.) spat on collectors in years when *C. mutica* was abundant (Ashton, 2006; Turcotte and Sainte-Marie, 2009; Sainte-Marie *et al.*, in prep.). When left unchecked, populations of *C. mutica* can reach excessively high densities on mussel spat collectors, often exceeding an average of 1,000 individuals per 10 cm of collector (Sainte-Marie *et al.*, in prep.). *Caprella mutica* does not achieve such high densities on other substrates, suggesting that they benefit from the presence of mussels and thus qualifying this interaction as contramensalism, not amensalism. Caprellids are mobile animals and they are in general reputed to have diversified feeding modes which may include filter-feeding by way of their antennae, detritivory and browsing/scraping using their gnathopods and buccal appendages, and predation or scavenging (e.g., Caine, 1977; Sano *et al.*, 2003; Turcotte and Sainte-Marie, 2009). *Caprella mutica* may be especially versatile in its feeding modes (Turcotte and Sainte-Marie, 2009; Cook *et al.*, 2010).

We initially formulated four non exclusive hypotheses to explain reduced mussel biomass in the presence of *C. mutica*. First, we hypothesized a direct trophic interaction implicating caprellid predation on mussel spat. However, we failed to detect any mussel prey in caprellids by gut content analysis or immunoassays (Sainte-Marie *et al.*, in prep.). Furthermore, field experiments conducted in Quebec in 2007 and 2008 revealed no difference in mussel density between spat collectors with or without checks on caprellid population growth, and they documented significantly greater mussel individual length and mass on spat collectors where caprellids were prevented from proliferating compared to spat collectors where caprellids were not controlled (Sainte-Marie *et al.*, in prep.). A second hypothesis invoking a non-trophic interaction was competition for space, but it too was rejected because live caprellids and mussels cohabit on collectors. Typically, a dense core of mussel spat is overlaid by a more or less dense cover of caprellids (C. Turcotte and B. Sainte-Marie, pers. obs.). Thus, we focused on the two remaining hypotheses for the present study, the first invoking an indirect trophic interaction and the second a non-trophic interaction:

- (H₁) Competition for food: both species feed on phytoplankton but *C. mutica* is favoured because of its vertical position over the mussels, which leads to food limitation for mussels;
- (H₂) Interference with mussel feeding behaviour: the cover of *C. mutica* is irritating (due to the caprellid's hooked-shaped ambulatory pereopods) and mussels close their valves and reduce their feeding rate.

We explored these hypotheses through combined field and laboratory experiments. Field experiments provided information on mussel nutritional condition in the presence of a dense or a depauperate population of *C. mutica*. Laboratory experiments were conducted to quantify phytoplankton consumption by *C. mutica*, mussels, and both species together. We expected to find greater food consumption by *C. mutica* and mussels together compared to *C. mutica* or mussels alone, if H_1 is true. Alternatively, we expected mussels alone to consume more food than mussels together with *C. mutica*, if *C. mutica* alone consumes little phytoplankton and H_2 is true. Finally, we conducted one experiment to explore substrate selection by *C. mutica* and their possible preference for mussels.

2.0 MATERIAL AND METHODS

2.1 Field experiment to assess mussel condition

The objective of this experiment conducted in 2008 was to detect the effects of *C. mutica* on the nutritional condition of mussel spat. As part of a larger experiment to measure the effects of brining on mussel and *C. mutica* population growth, twelve 160-m-long experimental mussel lines, each with 100 spat collectors, were set out in May within a suspended longline aquaculture site in Cascapédia Bay, Quebec (48°05.78' N; 66°00.74' W). Spat collectors consisted of 8-m sections of 2-cm diameter nylon rope attached by each of their extremities to the longline, thus forming loops extending down to about 4 m beneath the longline. Three lines were left untreated (controls), three were brined on July 29, and three were brined on August 26. Control lines were monitored at weekly intervals

starting July 29 to assess *C. mutica* population growth. All organisms on a 10-cm long section of collector, taken at 1 m below the longline, were scraped off and fixed in 70% ethanol, 4% glycerine and water. Organisms in the sample were subsequently identified and enumerated. Brining consisted in the immersion for 45 s of every collector in a shipboard tank filled with water at a salinity ≥ 70 , a method previously determined to be highly effective for killing caprellids (Sainte-Marie *et al.*, in prep.). We randomly selected one control line and one line brined on August 26 to compare nutritional condition of mussels in the presence or absence of abundant *C. mutica* populations.

To assess change in nutritional condition of mussels, we collected 10 mussels from each of our control and treatment mussel lines immediately before the second brining and then at three weekly intervals after. Mussels were extracted from their shell with a scalpel and kept in Helly fixative (10% formalin in 0.1 M phosphate buffer, pH 7.4). At the Centre Aquacole Marin de Grande-Rivière (CAMGR) mussels were prepared for analysis of the epithelial cells of the digestive gland. Tissues were dehydrated and impregnated with paraffin by successive immersions in alcohol and xylene baths using an automatic processor (Fisher Histomatic, model 166 MP, 1985). Each sample was then embedded in paraffin and cut on a microtome into 5 μm thick sections which were fixed on microscope slides and left to dry overnight. Slides were then subjected to haematoxylin and eosin regressive colouration in an automatic stainer (Shandon Varistain 24-4, Thermo Electron Corp.). Ten haphazardly selected tubules and associated epithelial cells of the digestive gland of each mussel were screened at 400–1000 \times (Olympus BX41, Tokyo, Japan), then

measured with an image analyser (Evolution VF camera coupled to a computer with Image Pro Plus 5.0: MediaCybernetics) to determine lumen and cell diameters. The average ratio of tubule lumen to cell diameter was calculated for each mussel: a high ratio indicates that the tubules are in a degenerative stage whereas a low ratio indicates that the tubules are in an absorptive stage (Plana and Le Pennec, 1991). Degenerative stages are observed in the case of starved bivalves and the frequency of absorptive stages increases in the presence of food (Plana and Le Pennec, 1991).

2.2 Laboratory feeding experiments

The goal of feeding experiments conducted in 2008 was to determine whether or not *C. mutica* can feed on phytoplankton and if and how they interfere with mussel feeding. Starting on August 17, we collected ten 2-m sections of spat collectors on our control line and brought them to CAMGR in a seawater tank. Collector sections and their epibionts were quickly transferred into a temperature and salinity controlled, flow-through holding tank with an aerator. The tank had a 405-L capacity and the incoming water flow was set at approximately 5 L per minute. Collector sections were kept for a maximum of 5 days and the organisms were fed daily with microalgae. Sampling of collector sections was repeated on September 2 and September 11. The microalgae solution obtained from Nutrocean (Rimouski, Quebec) was a mixture of *Nannochloropsis* sp., *Isochrysis galbana* and *Pavlova lutheri* (initial concentration: 3.6×10^9 cells·ml⁻¹). The same microalgae solution served in all experiments and it was kept in the refrigerator at 4 °C as prescribed by the producer; however, some flocculation may have occurred over time.

Feeding experiments were performed in ten 1-L circular aquaria (diameter 10 cm and height 15 cm) placed in a shallow temperature- and salinity-controlled bain-marie (15.0 ± 1.4 °C; 27.2 ± 0.6). Each of these aquaria was equipped with a peripheral aerator to supply oxygen to organisms and ensure homogeneous mixing of food particles. A 10-cm segment of collector was measured and cut off from a collector section and then hung vertically in the center of the aquarium, away from the stream of bubbles from the aerator. This was done to ensure that when mussels were present, feces and pseudofeces deposited on the bottom of the aquarium. One out of four treatments was applied randomly to each aquarium:

- 1) collector segment with mussels and caprellids;
- 2) collector segment with mussels only;
- 3) collector segment with caprellids only;
- 4) collector segment only (control).

In general, on each day (experiment), we performed three replicates of each of treatments 1–3 and the tenth aquarium was used as a control. The treatment with mussels only was obtained by brining the collector segment for 45 s. Most of the caprellids fell off the collector segment during or immediately after brining, those remaining were removed by gently swinging the segment in the holding tank. The treatment with caprellids only was obtained by allowing caprellids to colonise cleaned collector segments in the holding tank. In some experiments, we were unable to produce 3 replicates of the caprellid-only

treatment due to uneven colonisation of collector segments. In this case we substituted the missing caprellid replicate by one of the two other treatments chosen haphazardly.

Experiments started 2 h after transfer of collector segments to aquaria so organisms could acclimate. We then added 400 μL ($14.4 \times 10^8 \text{ cells}\cdot\text{ml}^{-1}$) of the Nutrocean microalgae solution to each aquarium. Five minutes after adding the microalgae, a water sample of 0.2 ml was drawn from each aquarium and a cell count was performed on a Z1 Coulter Particle Counter 9914591-C. The next cell counts were performed after 0.5, 1, 2 and 4 h. The choice of volume of microalgae solution and time for cell counts was based on preliminary experiments to optimize clearance rate and minimize pseudofeces production by mussels. The concentration of microalgae measured at different time steps was used to construct microalgae depletion curves. However, due to rapid reduction of microalgae in some experiments/treatments, only cell counts in the control aquarium were used to estimate the initial number (at 5 min) of microalgae. Experiments were repeated 15 times in August and September over a temporal gradient of increasing biomass of both mussels and caprellids, as populations of both epibionts grew naturally in the Bay. Aquaria were cleaned and filled with fresh seawater between each experiment.

At experiment's end, mussels and caprellids were removed for determining numbers and wet, dry and ash (mussels only) mass. Caprellid density and mass were obtained separately for males, mature females, immature females and juveniles of undetermined sex (see Turcotte and Sainte-Marie, 2009). Dry mass was obtained by oven-drying at 65 °C for

72 h, and ash mass was obtained by burning the dry organisms at 450 °C for 18 h. Wet or dry mussel mass reported in text is the difference between total (i.e., with shell) mussel wet or dry mass and mussel ash (i.e., shell) mass.

2.3 Behavioural experiment

A complementary experiment was performed in 2008 to determine whether or not *C. mutica* voluntarily associate with mussels. A rectangular 15-L plastic aquarium (27 cm wide, 42 cm long and 15 cm deep) filled with sea water was placed in the bain-marie, at the same temperature than the prior experiments, and three substrates were introduced: 30 pebbles and 30 live mussels of the same shape and length (~15 mm), and a vexar box fixed to a side of the aquarium made of four square panels (each 19 cm² with 0.8-cm mesh size) placed over a gently bubbling aerator (see picture 1 in appendix). Pebbles and mussels were distributed haphazardly in the aquarium so the caprellids had equal access to both substrates. Exposed surface area for each substrate, including aquarium plastic, was calculated from digital photographs. Approximately 100 mature male and female *C. mutica* were added to the aquarium. The number of *C. mutica* on each of the 3 substrates or on the plastic walls and bottom was determined after 45 min and again after 90 min. The experiment was repeated 10 times and on each occasion the aquarium was cleaned, filled with fresh seawater, mussels and caprellids were replaced and pebbles were rearranged.

2.4 Data analysis

For the field experiment, we standardised the mussel nutritional condition index at each sampling date to initial condition on each line because of possible spatial heterogeneity of food supply to individual mussel lines. Standardisation was done for each mussel line by dividing the mean ratio of tubule lumen to cell diameter for individual mussels on all sampling dates by the overall mean ratio calculated for the first sampling date. A one-way ANOVA was used to verify if there was a significant change in the standardised mussel nutritional condition index within lines over time (sampling dates), and a two-way ANOVA (treatment and date) verified if there was a difference in standardized mussel nutritional condition index between the control and brined lines after the first sampling date. Where differences were detected, Bonferonni multiple comparison tests were used to determine which pairs of means were significantly different.

For the laboratory feeding experiments, we first produced microalgae depletion curves to decide on the best observation time for comparing treatment effects. This preliminary analysis resulted in the choice of the 0.5 h observation because it consistently showed no strong evidence of microalgae limitation (but see results). ANOVA was performed with a restricted maximum likelihood estimator (REML) because the experimental design was not balanced due to fewer caprellid-only replicates. The dependent variable for this analysis was microalgae depletion at 0.5 h which was calculated by differencing microalgae initial concentration and concentration at 0.5 h after start. Initial microalgae concentration was calculated from the average cell count 5 min after the

introduction of microalgae in the control aquaria. The factors and interactions of interest in our analysis were Treatment, Date and Date×Treatment. Date corresponds to one of the three weeks in which a new batch of spat collectors was brought into the laboratory. Random effects were applied to the nested Experiment(Date) and Treatment×Experiment(Date) interactions. Where differences were detected, Student's *t*-test comparison tests were used to determine significant differences between means.

Multiple regression on data from all experiments combined was performed to verify if microalgae depletion was related to mussel biomass, caprellid density, or both. We chose caprellid density over caprellid biomass as an explanatory variable because the quantity of food potentially captured is assumed to be a linear function of antennae (the filtering organ) number. For mussels, microalgae filtration is more a function of biomass as physiological processes and size of morphological structures responsible for pumping in bivalves are related to the mass of the individual (Filgueira *et al.*, 2008). We estimated the dry mass of consumed microalgae in treatments from known relationships of cell concentration to dry mass for the culture used.

For the behavioural experiment, numbers of caprellids on the various substrates were converted to relative abundance based on available substrate surface area. We then used this relative abundance as a dependant variable in a one-way ANOVA using the substrate as a factor.

Mean values in text are reported with their standard error (SE). Statistical analyses were performed in JMP 7.0 (SAS Institute Inc., Cary, NC) for the REML ANOVA or in Systat 10 (SPSS Inc., Chicago, IL) for all other tests.

3.0 RESULTS

3.1 Field experiments

The experimental lines brined on August 26 were cleansed of most *C. mutica* (no other caprellid species was present), whose populations did not subsequently increase to the extent they did on the control lines. Monitoring indicated a *C. mutica* demographic explosion from the week preceding through the second week following the brining. Average wet biomass and number of *C. mutica* per 10 cm of collector on control lines were respectively 0.5 ± 0.3 g and 127.6 ± 61.7 individuals ($N = 14$) in the 3 weeks prior to the week of August 25, 2.3 ± 1.3 g and 557.0 ± 412.3 individuals in the week of August 25 and brining ($N = 3$), and 6.6 ± 1.2 g and 1487.6 ± 306.7 individuals in the 3 weeks post-brining ($N = 16$). The increase in *C. mutica* biomass and numbers was highly significant (ANOVA, $F_{2,30} > 22$, $P < 0.001$ in both cases) and was relatively greater for small individuals (undetermined sex, immature females and males) than for larger individuals. In sharp contrast, wet biomass and number of caprellids per 10 cm of collector on the brined lines were respectively only 1.0 ± 0.7 g and 441.2 ± 332.8 individuals 4 weeks after the August 26 treatment ($N = 3$). The standardised mussel nutritional condition index diverged quickly between the control and the brined mussel line (Figure 4).

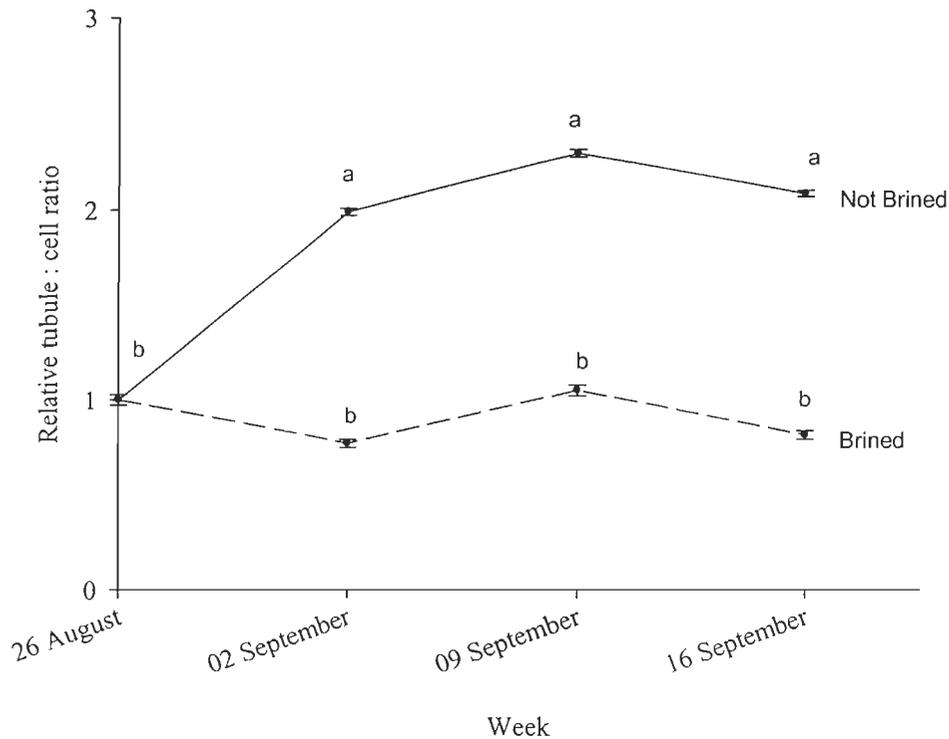


Figure 4. Mean \pm SE of standardised ratio of tubule lumen width: total diameter of digestive gland cells for mussels on brined versus control (not brined) lines.

In the first week post-brining, there was a steep increase in the relative tubule : cell ratio of mussels on the control line ($F_{3,14} = 4.28$, $P = 0.024$ across the four sampling dates)—coincident with an exploding *C. mutica* population—whereas the ratio on the brined line remained unchanged ($F_{3,16} = 1.23$, $P = 0.330$). A Bonferroni post-hoc test indicated that the relative tubule : cell ratio differed significantly between all post-brining dates and the initial sample on the control line. The two-way ANOVA indicated a highly significant difference between the ratio on the control and brined lines post-brining ($F_{1,22} = 71.27$, $P < 0.001$), but no effect of sampling date ($F_{2,22} = 0.206$, $P = 0.816$).

3.2 Laboratory experiments

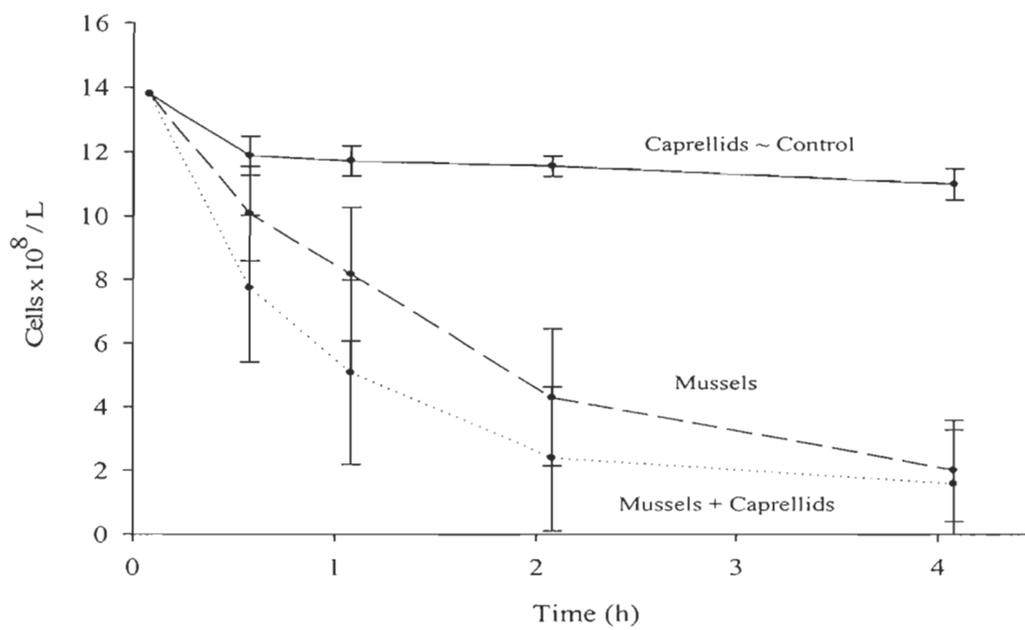
Mussels and *C. mutica* were the only two visible epibionts on the collector segments used in our experiments. The density of *C. mutica* differed significantly between treatments: overall, number per 10 cm was twice greater in the mussel and caprellid treatment than in the caprellid-only treatment (673 ± 43 vs. 339 ± 73 , respectively; ANOVA: $F_{1,60} = 16.56$, $P < 0.001$). This was due to the fact that *C. mutica* did not abundantly colonize clean collector segments. In contrast, the biomass of mussels did not differ between the mussel-only and the mussel and caprellid treatments (5.76 ± 5.18 g vs. 5.57 ± 5.38 g, respectively; ANOVA: $F_{1,83} = 0.026$, $P = 0.873$) because we used the same collectors to prepare these treatments. Mussel and *C. mutica* biomasses both increased in time following the natural population dynamics in the field. For example, between the weeks of August 17 and September 11, the average wet biomass of mussels and *C. mutica* for the mussel and caprellid treatment increased from 1.71 ± 0.86 g to 7.43 ± 5.05 g and from 1.46 ± 0.62 g to 2.93 ± 0.92 g, respectively.

During the preparation of collector segments, mussels closed their valves and they remained closed through brining (the case arising) and transfer to the experimental aquaria. Mussels opened during the acclimation period, usually within about 5 min after transfer, and they remained open during the experiment whether with or without caprellids. Caprellids distributed themselves rather uniformly over the collector segment in the caprellid-only treatment and over mussels in the mussel and caprellid treatment. Caprellids were very active all along the experiments, adopting a characteristic swaying movement

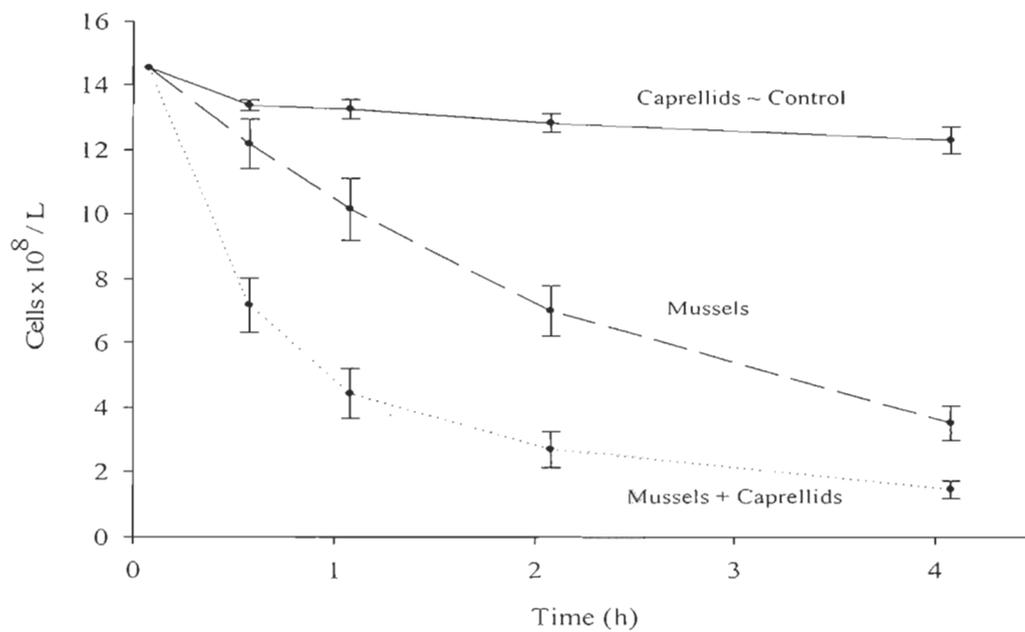
(beating the water with their antennae and antennulae) and occasionally fighting among themselves.

The feeding experiments demonstrated negative exponential declines of microalgae concentration over time that varied in steepness among the different treatments (Figure 5). The control (not shown) and caprellid-only treatment showed only a very weak decline and were almost indiscernible visually, indicating that caprellids consumed little or no phytoplankton when alone. The decline in microalgae concentration was steep in the mussel-only treatment and even more so in the mussel and caprellid treatment, where microalgae depletion was about twice greater after 0.5 h. The extent of microalgae depletion over 0.5 h increased over the successive weeks of experimentation (Figure 5) due to greater mussel biomass and caprellid numbers. In the last week of experiments (Figure 5C), most of the microalgae were consumed after 0.5 h in the mussel and caprellid treatment and the depletion curve bottomed out. The mussel-only treatment showed the same pattern to a lesser degree and its depletion curve converged with that of the mussel and caprellid treatment between 2 and 4 h.

A: August 17



B: September 2



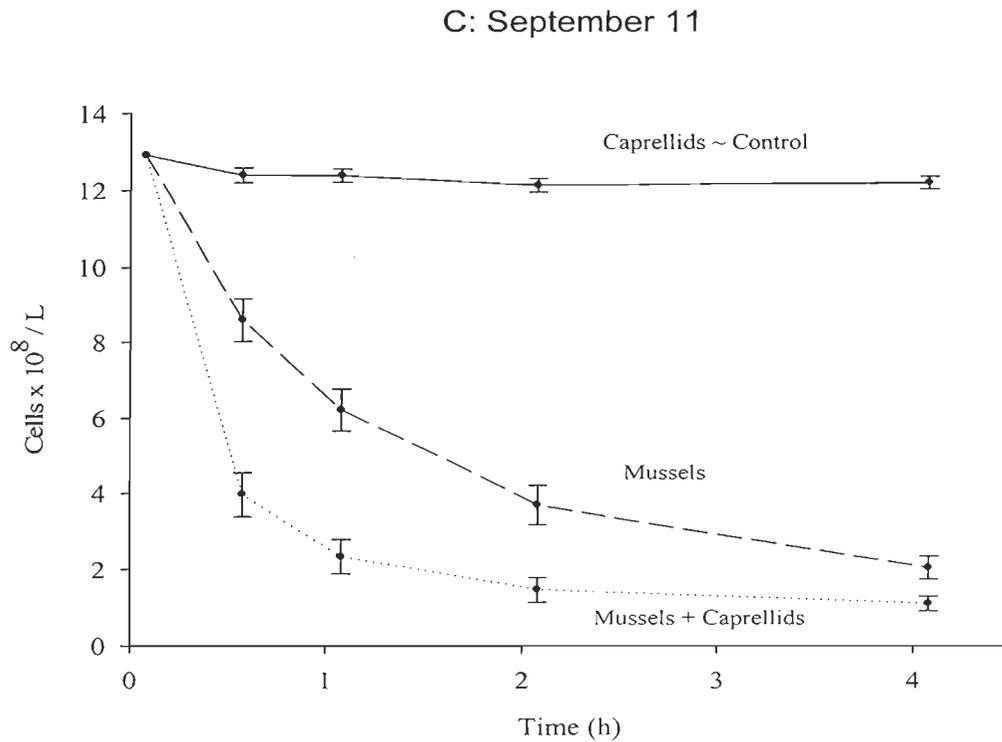


Figure 5. Mean \pm SE of microalgae concentration over time for experiments conducted in weeks of A: August 17, B: September 2 and C: September 11.

The REML ANOVA on microalgae depletion measured at 0.5 h revealed significant differences among treatments ($F_{2,102} = 35.04$, $P < 0.001$), but no effect of the factor Date ($F_{2,102} = 0.71$, $P = 0.511$) or the Date \times Treatment interaction ($F_{4,102} = 1.82$, $P = 0.168$). An a posteriori Student's t test showed that there was a significant difference between every treatment. Figure 6 shows the average depletion of microalgae by treatment for the first 0.5 h, all Dates and experiments merged. The mussel-only treatment lies halfway between the caprellid-only and the mussel and caprellid treatments, and the mean difference in microalgae depletion between the last and the first of these treatments is 6.9×10^8 cells

over 0.5 h. Table 2 shows the mean dry mass of mussels, caprellids, and depleted (\approx consumed) microalgae for every treatment.

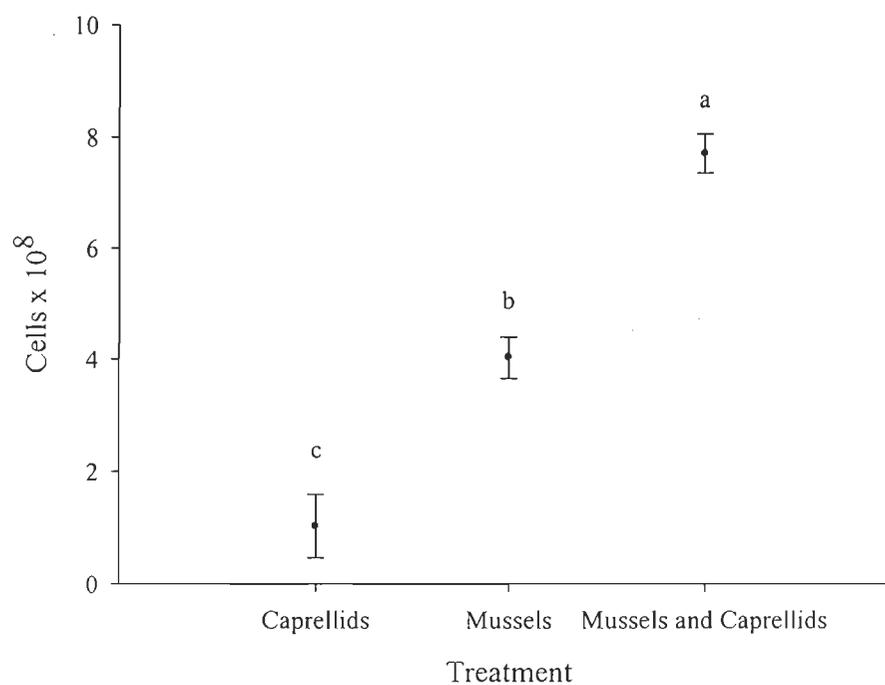


Figure 6. Mean \pm SE of microalgae depletion after 0.5 h for caprellid-only, mussel-only and mussel and caprellid treatments, all Dates and experiments merged. Different letters indicate significant differences.

Table 2. Mean \pm SE of dry mass (DM) for mussels, *C. mutica* and consumed microalgae by treatment.

Treatment	Epibiont DM (g)	Depleted microalgae DM (g)
Mussels only	0.743 \pm 0.656	0.003
Caprellids only	0.238 \pm 0.087	0.001
Mussels + Caprellids	–	0.005
Mussels	0.763 \pm 0.681	--
Caprellids	0.348 \pm 0.147	–

Regression analysis of microalgae depletion against mussel wet biomass and (the case arising) number of *C. mutica* was performed across all Dates and experiments for the mussel-only and mussel and caprellid treatments. In the mussel-only treatment, microalgae depletion scaled linearly to increasing mussel wet biomass (Table 3, Figure 7). In the mussel and caprellid treatment, after logarithmic transformation of the independent variables to ensure that residuals were evenly distributed about the estimator, we found that both mussel wet biomass and number of *C. mutica* contributed to explain microalgae depletion (Table 3). The depletion of microalgae initially increased very steeply with increasing mussel wet biomass (Figure 7) and number of *C. mutica* (not shown), then levelled off suggesting microalgae were limiting at the highest mussel biomasses and *C. mutica* numbers which occurred in the last week of experimentation. If the various categories of *C. mutica* (undetermined sex, immature females, mature females, and males) in the mussel and caprellid treatment were allowed to compete with mussel wet biomass in a stepwise multiple regression model, caprellids of undetermined sex consistently emerged as the most influential category (Table 3) whether the stepwise procedure was forward or backward. However, the variation in microalgae depletion explained by the models was consistently higher for the mussel (77–80 %) than for the *C. mutica* (3–4 %) component.

Table 3. Linear regression of microalgae depletion (MD, in $\text{cells}\cdot\text{ml}^{-1}$) after 0.5 h in relation to mussel wet biomass (MWM, in g) and, the case arising, number of *C. mutica* (C).

Dependant Variable	Equation	<i>N</i>	<i>R</i> ² adj	<i>F</i> or <i>t</i>	<i>P</i>
Mussels only	$\text{MD} = (2.9286 + 0.1919 \cdot \text{MWM}) \cdot 10^5$	41	0.244	12.59	<0.001
Mussels and Caprellids	$\text{MD} = (-2.0667 + 2.4646 \cdot \ln\text{MWM} + 1.0546 \cdot \ln\text{C}) \cdot 10^5$	44	0.808	91.39	<0.001
	MWM coefficient			10.77	<0.001
	C coefficient			2.28	=0.028
Mussels and caprellids of undetermined sex	$\text{MD} = (0.0554 + 2.4974 \cdot \ln\text{MWM} + 0.0759 \cdot \ln\text{C}) \cdot 10^5$	44	0.822	100.21	<0.001
	MWM coefficient			12.03	<0.001
	C coefficient			2.98	=0.005

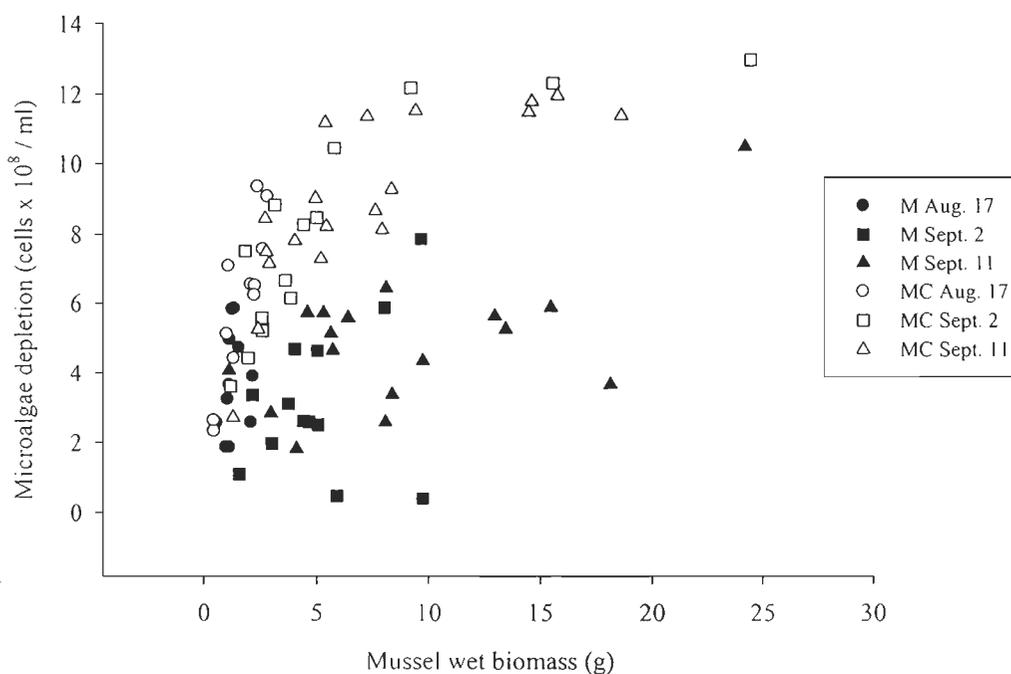


Figure 7. Microalgae depletion after 0.5 h in relation to mussel wet biomass for replicates of mussel-only (M) and mussel and caprellid (MC) treatments over the whole study period.

3.3 Behavioural experiment

Figure 8 shows the distribution of *C. mutica* by substrate type. The plastic surfaces of the aquarium represented the largest potential habitat area, with about 3000 cm² on average, followed by the Vexar box with an area of about 800 cm² whereas mussels and pebbles offered smaller areas of about 30 cm² each. *Caprella mutica* occurred in greater numbers, both absolute (data not shown) and relative (Figure 8), on mussels than on any other substrate. The ANOVA detected a significant difference in *C. mutica* relative abundance among substrates at 45 min ($F_{3,36} = 88.25$, $P < 0.001$) and a post hoc Bonferonni test showed that *C. mutica* were relatively more abundant on mussels than on any of the three other substrates. *Caprella mutica* favoured mussels over pebbles, the second most colonised substrate, by a factor $> 8\times$. The pattern of distribution of *C. mutica* by substrate type remained strongly biased to mussels through successive observations of the same replicate.

Caprellids sometimes were up to 15 on the same mussel (see picture 2 in appendix) and were observed fighting for space on hosts. Caprellids tended to cluster around a mussel's siphons (C. Turcotte, pers. obs.; see pictures 2 and 3 in appendix).

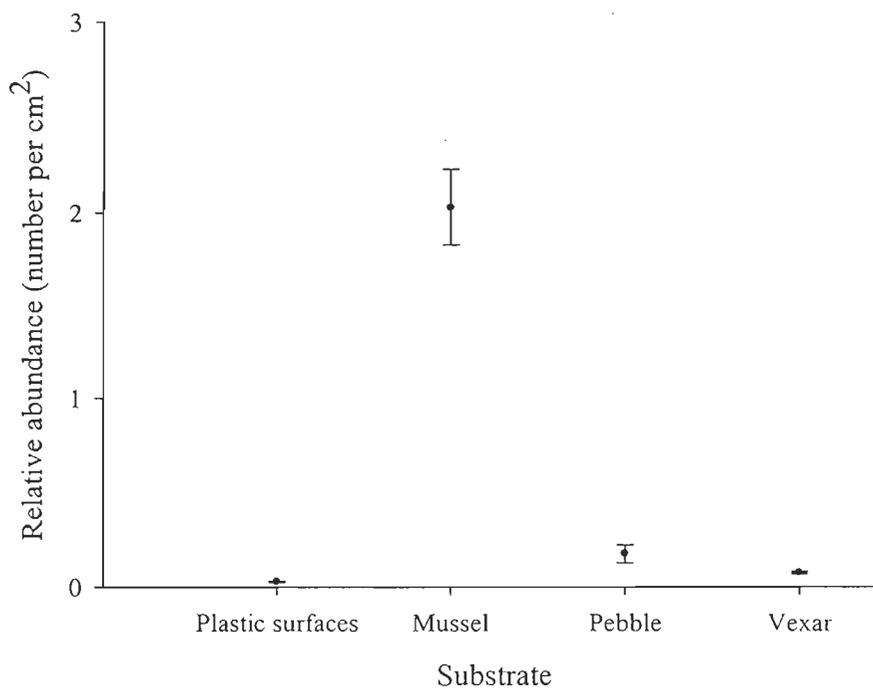


Figure 8. Relative abundance of caprellids on different substrate types.

4.0 DISCUSSION

The interactions of fouling organisms with cultured bivalves in aquaculture farms have been reported as non-extant or, implicitly, as amensalism. Several studies found no effect of biofouling on bivalve settlement or subsequent growth (e.g., Lesser *et al.*, 1992; LeBlanc *et al.*, 2003). However, a few studies demonstrated a negative effect of dense fouling on the growth of cultured bivalves, for example the oyster *Pinctada fucata* (Mohammad, 1976) and the mussel *Perna perna* (de Sá *et al.*, 2007). In most of these

cases, the fouling organisms responsible for the negative effect are sessile or poorly mobile taxa, for example hydrozoans, ascidians, barnacles and undesirable bivalves, who reduce cultured bivalve biomass by occupying space for settlement (Bourque *et al.*, 2003), by crowding and interfering with feeding (Lodeiros and Himmelman, 1996) and/or by reducing or obstructing flow of food- and oxygen-laden water into cages (Claereboudt *et al.*, 1994). As most of these fouling organisms are filter-feeders, it is likely that competition for food occurs and may result in deprivation for the cultured bivalve (Claereboudt *et al.*, 1994; Su *et al.*, 2008). Our system is different from others in that the fouling organism *C. mutica* is quite mobile and deliberately associates with mussels, apparently to its benefit and to the mussels' detriment.

4.1 Contramensalism between *C. mutica* and *Mytilus* spp.

Our field and laboratory experiments support the existence of contramensalism between *C. mutica* and mussel spat. The underlying mechanism is of a trophic nature, because we observed an increase in the ratio of tubule lumen to cell diameter for epithelial cells of the digestive gland of mussels—indicating a decrease in their nutritional condition (Plana and Le Pennec, 1991)—on the control line where *C. mutica* population growth was unrestrained, but not on the brined line where the *C. mutica* population remained at a low level. This observation is consistent with, and provides a physiological basis for understanding, the lesser growth rate of mussel spat in the presence of dense populations of *C. mutica*, as reported by mussel farmers (Turcotte and Sainte-Marie, 2009) and

demonstrated in Sainte-Marie *et al.* (in prep.). Collectively, these observations indicate that mussels are ingesting less food in the presence of *C. mutica*.

We invoked two trophic hypotheses to explain contramensalism between *C. mutica* and mussel spat: one direct mechanism implicating competition for food, and one indirect mechanism implicating interference with mussel feeding behaviour. We reject this second hypothesis because (i) mussels did not close when *C. mutica* was present, (ii) microalgae depletion was less with mussels alone than with mussels and *C. mutica* together, and (iii) the mussel component of the mussel and caprellid treatment explained the greatest share of variability in microalgae depletion. Greater food consumption by bivalves and associated fouling organisms, compared to bivalves alone, has been demonstrated previously (e.g., LeBlanc *et al.*, 2003; Su *et al.*, 2008). However, the greater filtration capacity of mussels and *C. mutica* together, compared to mussels alone, does not result from a simple additive effect because caprellids alone did not consume significant amounts of microalgae. We therefore hypothesize that mussel pumping magnifies *C. mutica*'s ability to sieve microalgae from the water. In the presence of actively pumping mussels, the caprellids when sufficiently dense may be able to intercept most particles entrained toward the mussels, thus depriving mussels of food for which the latter have expended energy—a clear case of kleptoparasitism. This possibility is further supported by the strong selection by caprellids of mussels as a substrate and their positioning around the mussel's siphons. To further assess this hypothesis, we review below what is known about foraging in *C. mutica* and other relevant marine amphipods.

4.2 Feeding of *C. mutica*

Marine amphipods include a suite of species that are excellent filter/suspension-feeders, most notably the tube-dwelling corophioids (Møller and Riisgård, 2006). Interestingly, several systematicians share the view that corophioids and caprellids have a common phylogeny (Myers and Lowry, 2003; but see Ito *et al.*, 2008). Dixon and Moore (1997) recognized two functional groups of corophioids based on their foraging modes: those that generate water currents and feed on suspended particles within their tube, and those that feed outside of their tube and rely on external water currents for provisioning them with suspended particles. These authors proposed that the habit of external feeding in corophioids represented a first evolutionary step leading eventually to the caprellids.

Caprella mutica has a molar process on the mandible, lacks a mandibular palp, and has natatory setae on the antennae, a combination of morphological traits that qualifies it as a filter-feeder according to Caine's (1977) categorization of caprellids. In addition, *C. mutica* has various other attributes of a filter-feeding species as defined by Caine (1977) and Takeuchi and Hirano (1995): a large size (total length excluding antennae and antennulae: from 2 mm for juveniles of undetermined sex to 14 mm for mature females and 28 mm for large males, or more), relatively long antennulae and antennae, and an upright position above the substrate (reviewed in Turcotte and Sainte-Marie, 2009). A morphological, kinematic and biomechanical study suggests that the vertical range and sweeping speed of antennulae and antennae, and the position and distance between natatory setae on the antennae would allow *C. mutica* to filter suspended particles. However, in still

water larger *C. mutica* may generate higher Reynolds numbers and perform relatively better as filter-feeders than juveniles (Michel *et al.*, 2007; Nauwelaerts *et al.*, 2007; S. Nauwelaerts, Mary Anne McPhail Equine Performance Center, Lansing, Michigan, pers. comm.), and filtering efficiency in all *C. mutica* could be improved in conditions of ambient flow (S. Nauwelaerts, *op. cit.*). It is thus interesting to note that multiple regression analysis in our study identified juvenile *C. mutica*, which have the narrowest inter-setae distance on the antennae (B. Sainte-Marie, M. Fréchette and C. Turcotte, unpubl. observ.), and hence potentially the finest sieve (see Caine, 1977), as being more important than any other category of *C. mutica* for explaining depletion of the small (diameter 2–6 μm) microalgae used in our experiments. Juveniles also dominate *C. mutica* populations during demographic explosions, such as occurred on control lines in our field experiment, and they were associated with a concomitant sharp decline in mussel nutritional condition. Note that Caine (1977) suggested that filter-feeding caprellids might be able to control filtering selectivity by modifying antennal flexure during sweeping movements.

Amphipods can be very effective in clearing small suspended particles from the water column. *Corophium volutator* generates a current with its pleopods and catches food particles in its setal filter-basket with remarkable efficiency: individuals 6-mm-long may each clear $85.5 \text{ ml}\cdot\text{h}^{-1}$ and retain all suspended particles of diameter $\geq 7.5 \mu\text{m}$ (Riisgård, 2007). Smaller specimens would retain even smaller particles. The same species can switch to surface deposit feeding when phytoplankton becomes depleted (Møller and Riisgård, 2006). However, other non-tubicolous amphipod species seemingly not so well suited for

filter-feeding can also clear small particles from the water using their antennae, gnathopods and mouthparts (e.g., Platvoet *et al.*, 2006). In particular, individual 4-6 mm-long *Hyaella montezuma* cleared an average of $0.29 \text{ ml}\cdot\text{h}^{-1}$ in a 10^4 – $10^5 \text{ cells}\cdot\text{ml}^{-1}$ monoculture of microalgae measuring 2–4 μm in diameter and doubled that rate in the presence of a mixture of slightly larger microalgae species (Blinn and Johnson, 1982). In our study, if the average 3.67×10^8 cell-difference in microalgae depletion between the mussel and caprellid and the mussel-only treatments measured at 0.5 h is due to *C. mutica* feeding, then individual *C. mutica* each consumed on the order of 5.45×10^5 cells in 0.5 h. This number of cells represents 3.89×10^{-6} g of dry mass and about 0.76 % of the average dry body mass of *C. mutica* used in our experiments.

Stomach content and lipid analyses suggest that *C. mutica* can have several feeding modes depending on the circumstances. The actual diet of *C. mutica* has been assessed in very few studies. Gut content analysis revealed the presence of small epibenthic crustaceans and periphyton such as pennate diatoms (Sano *et al.*, 2003), detritus and copepods (Guerra-García and De Figueroa, 2009), and central (planktonic) diatoms (Sainte-Marie *et al.*, in prep.). Just recently, lipid analysis was used on *C. mutica* inhabiting different field sites and the results showed significant differences in fatty acid composition, indicating microalgae consumption in some locales but also that diet can change in relation to local resources (Cook *et al.*, 2010). Altogether, these studies indicate that *C. mutica* can act as a filter-feeder, but also as a deposit-feeder and possibly as a scavenger, depending on the substrate it inhabits. This trophic flexibility may contribute to explain the success of *C.*

mutica as an invasive species (Ashton *et al.*, 2007b; Turcotte and Sainte-Marie 2009; Cook *et al.*, 2010). We note that coprophagy is also likely, as *C. mutica*'s positioning around the mussels' siphons would allow it to feed on outcoming pseudofeces and feces.

Our study opens several interesting avenues for research into the feeding ecology of *C. mutica* and its contramensal interaction with mussels. First, kleptoparasitism could be further supported by gut content analysis to demonstrate and quantify uptake of microalgae by caprellids, much as Blinn and Johnson (1982) did demonstrate filter-feeding in *H. montezuma*. Analyses could be refined to verify the size allometry of kleptoparasitism on mussels: are small *C. mutica* indeed better kleptoparasites than large *C. mutica*, and are small mussels better hosts than large mussels? Second, it is unknown to which extent *C. mutica* depends on filtration or kleptoparasitism when other food sources are available or if the prevalence of alternate feeding modes (deposit-feeding or scavenging) changes with ontogeny in nature. Experiments measuring microalgae particle size preference and selection in relation to *C. mutica* size would be a first step toward assessing dietary flexibility and preferences. The intensity of contramensalism is likely to be influenced by food availability (qualitatively and quantitatively), caprellid density, and the size of suspended particles selected by mussels and caprellids. The nature of the interaction between *C. mutica* and mussels may change in relation to population demography: from contramensalism in the summer, it could shift to amensalism in the fall when the caprellid population naturally declines but mean individual size increases or even to mutualism if the larger caprellids' sweeping movements bring more food particles in proximity to mussels

and the caprellids benefit from feeding on feces and pseudofeces. Finally, studying the species (habitat) associations of *C. mutica* in its native range, the nature of the attraction of caprellids for mussels as substrate (chemical, tactile or other sensory signals?) and the biomechanics of kleptoparasitism (using low-pressure, small-volume pumps for mimicking mussel filtration) could provide insight into the evolution of kleptoparasitism.

5.0 ACKNOWLEDGMENTS

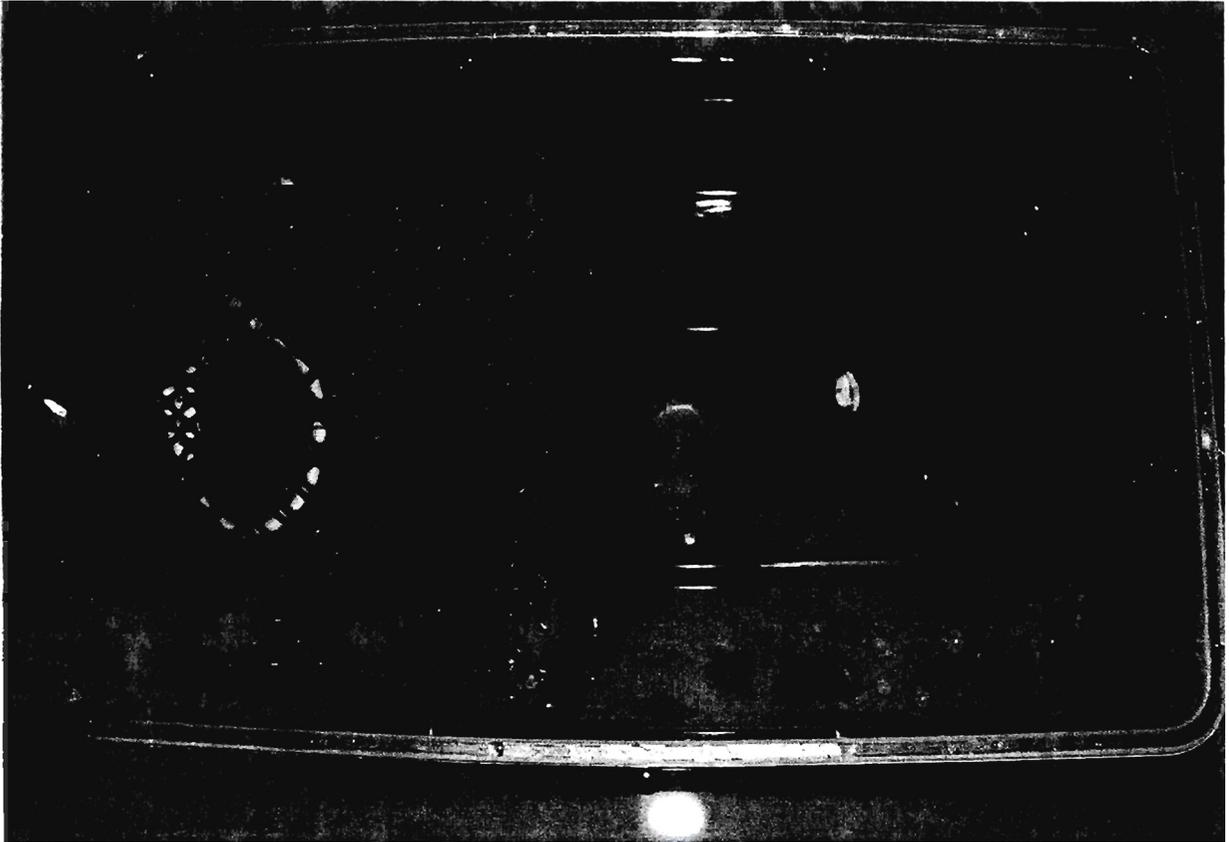
We wish to express our gratitude to Kim Émond, Jérôme Gagnon, Olivier Larouche, Paola Ariza, Josiane Caron, Sonia Belvin (CAMGR), Réjean Boudreau (CAMGR), Stéphane Morissette and his crew, for help in the laboratory or field. We thank Philippe Archambault for statistical advice. This study was supported by grants to BSM from the Department of Fisheries and Oceans' Aquatic Invasive Species Fund (AIS) and Aquaculture Collaborative Research and Development Program (ACRDP), and the Société de développement de l'industrie maricole (SODIM). CT benefited from a travel grant from the Réseau Aquaculture Québec (RAQ) to conduct laboratory work at CAMGR.

CONCLUSION GÉNÉRALE

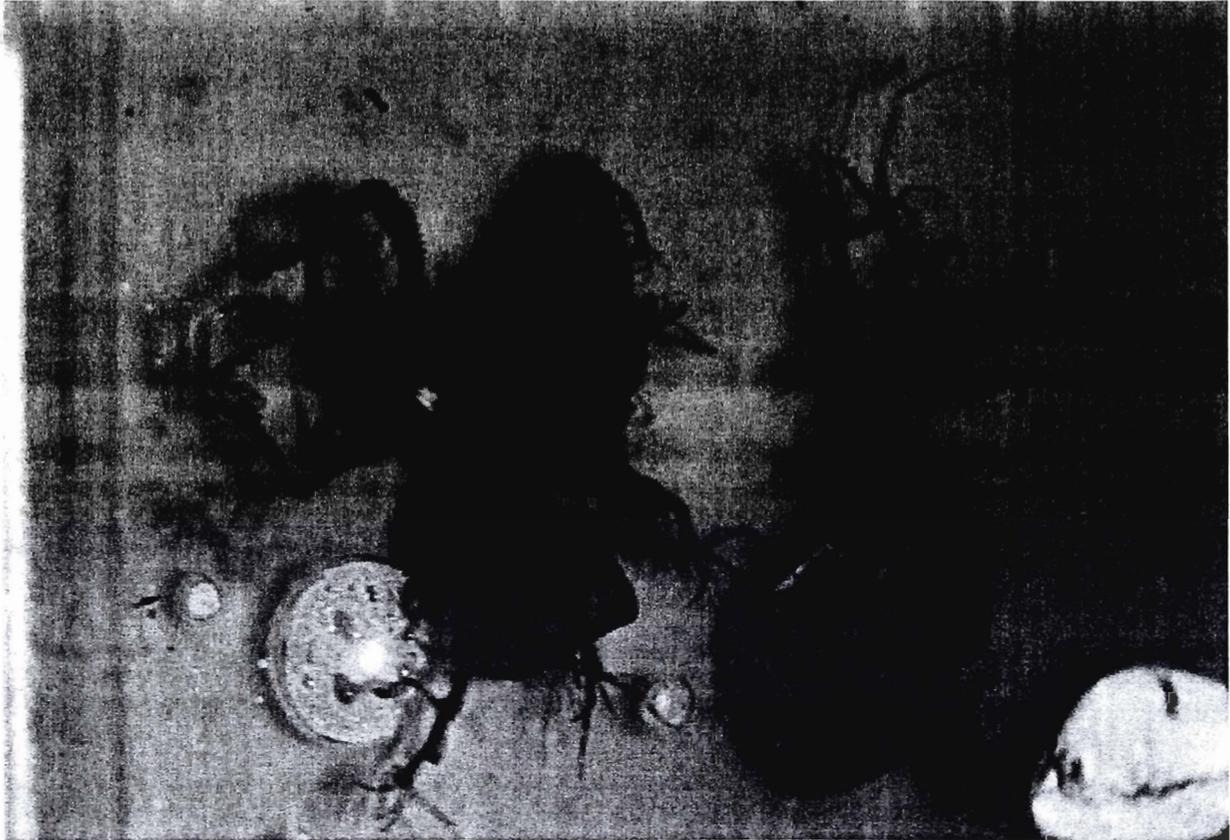
Caprella mutica semble bien établie dans certaines parties du Canada maritime et serait en expansion d'aire. Les modes d'alimentation variés et flexibles de *C. mutica*, sa croissance rapide, sa forte capacité reproductive, ainsi que sa tolérance à des plages étendues de salinité et de température font de ce crustacé un bon envahisseur. Ces caractéristiques sont cependant largement répandues chez les amphipodes et en particulier parmi des espèces de caprelles sympatriques avec *C. mutica* dans son aire de distribution d'origine. Le fait qu'aucune de ces autres espèces de caprelle n'ait eu de succès comme envahisseur (Ashton, 2006), à l'exception possible de *C. acanthogaster* (Hines et Ruiz, 2000; Guerra-García et Takeuchi, 2004; Lewis *et al.*, 2006), suggère que le potentiel biotique ne peut expliquer à lui seul l'établissement et l'expansion rapide de *C. mutica* en Amérique du Nord et en Europe. Pour les amphipodes gammaridiens, Devin et Beisel (2007) ont trouvé que la tolérance à une grande variabilité environnementale – et spécifiquement un caractère euryhalin – était un des facteurs importants expliquant le potentiel d'invasion d'une espèce en milieu dulcicole et saumâtre. Néanmoins, ces auteurs, comme Grabowski *et al.* (2007), concluent que c'est la conjugaison de plusieurs caractéristiques qui détermine le succès d'un amphipode envahisseur.

Le fait que *C. mutica* se retrouve essentiellement sur des structures artificielles dans son aire de distribution exotique est intrigant, compte tenu de son potentiel biotique et de sa capacité de dispersion élevés et du fait qu'elle soit établie depuis plus de 10–20 ans dans plusieurs localités d'Amérique du Nord et d'Europe. La présence et la prolifération de *C.*

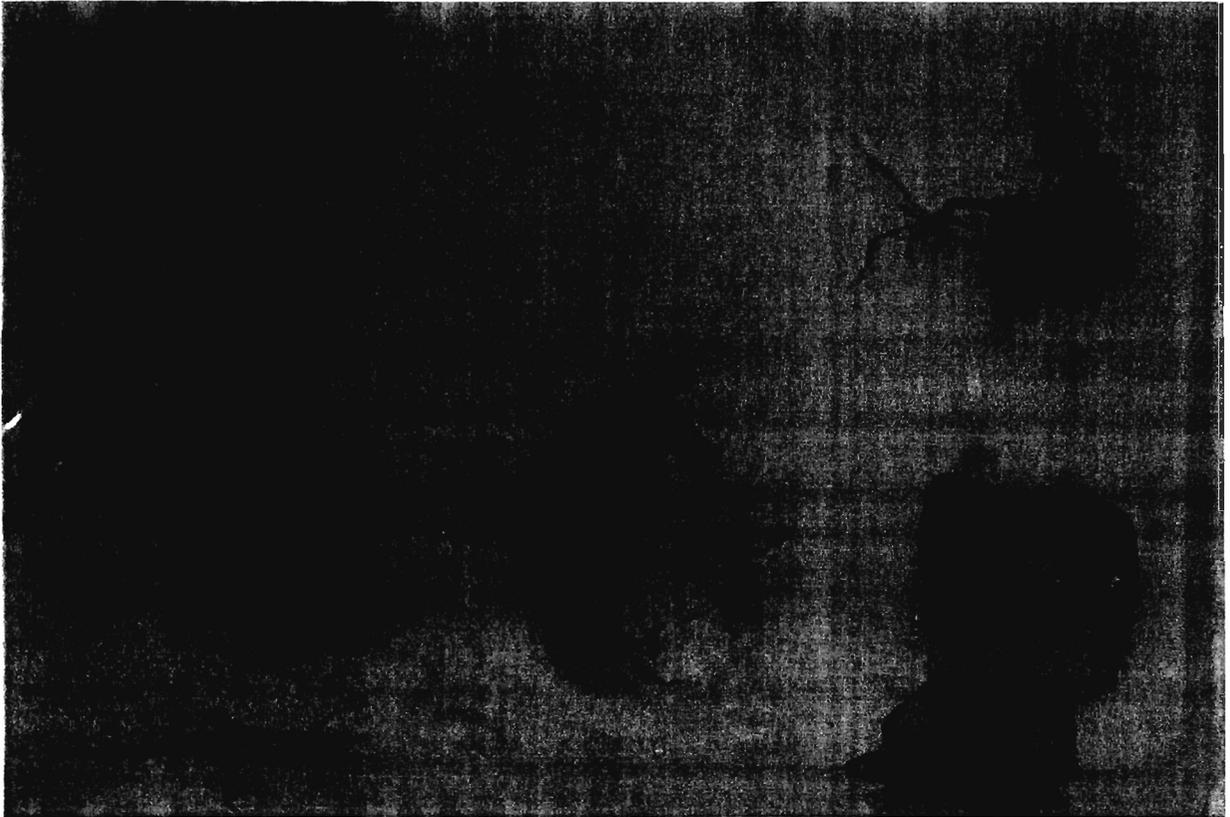
6.0 APPENDIX



Picture 1. Picture showing the set-up for behavioural experiments.



Picture 2. Picture taken during behavioural experiments and showing caprellids regrouping over mussels, more specifically over the siphon area.



Picture 3. Picture taken during behavioural experiments and showing caprellids choosing mussels over pebbles.

mutica sur des structures d'élevage sont probablement favorisées par un accès facile à une source constante et abondante de matière organique particulière (plancton, moulées ou fèces). Par comparaison, les autres amphipodes envahisseurs semblent s'implanter plutôt rapidement dans le milieu naturel et peuvent causer de graves préjudices à l'écosystème (p. ex., Van der Velde *et al.*, 2000; Devin et Beisel, 2007; Bollache *et al.*, 2008). L'étroite association entre *C. mutica* et les structures artificielles suggère que parmi toute une série de caractéristiques susceptibles de faire d'une espèce un bon envahisseur (Van der Velde *et al.*, 2000), celle décrite comme « commensale avec les activités humaines » est particulièrement importante, autant pour l'introduction initiale que pour l'établissement et l'essor subséquent des populations. À la lumière du présent travail, et dans le cas spécifique de *C. mutica*, on peut d'ailleurs se demander s'il ne serait pas plus juste d'évoquer la caractéristique « contramensale avec les activités humaines »! Il est certain que *C. mutica* est considérée comme une menace potentielle pour la biodiversité et les activités économiques, bien qu'à ce jour on ne lui connaisse aucun impact sur les écosystèmes naturels.

De fait, l'ensemble des expériences de terrain sur l'interaction entre *C. mutica* et les moules a démontré que cette interaction était de nature contramensale. Il a été établi dans ce mémoire que la présence des caprelles pouvait réduire la condition nutritionnelle du naissain de moules, ce qui explique la croissance moindre des moules dans les installations mytilicoles infestées. La compétition par interférence trophique fut rejetée comme explication puisque tout au long des expériences, les valves des moules sont demeurées

ouvertes et ces dernières ne semblaient en rien perturbées par les déplacements des caprelles. C'est donc la compétition pour la nourriture qui a été identifiée comme responsable de la diminution de la condition nutritionnelle des moules. Non seulement les caprelles entrent en compétition avec les moules, mais elles semblent bénéficier du courant engendré par le pompage (ventilation et filtration) des moules pour leur sous-tirer une nourriture sur le point d'être aspirée, ce qui qualifie le mécanisme sous-tendant l'interaction contramensale comme du cleptoparasitisme. Le fait que les caprelles sélectionnent les moules comme substrat préférentiel vient renforcer cette hypothèse. Un tel comportement de cleptoparasitisme a déjà été évoqué pour d'autres espèces de caprelles à l'égard de particules captées par des hydrozoaires (Bavestrello *et al.*, 1996; Caine, 1998). La dépendance sur des courants externes est cohérente avec ce que certains pensent être l'histoire évolutive des caprelles qui seraient issus d'un ancêtre corophioïdé (Myers and Lowry, 2003). Deux principaux modes d'alimentation ont été reconnus chez les corophioïdés filtreurs : l'alimentation à l'intérieur de leur tube par ingestion de particules aspirées par un courant généré par le corophioïdé et l'alimentation à l'extérieur de leur tube sur des particules entraînées par des courants externes, ce dernier mode constituant un premier pas vers l'évolution des caprellidés actuels.

À la lumière de ces résultats, il serait intéressant de répéter nos expériences dans le but de valider et quantifier la consommation de microalgues par les caprelles en présence et en absence de moules en étudiant les contenus stomacaux. En utilisant un éventail plus large de grosseurs de particules algales, plus représentatif de celui retrouvé en milieu

naturel, il serait possible de vérifier la sélectivité alimentaire en fonction de la taille des caprelles.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abrams, P.A. 1987. On classifying interactions between populations. *Oecologia* 73: 272–281.
- Aoki, M. 1997. Comparative study of mother-young association in caprellid amphipods: Is maternal care effective? *J. Crustac. Biol.* 17: 447–458.
- Aoki, M. 1999. Morphological characteristics of young, maternal care behaviour and microhabitat use by caprellid amphipods. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 79: 629–638.
- Aoki, M. et T. Kikuchi. 1991. Two types of maternal care for juveniles observed in *Caprella monoceros* Mayer, 1890 and *Caprella decipiens* Mayer, 1890 (Amphipoda : Caprellidae). *Hydrobiologia* 223: 229–237.
- Arimoto, I. 1976. Taxonomic studies of caprellids (Crustacea, Amphipoda, Caprellidae) found in the Japanese and adjacent waters. *Spec. Publ. Seto Mar. Biol. Lab., Ser. III*: v + 229 p.
- Arthur, W. 1986. On the complexity of a simple environment: competition, resource partitioning and facilitation in a 2-species *Drosophila* system. *Phil. Tr. R. Soc. Lond., Ser. B-Biol. Sci.* 313: 471–508.
- Arthur, W. et P. Mitchell. 1989. A revised scheme for the classification of population interactions. *Oikos* 56: 141–143.
- Ashelby, C. 2005. The occurrence and distribution of non-native fauna in Harwich Harbour and the Stour and Orwell estuaries, including new records of *Caprella mutica* Schurin 1935 and *Bugula stolonifera* Ryland 1960. *Essex Natur.* 22: 103–116.
- Ashton, G.V. 2006. Distribution and dispersal of the non-native caprellid amphipod, *Caprella mutica* Schurin 1935. Ph.D. thesis, Univ. Wales, Swansea, Wales: 180 p.
- Ashton, G.V., K. Boos, R. Shucksmith et E. Cook. 2006. Risk assessment of hull fouling as a vector for marine non-natives in Scotland. *Aquat. Invas.* 1: 214–218.
- Ashton, G.V., K.J. Willis, E.J. Cook et M. Burrows. 2007a. Distribution of the introduced amphipod, *Caprella mutica* Schurin, 1935 (Amphipoda: Caprellida: Caprellidae) on the west coast of Scotland and a review of its global distribution. *Hydrobiologia* 590: 31–41.
- Ashton, G.V., K.J. Willis, M.T. Burrows et E.J. Cook. 2007b. Environmental tolerance of *Caprella mutica*: Implications for its distribution as a marine non-native species. *Mar. Environ. Res.* 64: 305–312.

- Ashton, G.V., E.I. Riedlecker et G.M. Ruiz. 2008a. First non-native crustacean established in coastal waters of Alaska. *Aquat. Biol.* 3: 133–137.
- Ashton, G.V., M.I. Stevens, M.C. Hart, D.H. Green, M.T. Burrows, E.J. Cook et K.J. Willis. 2008b. Mitochondrial DNA reveals multiple Northern Hemisphere introductions of *Caprella mutica* (Crustacea, Amphipoda). *Mol. Ecol.* 17: 1293–1303.
- Astudillo, J.C., M. Bravo, C.P. Dumont et M. Thiel. 2009. Detached aquaculture buoys in the SE Pacific: potential dispersal vehicles for associated organisms. *Aquat. Biol.* 5: 219–231.
- Bavestrello, G., C. Cerrano, R. Cattaneo-Vietti et M. Sarà. 1996. Relations between *Eudendrium glomeratum* (Cnidaria, Hydromedusae) and its associated vagile fauna. *Sci. Mar.* 60: 137–143.
- Blinn, D.W. et D.B. Johnson. 1982. Filter-feeding of *Hyaella montezuma*, an unusual behavior for a freshwater amphipod. *Freshwat. Invertebr. Biol.* 1: 48–52.
- Bollache, L., J.T.A. Dick, K.D. Farnsworth et W.I. Montgomery. 2008. Comparison of the functional responses of invasive and native amphipods. *Biol. Lett.* 4: 166–169.
- Bourque, D.T., T. Landry, J. Davidson et N. McNair. 2003. Impact of an invasive tunicate in the Atlantic Canada : recruitment and competition. *J. Shellfish Res.* 22: 320.
- Braithwaite, R.A. et L.A. McEvoy. 2005. Marine biofouling on fish farms and its remediation. *Adv. Mar. Biol.* 47: 215–252.
- Brockmann, H.J. et C.J. Barnard. 1979. Kleptoparasitism in birds. *Anim. Behav.* 27: 487–514.
- Buschbaum, C. et L. Gutow. 2005. Mass occurrence of an introduced crustacean (*Caprella cf. mutica*) in the south-eastern North Sea. *Helgoland Mar. Res.* 59: 252–253.
- Bynum, K.H. 1978. Reproductive biology of *Caprella penantis* Leach, 1814 (Amphipoda: Caprellidae) in North Carolina, USA. *Est. Coast. Mar. Sci.* 7: 473–485.
- Caine, E.A. 1974. Comparative functional morphology of feeding in three species of caprellids (Crustacea, Amphipoda) from the northwestern Florida Gulf coast. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 15: 81–96.
- Caine, E.A. 1977. Feeding mechanisms and possible resource partitioning of the Caprellidae (Crustacea: Amphipoda) from Puget Sound, USA. *Mar. Biol.* 42: 331–336.
- Caine, E.A. 1978. Habitat adaptations of North American caprellid Amphipoda (Crustacea). *Biol. Bull.* 155: 288–296.

- Caine, E.A. 1980. Ecology of two littoral species of caprellid amphipods (Crustacea). *Mar. Biol.* 56: 327–335.
- Caine, E.A. 1989. Relationship between wave activity and robustness of caprellid amphipods. *J. Crustac. Biol.* 9: 425–431.
- Caine, E.A. 1991a. Caprellid amphipods: Fast food for the reproductively active. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 148: 27–33.
- Caine, E.A. 1991b. Reproductive behaviour and sexual dimorphism of a caprellid amphipod. *J. Crustac. Biol.* 11: 56–63.
- Caine, E.A. 1998. First case of caprellid amphipod-hydrozoan mutualism. *J. Crustac. Biol.* 18: 317–320.
- Camillo, C.D., M. Bo., A. Lavorato, C. Morigi, M. Segre-Reinach, S. Puce et G. Bavestrello. 2008. Foraminifers epibiotic on *Eudendrium* (Cnidaria: Hydrozoa) from the Mediterranean Sea. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 88: 485–489.
- Carlton, J.T. 1979. History, biogeography, and ecology of the introduced marine and estuarine invertebrates of the Pacific coast of North America. Ph.D. thesis, University of California, Davis: 904 p.
- Carlton, J.T. 1985. Transoceanic and interoceanic dispersal of coastal marine organisms: the biology of ballast water. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 23: 313–371.
- Claereboudt, M.R., D. Bureau, J. Côté et J.H. Himmelman. 1994. Fouling development and its effect on the growth of juvenile giant scallops (*Placopecten magellanicus*) in suspended culture. *Aquaculture* 121: 327–342.
- Cohen, A.N. et J.T. Carlton. 1995. Nonindigenous aquatic species in a United States estuary: A case study of the biological invasions of the San Francisco Bay and delta. A report for the United States Fish and Wildlife Service, Washington, DC and the National Sea Grant College Program, Connecticut Sea Grant Program, No. CONNT95002: 272 p.
- Conlan, K.E. 1989. Delayed reproduction and adult dimorphism in males of the amphipod genus *Jassa* (Corophioidea, Ischyroceridae) – an explanation for systematic confusion. *J. Crustac. Biol.* 9: 601–625.
- Conlan, K.E. 1991. Precopulatory mating behavior and sexual dimorphism in the amphipod Crustacea. *Hydrobiologia* 223: 255–282.
- Cook, E.J., M. Jahnke, F. Kerchof, D. Minchin, M. Faasse, K. Boos et G. Ashton. 2007a. European expansion of the introduced amphipod *Caprella mutica* Schurin 1935. *Aquat. Invas.* 2: 411–421.

- Cook, E.J., K.J. Willis et M. Lozano-Fernandez. 2007b. Survivorship, growth and reproduction of the non-native *Caprella mutica* Schurin, 1935 (Crustacea: Amphipoda). *Hydrobiologia* 590: 55–64.
- Cook, E.J., R. Shucksmith, H. Orr, G.V. Ashton et J. Berge. 2010. Fatty acid composition as a dietary indicator of the invasive caprellid, *Caprella mutica* (Crustacea: Amphipoda). *Mar. Biol.* 157: 19–27.
- Critchley, A.T. 1983. *Sargassum muticum*: a taxonomic history including world-wide and western Pacific distributions. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 63: 617–625.
- Critchley, A.T., W.F. Farnham et S.L. Morrell. 1983. A chronology of new European sites of attachment for the invasive brown alga, *Sargassum muticum*, 1973–1981. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 63: 799–811.
- de Sá, F.S., R.C. Nalesso et K. Paresgue. 2007. Fouling organisms on *Perna perna* mussels: Is it worth removing them? *Braz. J. Oceanogr.* 55: 155–161.
- Devin, S. et J.-N. Beisel. 2007. Biological and ecological characteristics of invasive species: a gammarid study. *Biol. Invas.* 9: 13–24.
- Dixon, I.M.T. et P.G. Moore. 1997. A comparative study on the tubes and feeding behaviour of eight species of corophoid Amphipoda and their bearing on phylogenetic relationships within the Corophioidea. *Phil. Tr. R. Soc. Lond., Ser. B-Biol. Sci.* 352: 93–112.
- Druehl, L. 1973. Marine transplantations. *Science* 179: 12.
- Dubiaski-Silva, J. et S. Masunari. 2008. Natural diet of fish and crabs associated with the phytal community of *Sargassum cymosum* C. Agardh, 1820 (Phaeophyta, Fucales) at Ponta das Garoupas, Bombinhas, Santa Catarina State, Brazil. *J. Nat. Hist.* 42: 1907–1922.
- Fedotov, P.A. 1992. Population and production biology of amphipod *Caprella mutica* in Poyset Bay, Sea of Japan. *Russ. J. Mar. Biol.* 17: 224–230.
- Filgueira, R., U. Labarta et M.J. Fernandez-Reiriz. 2008. Effect of condition index on allometric relationships of clearance rate in *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 43: 391–398.
- Frey, M.A., H.N. Gartner, C.C. Murray et T.W. Therriault. 2009. First confirmed records of the non-native amphipod *Caprella mutica* (Schurin 1935) along the coast of British Columbia, Canada, and the potential for secondary spread via hull fouling. *Aquat. Invas.* 4: 495–499.
- Genzano, G.N. 2005. Trophic ecology of a benthic intertidal hydroid, *Tubularia corcea*, at Mar del Plata, Argentina. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 85: 307–312.

- Grabowski, M., K. Bacela et A. Konopacka. 2007. How to be an invasive gammarid (Amphipoda: Gammaroidea) – comparison of life history traits. *Hydrobiologia* 590: 75–84.
- Grosholz, E. 2002. Ecological and evolutionary consequences of coastal invasions. *Tr. Ecol. Evol.* 117: 22–27.
- Guerra-García, J.M. 2001. Habitat use of the Caprellidea (Crustacea: Amphipoda) from Ceuta, North Africa. *Ophelia* 55: 27–38.
- Guerra-García, J.M. et J.M.T. De Figueroa. 2009. What do caprellids (Crustacea: Amphipoda) feed on? *Mar. Biol.* 156: 1881–1890.
- Guerra-García, J.M. et I. Takeuchi. 2004. The Caprellidea (Crustacea: Amphipoda) from Tasmania. *J. Nat. Hist.* 38: 967–1044.
- Highsmith, R.C. 1985. Floating and algal rafting as potential dispersal mechanisms in brooding invertebrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 25: 169–179.
- Hines A.H. et G.M. Ruiz. 2000. Biological invasions of cold-water ecosystems: ballast-mediated introductions in Port Valdez/Prince William Sound, Alaska. Report submitted to the Regional Citizens' Advisory Council of Prince William Sound. En ligne www.pwsrca.org/docs/d0018502.pdf (consulté en février 2009).
- Hodge, S. et W. Arthur. 1996. Contramensal interactions between species. *Oikos* 77: 371–375.
- Holbrook, S.J. et R.J. Schmitt. 1992. Causes and consequences of dietary specialization in surfperches: Patch choice and intraspecific competition. *Ecology* 73: 402–412.
- Hosono, T. et H. Munehara. 2001. Caprellids (Crustacea, Amphipod, Caprellidea) from Usujiri, Pacific coast of southern Hokkaido. *Bull. Fish. Sci., Hokkaido Univ.* 52: 11–37.
- Inglis, G., N. Gust, I. Fitridge, O. Floerl, C. Woods, B. Hayden et G. Fenwick. 2006. Port of Timaru. Baseline survey for non-indigenous marine species (Research Project ZBS2000/04). *Biosecurity N.Z. Tech. Pap. No 2005/06*: 93 p.
- Ito, A., H. Wada et M.N. Aoki. 2008. Phylogenetic analysis of caprellid and corophioid amphipods (Crustacea) based on the 18S rRNA gene, with special emphasis on the phylogenetic position of Phtisicidae. *Biol. Bull. (Woods Hole)* 214: 174–181.
- Iyengar, E.V. 2002. Sneaky snails and wasted worms: kleptoparasitism by *Trichotropis cancellata* (Mollusca, Gastropoda) on *Serpula columbiana* (Annelida, Polychaeta). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 244: 153–162.

- Iyengar, E.V. 2004. Host specific performance and host use in the kleptoparasitic marine snail *Trichotropis cancellata*. *Oecologia* 138: 628–639.
- Iyengar, E.V. 2005. Seasonal feeding-mode changes in the marine facultative kleptoparasite *Trichotropis cancellata* (Gastropoda, Capulidae): trade-offs between trophic strategy and reproduction. *Can. J. Zool.* 83: 1097–1111.
- Iyengar, E.V. 2007. Suspension feeding and kleptoparasitism within the genus *Trichotropis* (Gastropoda: Capulidae). *J. Moll. Stud.* 74: 55–62.
- Iyengar, E.V. 2008. Kleptoparasitic interactions throughout the animal kingdom and a re-evaluation, based on participant mobility, of the conditions promoting the evolution of kleptoparasitism. *Biol. J. Linn. Soc.* 93: 745–762.
- Kawashima, H., I. Takeuchi et M. Ohnishi. 1999. Fatty acid compositions in four of caprellid amphipod species (Crustacea) from Otsuchi and Mutsu Bays in northern Japan. *J. Jpn. Oil Chem. Soc.* 48: 595–599.
- Keith, D.E. 1969. Aspects of feeding in *Caprella californica* Stimpson and *Caprella equilibra* Say (Amphipoda). *Crustaceana* 16: 119–124.
- Krapp-Schickel, T. 1993. Do algal-dwelling amphipods react to the 'critical zones' of a coastal slope? *J. Natur. Hist.* 27: 883–900.
- Krapp-Schickel, T. et I. Takeuchi. 2005. A new species of *Caprella* (Amphipoda: Caprellidae) from the Cape Verde Islands (Atlantic), with note on Mediterranean *Caprella liparotensis*. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 85: 93–100.
- Laubitz, D.R. 1970. Studies on the Caprellidae (Crustacea, Amphipoda) in the American North Pacific. *Natl. Mus. Nat. Sci. Can., Publ. Biol. Oceanogr.* 1: 89 p.
- Laubitz, D.R. 1972. The Caprellidae (Crustacea, Amphipoda) of Atlantic and Arctic Canada. *Natl. Mus. Nat. Sci. Can., Publ. Biol. Oceanogr.* 4: 82 p.
- Lauerman, L.M.L. 1998. Diet and feeding behaviour of the deep-water sea star *Rathbunaster californicus* (Fisher) in the Monterey Submarine Canyon. *Bull. Mar. Sci.* 63: 523–530.
- LeBlanc, A.R., T. Landry et G. Miron. 2003. Fouling organisms of the blue mussel *Mytilus edulis*: their effect on nutrient uptake and release. *J. Shellfish Res.* 22: 633–638.
- LeBlanc, N., J. Davidson, R. Tremblay, M. McNiven et T. Landry. 2007. The effect of anti-fouling treatments for the clubbed tunicate on the blue mussel, *Mytilus edulis*. *Aquaculture* 264: 205–213.

- Lesser, M.P., S.E. Shumway, T. Cucci et J. Smith. 1992. Impact of fouling organisms on mussel rope culture: Interspecific competition for food among suspension-feeding invertebrates. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 165: 91–102.
- Lewbel, G.S. 1978. Sexual dimorphism and intraspecific aggression, and their relationship to sex ratios in *Caprella gorgonia* Laubitz & Lewbel (Crustacea: Amphipoda: Caprellidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 33: 133–151.
- Lewis, P.N., D.M. Bergstrom et J. Whinam. 2006. Barging in: a temperate marine community travels to the subantarctic. *Biol. Invas.* 8: 787–795.
- Lim, S.T.A. et C.G. Alexander. 1986. Reproductive behaviour of the caprellid amphipod, *Caprella scaura typica*, Mayer 1890. *Mar. Behav. Physiol.* 12: 217–230.
- Locke, A., J.M. Hanson, K.M. Ellis, J. Thompson et R. Rochette. 2007. Invasion of the southern Gulf of St. Lawrence by the clubbed tunicate (*Styela clava* Herdman): Potential mechanisms for invasions of Prince Edward Island estuaries. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 342: 69–77.
- Lodeiros, C.J.M. et J.H. Himmelman. 1996. Influence of fouling on the growth and survival of the tropical scallop, *Euvola* (Pecten) *ziczac* (L. 1758) in suspended culture. *Aquacult. Res.* 27: 749–756.
- Marelli, D.C. 1981. New records for Caprellidae in California, and notes on a morphological variant of *Caprella verrucosa* Boeck, 1871. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 94: 654–662.
- Martin, D.M. 1977. A survey of the Family Caprellidae (Crustacea, Amphipoda) from selected sites along the Northern California coast. *Bull. South Calif. Acad. Sci.* 76: 146–167.
- McCain, J.C. 1968. The Caprellidae (Crustacea: Amphipoda) of the western North Atlantic. *Smithsonian Natl. Mus. Bull.* 278: 147 p.
- McKindsey, C.W., T. Landry, F.X. O’Beirn et I.M. Davies. 2007. Bivalve aquaculture and exotic species: a review of ecological considerations and management issues. *J. Shellfish Res.* 26: 281–294.
- Michel, K., S. Nauwelaerts, E. Stamhuis et K. Boos. 2007. Is the Japanese skeleton shrimp *Caprella mutica* a filter feeder? I. Head morphology and kinematics. *Comp. Bioch. Physiol. Part A* 146: S125 (résumé seulement).
- Mohammad, M.B.M. 1976. Relationship between biofouling and growth of the pearl oyster, *Pinctada fucata* (Gould) in Kuwait, Arabian Gulf. *Hydrobiologia* 51: 129–138.
- Møller, L.F. et H.U. Riisgård. 2006. Filter feeding in the burrowing amphipod *Corophium volutator*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 322: 213–224.

- Morissette, S. et J.H. Himmelman. 2000. Subtidal food thieves: interactions of four invertebrate kleptoparasites with the sea star *Leptasterias polaris*. *Anim. Behav.* 60: 531–543.
- Myers, A.A. et J.K. Lowry. 2003. A phylogeny and a new classification of the Corophiidea Leach, 1814 (Amphipoda). *J. Crustac. Biol.* 23: 443–485.
- Nakajima, K. et I. Takeuchi. 2008. Rearing method for *Caprella mutica* (Malacostraca: Amphipoda) in an exhibition tank in the port of Nagoya Public Aquarium, with notes on reproductive biology. *J. Crustac. Biol.* 28: 171–174.
- Nauwelaerts, S., K. Michel, E. Stamhuis et K. Boos. 2007. Is the Japanese skeleton shrimp *Caprella mutica* a filter feeder? II. Mechanics. *Comp. Bioch. Physiol. Part A* 146: S126 (résumé seulement).
- O’Gorman, E., R. Enright et M. Emmerson. 2008. Predator diversity enhances secondary production and decreases the likelihood of trophic cascades. *Oecologia* 158: 557–567.
- Paetzold, S.C., J. Davidson et D. Giberson. 2008. Responses of *Mitrella lunata* and *Caprella* spp., potential tunicate micropredators, in Prince Edward Island estuaries to acetic acid anti-fouling treatments. *Aquaculture* 285: 96–101.
- Page, H.M., J.E. Dugan, C.S. Culver et J.C. Hoesterey. 2006. Exotic invertebrate species on offshore oil platforms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 325: 101–107.
- Page, H.M., J.E. Dugan, D.M. Schroeder, M.M. Nishimoto, M.S. Love et J.C. Hoesterey. 2007. Trophic links and condition of a temperate reef fish: Comparisons among offshore oil platform and natural reef habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 344: 245–256.
- Parries, S.C. et L.R. Page. 2003. Larval development and metamorphic transformation of the feeding system in the kleptoparasitic snail *Trichotropis cancellata* (Mollusca, Caenogastropoda). *Can. J. Zool.* 81: 1650–1661.
- Pederson, J., R. Bullock, J. Carlton, J. Dijkstra, N. Dobroski, P. Dyrinda, R. Fisher, L. Harris, N. Hobbs, G. Lambert, E. Lazo-Wasem, A. Mathieson, M.-P. Miglietta, J. Smith, J. Smith III et M. Tyrrell. 2003. Marine invaders in the Northeast. Rapid assessment survey of non-native and native marine species of float floating dock communities. Massachusetts Institute of Technology Sea Grant College Program Publication No. 05-3: 40 p.
- Plana, S. et M. Le Penneç. 1991. Alterations in the digestive diverticula and nutritional consequences in the clam *Ruditapes philippinarum* infected by a *Vibrio*. *Aquat. Living Resour.* 4: 255–264.
- Platvoet, D., R.H. De Bruyne et A.W. Gmelig Meyling. 1995. Description of a new *Caprella*-species from Netherlands: *Caprella macho* nov. spec. (Crustacea, Amphipoda, Caprellidea). *Bull. Zool. Mus.* 15: 1–4.

- Platvoet, D., J.T.A. Dick, N. Konijnendijk et G. van der Velde. 2006. Feeding on microalgae in the invasive Ponto-Caspian amphipod *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894). *Aquat. Ecol.* 40: 237–245.
- Riedlecker, E.I., G.V. Ashton et G.M. Ruiz. 2009. Geometric morphometric analysis discriminates native and non-native species of Caprellidae in western North America. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 89: 535–542.
- Riisgård, H.U. 2007. Biomechanics and energy cost of the amphipod *Corophium volutator* filter-pump. *Biol. Bull.* 212: 104–114.
- Rotschild, M. et T. Clay. 1952. Fleas, flukes and cuckoos. London: Collins: 160p.
- Rueness, J. 1989. *Sargassum muticum* and other introduced Japanese macroalgae: biological pollution of European coasts. *Mar. Poll. Bull.* 20: 173–176.
- Sainte-Marie, B. 1986. Feeding and swimming of lysianassid amphipods in a shallow cold-water bay. *Mar. Biol.* 91: 219–229.
- Sainte-Marie, B. 1991. A review of the reproductive bionomics of aquatic gammaridean amphipods: variation of life history traits with latitude, depth, salinity and superfamily. *Hydrobiologia* 223: 189–227.
- Sainte-Marie, B. et P. Brunel. 1985. Suprabenthic gradients of swimming activity by cold-water gammaridean amphipod Crustacea over a muddy shelf in the Gulf of St. Lawrence. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 23: 57–69.
- Sano, M., M. Omori et K. Taniguchi. 2003. Predator-prey systems of drifting seaweed communities off the Tohoku coast, northern Japan, as determined by feeding habit analysis of phytal animals. *Fish. Sci.* 69: 260–268.
- Saunders, C.G. 1966. Dietary analysis of caprellids (Amphipoda). *Crustaceana* 10: 314–416.
- Schevchenko, O.G., T.Y. Orlova et S.I. Maslennikov. 2004. Seasonal dynamics of the diatoms of the genus *Chaetoceros* Ehrenberg in Amursky Bay (Sea of Japan). *Russ. J. Mar. Biol.* 30: 11–19.
- Schurin, A. 1935. Zur Fauna der Caprelliden der Bucht Peters des Grossen (Japanisches Meer). *Zool. Anz.* 122: 198–203.
- Setzer, R. et C. Link. 1971. The wandering of *Sargassum muticum* and other relations. *Stomatopod* 2: 5–6.
- Shucksmith, R., E.J. Cook, D.J. Hughes et M.T. Burrows. 2009. Competition between the non-native amphipod *Caprella mutica* and two native species of caprellids *Pseudoprotella phasma* and *Caprella linearis*. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 89: 1125–1132.

- SITI (Système d'information taxonomique intégré). 2009. En ligne : www.itis.gov. (consulté en février 2009).
- Su, X., H. Xiao, Y. Yan et L. Huang. 2008. Effect of fouling organisms on food uptake and nutrient release of scallop (*Chlamys nobilis*, Reeve) cultured in Daya bay. *J. Ocean Univ. Chin.* 7: 93–96.
- Takeuchi, I. 1995. Suborder Caprellidea. pp 193–205 *dans* S. Nishimura (éd.), Guide to seashore animals of Japan with color pictures and keys. Vol. II, Hoikusha, Japon.
- Takeuchi, I. et R. Hirano. 1991. Growth and reproduction of *Caprella danilevskii* (Crustacea: Amphipoda) reared in the laboratory. *Mar. Biol.* 110: 391–397.
- Takeuchi, I. et R. Hirano. 1995. Clinging behavior of the epifaunal caprellids (Amphipoda) inhabiting the Sargassum zone on the Pacific coast of Japan, with its evolutionary implications. *J. Crustac. Biol.* 15: 481–492.
- Takeuchi, I., R. Kuwabara, R. Hirano et H. Yamakawa. 1987. Species of the Caprellidea (Crustacea: Amphipoda) of the *Sargassum* zone on the Pacific coast of Japan. *Bull. Mar. Sci.* 41: 253–267.
- Takeuchi, I., S. Takahashi, S. Tanabe et N. Miyazaki. 2001. *Caprella* watch: a new approach for monitoring butyltin residues in the ocean. *Mar. Env. Res.* 52: 97–113.
- Taylor, J.J., P.C. Southgate et R.A. Rose. 1997. Fouling animals and their effect on the growth of silver-lip pearl oysters, *Pinctada maxima* (Jameson) in suspended cultures. *Aquaculture* 153: 31–40.
- Thiel, M. 1997. Another caprellid amphipod with extended parental care: *Aeginina longicornis*. *J. Crustac. Biol.* 17: 275–278.
- Thiel, M. 2003. Extended parental care in crustaceans – an update. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 76: 205–218.
- Thiel, M., J.M. Guerra-Garcia, D.A. Lancelotti et N. Vasquez. 2003. The distribution of littoral caprellids (Crustacea: Amphipoda: Caprellidea) along the Pacific coast of continental Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 76: 297–312.
- Thiel, M. et L. Gutow. 2005a. The ecology of rafting in the marine environment. I. The floating substrata. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 42: 181–263.
- Thiel, M. et L. Gutow. 2005b. The ecology of rafting in the marine environment. II. The rafting organisms and community. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 43: 279–418.
- Tierney, T.D., F. Kane, O. Naughton, P. O'Donohoe, L. Copley et D. Jackson. 2004. On the occurrence of the caprellid amphipod, *Caprella mutica* Schurin 1935, in Ireland. *Ir. Nat. J.* 27: 437–439.

- Turcotte, C. et B. Sainte-Marie. 2009. Biological synopsis of the japanese skeleton shrimp (*Caprella mutica*). Can. Manuscr. Rep. Fish. Aquat. Sci. 2903: vii + 28 p.
- Van der Velde, G., S. Rajagopal, B. Kelleher, I.B.Musko et A. Bij de Vaate. 2000. Ecological impact of crustaceans invaders: General considerations and examples from the Rhine River. pp. 3–33 *dans* J.C. von Vaupel Klein et R. Schram (éds), The Biodiversity Crisis and Crustacea, Crustacean Issues 12, Balkema, Rotterdam.
- Vassilenko, S.V. 1991. Ecophysiological characteristic of some common caprellids species in Possjet Bay (the Japan Sea). Hydrobiologia 223: 181–187.
- Vassilenko, S.V. 2006. Caprellids *dans* Adrianov, E.V. (Ed.), Biota for the Russian Waters of the Sea of Japan Vol. 4.
- Vollrath, F. 1984. Kleptobiotic interactions in invertebrates *dans* Barnard, C.J. (ed.), Producers and scroungers. Chapman & Hall, New-York: pp. 61–94.
- Williamson, M.H. 1972. The analysis of biological populations. London: Arnold.
- Willis, K.J., E.J. Cook, M. Lozano-Fernandez, et I. Takeuchi. 2004. First record of the alien caprellid amphipod, *Caprella mutica* for the UK. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 84: 1027–1028.
- Woods, C.M.C. 2009. Caprellid amphipods: An overlooked marine finfish aquaculture resource? Aquaculture 289: 199–211.

