

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**DYNAMIQUE DE POPULATION DANS DES HABITATS
CONTRASTANTS : DISTRIBUTION ET FACTEURS LIMITANTS POUR
LA MOULE *MYTILUS* SPP. AUX MÉDIOLITTORAL ET
INFRALITTORAL DANS L'ESTUAIRE DU SAINT-LAURENT**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en Océanographie

en vue de l'obtention du grade de M.Sc. maître ès sciences

PAR

© HELMI HAMDI

Juin 2013

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 :

Gesche Winkler, présidente de jury, ISMER/UQAR

Ladd Johnson, directeur de recherche, Université Laval

Philippe Archambault, codirecteur de recherche, ISMER/UQAR

Chris Mckindsey, codirecteur de recherche, Pêches et Océans Canada

**André Martel, examinateur externe, Musée canadien de la Nature / Université de
Montréal**

Dépôt initial le 21 décembre 2010

Dépôt final le 19 juin 2013

Je dédie ce travail
à mes chers parents

REMERCIEMENTS

Je tiens vivement à remercier :

Dr Ladd Johnson, mon directeur de maîtrise, pour m'avoir permis de réaliser cette maîtrise. Je le remercie pour ses conseils, ses critiques, son exigence, sa grande patience et ses impatiences qui ont largement contribué à l'amélioration de ce travail. Son expérience de terrain m'a été plus que bénéfique. Je le remercie également pour la liberté de travail qu'il m'a accordée.

Dr Philippe Archambault, mon codirecteur académique, pour m'avoir proposé ce sujet. Je le remercie également pour le temps qu'il m'a consacré. Je tiens à le remercier aussi pour ces conseils sur le plan pédagogique et méthodologique dont il a bien voulu me gratifier.

Dr Chris Mckindsey, codirecteur entreprise, pour avoir accepté de m'encadrer pendant mon terrain à l'IML (Institut Maurice-Lamontagne). Son raisonnement cartésien m'a permis de faire attention à plusieurs détails des expériences de terrain.

Je tiens aussi à remercier la présidente, le Dr Gesche Winkler (UQAR/ISMER), et le membre externe, le Dr André Martel (Musée canadien de la Nature), d'avoir bien jugé de mon travail.

Ce travail n'aurait pu être réalisé sans le soutien financier de Pêches et Océans Canada, Québec-Océan et le CRSNG. L'étude s'inscrit dans une étude plus large initiée par le CRSNG sur le développement et la validation d'un modèle de dynamique écosystémique pour l'Estuaire et le golfe du Saint-Laurent (EGSL).

Je remercie aussi les techniciens de l'IML (Isabelle Bérubé, Paul Robichaud, François Roy et Andréa Weise) pour leur aide pendant le terrain. Ainsi que Mathieu Morin

(Université Laval) pour les plongées glaciales réalisées pendant le terrain. Je remercie aussi les propriétaires de certaines résidences dans notre zone d'étude pour nous avoir offert le droit de passage.

Je remercie et dédit ce travail à ma famille qui n'a cessé de m'encourager malgré le fait qu'elle m'ait dit : «*Pourquoi aller au bout du monde (et du Québec) pour étudier des moules? Mais ce n'est pas ça qui manque, ici, les moules!* » Cette expérience québécoise m'a été très bénéfique puisqu'elle m'a permis de découvrir et de maîtriser plusieurs approches et techniques de travail.

AVANT-PROPOS

Ce mémoire se répartit en trois parties. Dans le premier chapitre, il y a une brève introduction sur les mollusques marins, et notamment les moules appartenant à la famille des Mytilidés, suivie d'un résumé de l'état de connaissance sur la distribution bathymétrique des moules dans l'EGSL (Estuaire et golfe du Saint-Laurent). Dans le deuxième chapitre, je présenterais sous forme d'article une étude comparative de la moule bleue dans deux habitats contrastants : médiolittoral et infralittoral. Cette étude a impliqué des relevés et des expériences sur le terrain visant à examiner et comparer l'abondance, le recrutement et la croissance dans l'Estuaire maritime du Saint-Laurent (EMSL). Dans le troisième chapitre, j'exposerais sous forme de conclusion générale les résultats pertinents et des perspectives pour de futures études comparatives.

RÉSUMÉ

Les moules appartenant au genre *Mytilus* sont connues pour leur préférence de l'habitat médiolittoral et spécialement les côtes rocheuses. Elles sont, cependant, aussi signalées dans d'autres habitats, comme la zone infralittorale. Pour comprendre leur réelle distribution et ses facteurs limitants dans l'Estuaire maritime du Saint-Laurent (EMSL), on a examiné l'abondance, le recrutement et la croissance individuelle dans des habitats contrastants qui sont l'infralittoral et le médiolittoral. Les résultats primaires sont les suivants : (1) Les mesures quantitatives de l'abondance montrent que les moules sont abondantes dans le médiolittoral, mais 'absentes' dans l'infralittoral; (2) L'abondance des moules dans le médiolittoral décroît aussi de l'amont vers l'aval de l'EMSL; (3) les taux de croissance individuelle ont été cinq fois plus importants dans l'infralittoral ce qui suggère l'absence de limitation physiologique dans l'environnement; (4) Le recrutement a été deux fois plus important sur les collecteurs médiolittoraux que sur ceux dans le fond infralittoral, bien que ce recrutement n'apparaisse pas limitant dans les deux habitats. Parmi les trois échelles spatiales examinées (10 m, 100 m, et 10 km), la majeure partie de la variation du recrutement de moules se fait à petite échelle, ce qui suggère que des facteurs 'locaux' gouvernent ce processus démographique. Cela nous mène à l'hypothèse de la prédation, notamment par les étoiles de mer et les oursins, comme facteurs limitants la distribution et de l'abondance des moules dans les écosystèmes côtiers de l'EMSL. L'absence de populations infralittorales abondantes dans la zone d'étude ainsi que dans d'autres secteurs de l'Estuaire et le golfe du Saint-Laurent (EGSL) doit être prise en compte dans la gestion des écosystèmes en termes de production secondaire et dynamique des métapopulations.

Mots clés : *Mytilus; distribution entre habitats; abondance; recrutement, croissance; médiolittoral; invertébrés; infralittoral; Estuaire du Saint-Laurent*

ABSTRACT

Marine mussels of the genus *Mytilus* are typically associated with intertidal habitats, especially on rocky shores. They are, however, sometimes recorded in other habitats. To understand the true distribution and the factors limiting mussel distribution in the St. Lawrence maritime estuary (SLME), we contrasted the abundance, recruitment and individual growth between intertidal and subtidal habitats. (1) Quantitative surveys revealed that mussels are abundant in intertidal habitats but “absent” in subtidal habitats. (2) At intertidal sites, mussel abundance decreased from upstream to downstream along the coast of the St. Lawrence marine estuary (SLME); (3) individual growth rates were five times higher in subtidal habitats compared with intertidal habitats, suggesting that no physiological limitations exist in this environment; (4) recruitment was twice as high on intertidal collectors relative to subtidal collectors, but did not appear limiting in either habitat; (5) Over the three spatial scales examined (10 m, 100 m, and 10 km), most variation in mussel recruitment occurred at the smallest scale, suggesting that “neighborhood” factors govern this demographic process. Given these findings, we hypothesize that predation, especially sea stars and urchins, limit the extent of mussels in subtidal coastal habitats of the SLME. The lack of abundant subtidal mussel populations should be taken into account in ecosystem management, both in terms of secondary production and metapopulations dynamics.

Key words: *Mytilus; habitat distribution; abundance; recruitment, growth; intertidal; invertebrates; subtidal; St. Lawrence Estuary.*

TABLE DES MATIÈRES

<i>REMERCIEMENTS</i>	ix
<i>AVANT-PROPOS</i>	xi
<i>RÉSUMÉ</i>	xiii
<i>ABSTRACT</i>	xv
<i>TABLE DES MATIÈRES</i>	xvii
<i>LISTE DES TABLEAUX</i>	xix
<i>LISTE DES FIGURES</i>	xxi
<i>LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES</i>	xxiii
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE 1. DYNAMIQUE DE POPULATION DANS DES HABITATS CONTRASTANTS : DISTRIBUTION ET FACTEURS LIMITANTS POUR LA MOULE <i>MYTILUS</i> SPP. AUX MÉDIOLITTORAL ET INFRALITTORAL DANS L'ESTUAIRE DU SAINT-LAURENT'	9
<i>RÉSUMÉ</i>	11
Introduction	13
Methods	16
Results	20
Discussion	24
CHAPITRE 2. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES	31
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	37

LISTE DES TABLEAUX

Table 1 : Results of a mixed procedure for spatialvariation of subtidal recruits with site
(10 km), local (100 m) and neighborhood (10 m) effects..... 28

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Location of the 10 study sites in the St. Lawrence maritime estuary (Canada). From upstream to downstream, circles represent: Saint Ulric, Matane, Petit-Matane, Sainte Félicité, Grosses-Roches, Ilets. Méchins, Capucins, Cap Chat, and Sainte Anne-des-Monts..... 17

Figure 2. Mean adult mussel percent cover in the intertidal from upstream (Saint Ulric [1]) to downstream (Sainte-Anne-des-Monts [10]) (n = 18; number of quadrats sampled per site) 21

Figure 3. Mean log recruits numbers at 9 intertidal and subtidal intertidal sites from upstream (Saint-Ulric) to downstream (Sainte-Anne-des-Monts)..... 23

Figure 4. Regression of intertidal and subtidal recruitment at 9 sites along the South Shore of the St. Lawrence Maritime Estuary over a ca. 72-d period. Each point represents the mean of 6-12 collectors at each site..... 23

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

EGSL : Estuaire et golfe du Saint-Laurent

EMSL : Estuaire maritime du Saint-Laurent

ESL : Estuaire du Saint-Laurent

MES : Matière en suspension

MESL : Maritime Estuary of St. Lawrence

GSL : Golfe du Saint-Laurent

INTRODUCTION GÉNÉRALE

L'une des grandes questions actuelles en écologie est la compréhension de la dynamique des populations en vue de mieux comprendre leur répartition. Beaucoup d'approches sont utilisées, mais leur applicabilité est souvent restreinte à des groupes écologiques, des habitats bien définis et une échelle spatiale limitée. Cependant, plus récemment, le concept de métapopulation a été développé pour tenir compte de l'influence des différentes sous-populations sur la dynamique, à plus grande échelle, de l'ensemble des populations. Une métapopulation est ainsi définie comme un groupe de sous-populations, liées par des événements de dissémination, en équilibre dynamique avec des phases d'extinction et de recolonisation (Hanski & Gilpin 1991, Hanski 1999). Dans ce contexte, la persistance de certaines populations isolées, malgré des conditions défavorables, peut être expliquée par l'immigration d'individus provenant d'autres populations, qui maintiennent donc la connectivité au sein de la métapopulation. D'un autre côté, le taux d'extinction local est indirectement en fonction de facteurs écologiques tels que la taille des patches ou la prédation.

En milieu marin, beaucoup d'animaux ont un cycle vital complexe comprenant un stade larvaire, permettant généralement la dispersion, et une phase adulte au cours de laquelle la dispersion est plus limitée. La plupart des invertébrés benthiques ont un cycle de vie complexe incluant un stade adulte benthique et un court stade larvaire planctonique qui dure quelques semaines, au cours duquel les larves peuvent s'alimenter et se disperser. Les premières études sur les populations d'invertébrés marins, cependant, ont eu tendance à négliger le rôle de cette phase du cycle de vie (Gaines et al. 1985, Grosberg & Levitan 1992), mais ces questions d'apport larvaire sont maintenant bien reconnues sur le terrain (Possingham & Roughgarden 1990). Dans un contexte de métapopulation, de plus en plus d'attention est donnée aux rôles de l'apport larvaire et de la connectivité entre les sous-populations.

Dans les zones tempérées, les moules sont souvent des organismes dominants en milieu médiolittoral (Menge et al. 1994, Gutiérrez et al. 2003). Elles forment des bancs qui peuvent faciliter le développement de certaines espèces ou inhiber la présence d'autres espèces. Elles jouent donc un rôle prépondérant dans la dynamique de l'écosystème. C'est ce qu'on appelle un ingénieur d'écosystème (« Ecosystem Engineers » en anglais) car ces espèces ont la capacité de modifier ou de créer des habitats. Par exemple, les castors (ingénieurs allogéniques) modifient de façon irréversible le milieu en coupant du bois ou en créant des barrages. Les ingénieurs autogéniques créent eux-mêmes le milieu, comme les forêts de laminaires (Christie et al. 2009) ou les mangroves (Anthony & Gratiot 2012). Les moules peuvent également former des îlots de biodiversité tout en modifiant la structure sédimentaire du milieu (Norling & Kautsky 2008). Récemment, des bancs de bivalves ont été testés pour diminuer l'érosion, car ils permettent d'atténuer la force des vagues en augmentant l'élévation du sol et en permettant à la végétation de se développer (Borsje et al. 2011). Même si cet effet ne peut être généralisé à tous les sites (Buschbaum et al. 2009), il paraît primordial de mieux connaître le rôle des moules dans les milieux marins pour optimiser leur utilisation.

Les espèces de moules du genre *Mytilus* sont de loin les plus importantes mondialement et se trouvent dans les eaux subarctiques, boréales, ainsi que tempérées des deux hémisphères. Plusieurs facteurs intrinsèques permettent la forte dominance de moules dans la zone médiolittorale tels que la force d'attache par le byssus (Bell & Gosline 1996), l'organisation spatiale interne des lits de moules (van de Koppel et al. 2008) et la compétition pendant le recrutement (Grant 1977). L'intolérance physiologique aux températures externes et/ou dessiccation est le facteur principal qui détermine la limite supérieure des bancs de moules (Seed & Suchanek 1992). C'est pour cela qu'il devient rare de retrouver des populations de moules dans la zone médiolittorale supérieure même si les moules peuvent vivre dans des habitats variés (Kitching et al. 1959). En ce qui concerne la limite inférieure des moules, les études classiques de Paine (Paine 1966, 1969) ont mis l'emphase sur la prédation en tant que facteur déterminant. Les principales espèces prédatrices sont les étoiles de mer (Witman & Grange 1998, Gaymer et al. 2002,

Kamermans et al. 2009), les crabes (Kamermans et al. 2009) et les oiseaux marins (Guillemette et al. 1996, Larsen & Guillemette 2000). Cependant, la limite exacte peut varier fortement selon la région et les périodes de l'année (Reusch & Chapman 1997, Gaymer & Himmelman 2002, Terlizzi et al. 2003).

Face aux sources de mortalité, la reproduction permet de remplacer des individus perdus et même d'élargir l'aire de répartition. Le cycle de reproduction des moules inclut quatre phases principales : la croissance, la maturation des gamètes, la ponte et le développement (Gosling 2003). En fonction des espèces et des régions, il existe d'importantes disparités dans le synchronisme et la durée de chaque phase (Bayne 1976). En milieu tempéré par exemple, la première ponte se déroule au printemps et la deuxième au début de l'automne (Bayne 1976). Les variations de température et l'apport en nutriments planctoniques sont parmi les facteurs principaux qui synchronisent le cycle de la moule avec son environnement (Bayne 1976, Seed & Suchanek 1992). Au cours de la phase planctonique qui dure plusieurs semaines, la dispersion des larves, appelées aussi véligères, varie de quelques kilomètres à plusieurs centaines de kilomètres (Gilg & Hilbish 2003, Morgan et al. 2009). Le transport des larves s'effectue principalement de manière passive en fonction de la force et la direction des courants. Dans l'Estuaire maritime du Saint-Laurent, par exemple, il semble que c'est à une échelle de 14-35km qu'on observe un couplage entre les populations adultes et le recrutement en aval (Smith et al. 2009).

Suite à la phase de dispersion larvaire, la fixation correspond au processus durant lequel les larves viennent en contact et se fixent sur le substrat, provoquant la métamorphose en post-larves (Seed & Suchanek 1992). Le recrutement, quant à lui, correspond à une colonisation réussie après une certaine période de temps où la mortalité post-fixation se produit (Seed & Suchanek 1992) (N.B. les patrons de recrutement sont parfois interprétés comme les patrons de fixation (Rodriguez et al. 1993), ce qui porte souvent la confusion entre les deux termes). En général, les larves et les recrues préfèrent les substrats filamenteux comme les algues ou les byssus des populations adultes de moules

(Menge 1991), mais durant les premiers moments du recrutement, les nouvelles recrues, pour des raisons d'inadéquation de site, peuvent migrer vers un autre site plus favorable. Cette deuxième phase pélagique, appelée aussi migration bysso-pélagique, mène à un deuxième recrutement qui pourrait être démographiquement important (Le Corre et al. 2013).

Dans les eaux québécoises, il existe deux espèces de moules marines : *Mytilus trossulus* et *Mytilus edulis*, ainsi que les hybrides entre ces deux espèces. L'ensemble s'appelle « la moule bleue » couramment parce que c'est impossible de distinguer ces deux espèces et leurs hybrides morphologiquement. Cependant, les études génétiques ont démontré que *Mytilus edulis* est dominant à l'intérieur de la Baie des Chaleurs, tandis que *Mytilus trossulus* prédomine sur la Côte-Nord (Moreau et al. 2006) et qu'il y a une zone d'hybridation assez importante le long de l'Estuaire du Saint-Laurent (ESL) (J. Turgeon, comm. pers.). Ces espèces sont bien connues et plusieurs études portent sur leur écologie. (Frechette & Grant 1991, Guichard & Bourget 1998, Archambault & Bourget 1999, McKindsey & Bourget 2000, Gaymer et al. 2002) Les moules bleues jouent un rôle important sur la dynamique des réseaux alimentaires et la biodiversité des communautés benthiques. Cependant, comme ailleurs, la plupart de ces études se sont focalisées sur les assemblages médiolittoraux, malgré que les moules peuvent vivre dans des milieux continuellement submergés et même former de larges populations infralittorales (Gaymer & Himmelman 2002). Ce biais peut s'expliquer, car les moules sont largement dominantes sur certaines côtes, mais une raison plus 'pratique' pourrait aussi être la facilité d'accès au médiolittoral pour l'observation ou les expérimentations. La majorité des recherches ont donc été réalisées dans les habitats médiolittoraux, tandis que l'abondance et la distribution des moules dans les environnements infralittoraux restent peu étudiées à cause des difficultés d'accès et l'absence de méthodes d'échantillonnage pour les deux habitats.

L'autre raison principale de ce biais est la supposition que les populations infralittorales des moules sont hautement affectées par la prédation, ce qui limiterait fortement leur abondance et leur répartition. Les quelques études réalisées dans la zone

infralittorale se sont donc généralement focalisées sur la prédation, contrairement à la zone médiolittorale où les études se sont plus focalisées sur l'abondance, la distribution et les processus écologiques tels que le recrutement (e.g., Smith et al. 2009), la compétition (Menge 1976, Smith et al. 2009) et la prédation (Saier 2001, Gaymer et al. 2002, Blanchette & Gaines 2007). Cependant, de grandes populations de moules ont été observées en milieu infralittoral, incluant des espèces caractéristiques de ce milieu (e.g., *Modiolus modiolus* [(Lesser et al. 1994, Lesser & Kruse 2004) et des espèces plutôt associées aux habitats médiolittoraux, comme la moule bleue (e.g., (Gaymer & Himmelman 2002, Lindsey et al. 2006). Tout comme les environnements médiolittoraux, ces populations de moules infralittorales pourraient agir sur les processus locaux, mais pourraient aussi fortement affecter les dynamiques médiolittorales (et *vice versa*) à travers leur contribution larvaire qui est la fondation démographique du processus de recrutement. À plus grande échelle, il devient donc essentiel de comprendre la contribution des différentes sous-populations infralittorales à la dynamique et la connectivité de l'ensemble de la métapopulation.

La distribution spatiale et bathymétrique des moules *Mytilus* spp. dans l'EGSL n'a jamais fait l'objet d'une étude détaillée. Cela dit (Guillemette & Himmelman 1988) on a étudié la distribution des moules dans la zone infralittorale de la Rive-Nord du GSL, au sud de l'Ile à la chasse. Dans cette zone, il est possible d'observer, en vue aérienne, la frange infralittorale peu profonde caractérisée par des populations algales, à l'intérieur de laquelle vivent les moules bleues. On retrouve ainsi de petits bancs de *Mytilus* spp. à différentes profondeurs sans pour autant dépasser une profondeur de 6 m. De plus, Gaymer et Himmelman (2002) ont décrit la présence de bancs de moules assez importants, mais également très éphémères, due à un niveau de prédation par les étoiles de mer très élevé. Ce phénomène a été bien détaillé par ces chercheurs dans des études parallèles en laboratoire et sur le terrain en milieu peu profond (Himmelman & Dutil 1991, Gaymer et al. 2002). Par ailleurs, les rares études sur la prédation des oiseaux marins dans les populations de moules infralittorales sont limitées à la Rive-Nord de l'estuaire (Guillemette & Himmelman 1988, Guillemette & Himmelman 1996, Guillemette et al. 1996).

Malgré tous ces travaux, aucune étude comparative n'a été réalisée dans l'EGSL entre les populations de moules des zones médiolittorales et infralittorales. Ceci pourrait s'expliquer par la difficulté d'utiliser une même approche dans ces deux habitats. Ainsi, les études sur les moules de la zone infralittorale s'intéresseraient plus à la prédation par les étoiles de mer, tandis que celles dans la zone médiolittorale se focaliseraient sur l'abondance et le recrutement (Smith et al. 2009). Aussi, il semblerait que le recrutement joue un rôle majeur (Beukema & Dekker 2005), tout comme la prédation (Himmelman & Dutil 1991), dans l'écologie des populations adultes. Ainsi, dans une étude réalisée dans deux lieux différents, la prédation a été identifiée comme le principal facteur expliquant la variation de l'abondance des moules dans une étude, alors que dans l'autre c'est le recrutement qui a été déterminé comme facteur explicatif principal. De plus, de récentes études ont essayé de relier la dynamique des populations adultes à la distribution spatiale de sources potentielles de larves dans un contexte de métapopulations (Menge 2000, Smith et al. 2009). Ces études n'ont cependant pas quantifié la contribution larvaire potentielle des populations infralittorales de moules adultes et ont implicitement considéré ces populations comme négligeables. Cependant, si des populations infralittorales substantielles 'cachées' existent dans de tels environnements, la dynamique des métapopulations serait plus difficile à prédire et à modéliser.

Objectifs de l'étude

Considérant le potentiel de la moule bleue d'être présent et de devenir majoritaire dans des milieux infralittoraux, il est impératif de décrire leur abondance et de comprendre les processus écologiques qui régulent l'établissement et le maintien de cet ingénieur écologique dans ces environnements peu étudiés. Les différences entre les milieux médio- et infralittoraux permettent de proposer quelques hypothèses sur les impacts relatifs des processus écologiques dans chaque milieu. D'abord, étant donné que les milieux infralittoraux sont continuellement immergés, le taux de recrutement devrait y être plus élevé. Dans une même logique, le taux de croissance des moules, des filtreurs d'eau importants, devrait être également plus rapide en milieu infralittoral, car le temps

d'immersion est plus important. Au contraire, l'accès permanent des prédateurs aux populations des moules infralittorales suggérerait que le taux de prédation y serait plus élevé.

Pour aborder ces propositions, j'ai visé les objectifs suivants :

- Comparer l'abondance des populations de la moule bleue en milieu médiolittoral et en milieu infralittoral;
- Comparer le recrutement entre ces deux milieux;
- Comparer le taux de croissance dans ces deux milieux;
- Comparer le taux de mortalité dans ces deux milieux.

Pour ce faire, j'ai documenté la répartition et l'abondance de la moule *Mytilus* spp. dans des environnements médiolittoraux et infralittoraux le long d'une portion de l'estuaire maritime du Saint-Laurent (Québec, Canada) où la dynamique des moules du milieu médiolittoral a été bien étudiée (Smith et al. 2009), mais où les populations du milieu infralittoral sont méconnues. J'ai utilisé des méthodes standardisées pour comparer la répartition des populations de *Mytilus* spp. dans les zones infralittorales et médiolittorales, ainsi que le recrutement dans ces deux milieux sur une étendue de 100 km. Pour les processus écologiques faisant suite au recrutement, j'ai effectué une expérience sur un site pour examiner les variations du taux de croissance et la mortalité des moules dans les différentes zones. Pour les mesures de recrutement, un processus démographiquement important, mais souvent très variable, mes observations ont été faites à plusieurs échelles spatiales pour déterminer à quelle échelle (10s, 100s ou 1000s de mètres) la variabilité de ce processus est observée.

Dans ce contexte, notre étude vise à étudier la répartition des moules entre ces différents habitats et à évaluer l'impact des facteurs biologiques et écologiques pour tester les hypothèses suivantes: (1) les moules sont plus abondants dans les habitats médiolittoraux que dans les infralittorales (Menge 1991), (2) le recrutement dans les habitats infralittoraux est plus grand que dans la zone médiolittorale, où le temps

d'émersion est plus long, et (3) la croissance est plus importante dans les habitats infralittoraux à cause de plus longues périodes d'alimentation et d'un moindre stress abiotique (par exemple, la dessiccation).

CHAPITRE 1

DYNAMIQUE DE POPULATION DANS DES HABITATS CONTRASTANTS : DISTRIBUTION ET FACTEURS LIMITANTS POUR LA MOULE *MYTILUS* SPP. AUX MÉDIOLITTORAL ET INFRALITTORAL DANS L'ESTUAIRE DU SAINT-LAURENT

Hamdi H.¹, Le Corre N.², Archambault P.¹, McKindsey C.W.³, Johnson L.E.²

¹ Institut des Sciences de la Mer, Université du Québec à Rimouski, 310 allée des Ursulines,
Rimouski, QC, G5L 3A1

² Département de biologie, Université Laval, Québec, QC, G1V 0A6

³ Maurice Lamontagne Institute, Fisheries and Oceans Canada, P.O. BOX 1000, Mont-Joli, QC,
G5H 3Z4

L'article qui suit «*Population dynamics in contrasting habitats: Distribution and limiting factors for intertidal and subtidal Mytilus spp. mussels in the St. Lawrence Estuary*» fut corédigé par moi-même ainsi que mon directeur Ladd Johnson, mes codirecteurs Philippe Archambault et Chris Mckindsey mais aussi Nicolas Le Corre ancien étudiant au doctorat à l'Université Laval. L'article n'a pas encore été soumis à une revue scientifique.

En tant que premier auteur, ma contribution à ce travail fut l'élaboration du plan de terrain, la réalisation du terrain, la participation au traitement des données et la rédaction de l'article. Le professeur Ladd Johnson a supervisé le travail tout au long de sa réalisation et a aidé à l'élaboration de dispositifs expérimentaux. Il a aussi révisé l'article en profondeur. Le professeur Philippe Archambault a contribué à la structuration et l'élaboration de

l'article. Le Dr Christopher Mckindsey a pour sa part été très présent lors de la partie terrain où il a facilité le travail et participé à l'élaboration du plan expérimental. Le Dr Nicolas Le Corre a fourni une partie des données (recrutement médiolittoral) et a été consulté tout au long du projet.

Cet article a été présenté au fur et à mesure de son avancement à différents colloques et réunions annuelles :

- Hamdi H, Le Corre N, Archambault P, Mckindsey CW & Johnson LE (2010) Comparison of blue mussel populations *Mytilus* spp. in intertidal and subtidal habitats of the St. Lawrence Estuary. 5e congrès annuel SCEE. 9-12 mai 2010, Québec (Qc). Présentation orale.
- Hamdi H, Le Corre N, Archambault P, Mckindsey CW & Johnson LE (2010) Les moules de l'estuaire, vivent-elles vraiment entre terre et mer? Colloque Biologie – Vulgarisation Scientifique, 11- 13 mars, Rimouski (Qc). Présentation orale.
- Hamdi H, Le Corre N, Mckindsey CW, Archambault P & Johnson LE (2009) Comparison of blue mussels populations *Mytilus* spp. in the intertidal and the subtidal in the Saint Lawrence Estuary. 4e congrès annuel SCEE, 14-17 mai, Halifax (NS). Affiche.
- Hamdi H, Le Corre N, Archambault P, Mckindsey CW & Johnson LE (2009) Comparison of blue mussels populations *Mytilus* spp. in intertidal and subtidal habitats in the St. Lawrence Estuary. Forum québécois en sciences de la mer. 10-11 novembre, Rimouski (Qc). Affiche.

RÉSUMÉ

Les bivalves du genre de *Mytilus* sont connus pour leur préférence de l'habitat médiolittoral et spécialement les côtes rocheuses, mais a été aussi signalé dans d'autres habitats. Pour comprendre sa réelle distribution et ses facteurs limitants dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent (EMSL), on a examiné l'abondance, le recrutement et la croissance individuelle dans des habitats contrastants qui sont le médiolittoral et l'infralittoral. (1) Les mesures quantitatives de l'abondance montrent que les moules sont abondantes dans le médiolittoral, mais 'absentes' dans l'infralittoral. L'abondance dans le médiolittoral décroît aussi de l'amont vers l'aval de l'EMSL (2) les taux de croissance individuelle ont été cinq fois plus importantes dans l'infralittoral ce qui suggère l'absence de limitation physiologique dans l'environnement. (3) Le recrutement a été deux fois plus important sur les collecteurs médiolittoraux que sur ceux dans le fond infralittoral mais il n'apparaît pas limitant dans les deux habitats. Parmi les trois échelles spatiales examinées (10m, 100, et 10 km) la majeure partie de la variation du recrutement de moules se fait à petite échelle, ce qui suggère que des facteurs 'locaux' gouvernent ce processus démographique. Cela nous mène à l'hypothèse des prédateurs, notamment les étoiles de mer et les oursins, comme facteurs limitants des moules dans les écosystèmes côtiers. L'absence de populations infralittorales abondantes influencera la gestion des écosystèmes en termes de production secondaire et dynamique des métapopulations.

Mots clés : Mytilus; distribution entre habitats; abondance; recrutement, croissance; médiolittoral; invertébrés; infralittoral; Estuaire du Saint-Laurent

Introduction

Marine nearshore ecosystems have long served as models for examining processes structuring communities, and many invertebrate species have been studied to develop both system-specific and general theories in ecology (Underwood & Fairweather 1989). Whereas the ecology of barnacles has long been studied, there has more recently been a greater interest in marine mussels due to their ubiquitous distribution in temperate waters and the important role that they play as competitors, prey, and as a determinant of the physical complexity of this habitat. Their distribution and abundance (Blanchette & Gaines 2007), recruitment and population dynamics, (Smith et al. 2009), growth (Archambault et al. 1999, Sukhotin et al. 2007) and genetics (McDonald et al. 1991) have been well studied (Gosling 2003). More recently, their ecological role as ecosystem engineers has been recognized as the formation of mussel beds can regulate local macrofaunal diversity (Borthagaray & Carranza 2007, Commito et al. 2008). Moreover, they can have a substantial influence on benthic-pelagic coupling through their filter-feeding (Ackerman et al. 2001) and even influence local primary production via the release of inorganic nutrients (Pfister 2007).

In spite of the breadth of interest in marine mussels, most studies have focused on intertidal assemblages even though mussels can live in continuously submerged conditions and can, at times, form large subtidal populations. One reason for this bias is the perceived dominance of mussels on certain shores, but a more practical cause is the easier accessibility of intertidal shores both for observational and experimental work. Thus, most research has been carried out in intertidal habitats, whereas the abundance and distribution of mussels in subtidal environments remains poorly known due to difficulties in access and a lack of comparable sampling methodology for both habitats. Although subtidal studies of mussels have been undertaken, they have generally focused on the impact of predation (Saier 2001, Gaymer et al. 2002, Blanchette & Gaines 2007) whereas intertidal studies have

dealt more with patterns of abundance and distribution and the processes involved in generating those patterns, including predation (e.g., (Paine 1966) but also recruitment and competition (Menge 1976, Smith et al. 2009). Large subtidal populations of mussels have been observed that include both obligate subtidal species (e.g., the horse mussel *Modiolus modiolus* (Lesser et al. 1994, Lesser & Kruse 2004)) and species more associated with intertidal habitats (e.g., *Mytilus* spp.; (Gaymer & Himmelman 2002, Lindsey et al. 2006).

Given this potential to occur and even dominate subtidal environments, it is imperative to understand the ecological controls that promote or prevent the establishment of this important ecological engineer in this less well-studied environment. Certainly, the abundance of potential subtidal predators suggests that predation can be a major factor, and several studies have clearly demonstrated the potential for sea stars, crabs, birds, and even sea urchins to diminish and even decimate subtidal mussel populations (Kitching & Ebling 1967, Himmelman & Dutil 1991, Guillemette et al. 1996, Kamermans et al. 2009). Moreover, the lack of any stress associated with emergence during low tide should increase the efficacy of predators in this environment. Nevertheless, other factors may contribute or even be more important, including rates of recruitment and growth. Recruitment rates in particular can control the balance of predator-prey interactions (Connolly & Roughgarden 1999), and if inadequate, subtidal populations may have difficulties in becoming established and maintained (Menge 1991). Likewise, growth rates will be critical in determining if mussels are able to reach a refuge in size (Reusch & Chapman 1997). Indeed, these two processes may interact synergically where only under conditions of high recruitment and high growth rates are mussels able to overcome the elevated predation rates of subtidal environments.

As in intertidal environments, large mussel populations in subtidal environments could obviously affect local processes, including food web dynamics, but might also affect the dynamics of intertidal populations (and vice versa) through their contribution to the larval pool that is the demographic foundation of recruitment processes. Like many invertebrates, mussels have a complex life cycle involving both the conspicuous benthic

adult stage and a more ephemeral planktonic larval stage that spends weeks in the water column feeding and dispersing. Early studies of marine invertebrates, however, tended to neglect the role of this part of the life cycle (Gaines et al. 1985, Grosberg & Levitan 1992), but such “supply-side” issues are now generally well recognized in the field (Possingham & Roughgarden 1990), and more and more attention is being paid to understanding the role of larval supply and the connectivity among subpopulations in a metapopulation context. In particular, more recent studies of mussels have attempted to link local adult dynamics to the spatial distribution of potential sources of larvae in a metapopulation framework (Menge 2000, Smith et al. 2009). These studies have not, however, accounted for the potential contribution of subtidal mussel populations, instead implicitly assuming that such sources are negligible. However, if substantial “hidden” subtidal populations exist in such environments, metapopulation dynamics may be difficult to predict and model.

Here we document the distribution and abundance of the marine mussel *Mytilus* spp. (*M. trossulus* and *M. edulis*) in both intertidal and subtidal environments along a portion of the St. Lawrence maritime estuary (Québec, Canada) where the dynamics of intertidal mussels have been well studied (Smith et al. 2009), but little is known about subtidal environments. We use standardized methods at several spatial scales to compare subtidal and intertidal *Mytilus* populations over a 100-km extent, including levels of recruitment, as well as an experiment at one site to examine differences in growth rates. In this context, our study aims to document the distribution of mussels between these contrasting habitats and evaluate the impact of biological and ecological factors to test the following hypotheses: (1) mussels are more abundant in intertidal habitats than in subtidal ones (i.e., not due to an observational bias); (2) recruitment in subtidal habitats is greater than in the intertidal ones because of a longer time of emersion; and (3) greater growth in subtidal habitats due to longer periods of feeding and less abiotic stress (e.g., desiccation).

Methods

Study site

We examined mussel distribution, recruitment and growth in the St. Lawrence marine estuary (SLME) where semi-diurnal tides reach a mean maximum height of 3.4 m, and typical summer surface salinities and temperatures are 27 psu and 14°C, respectively (Fradette & Bourget 1980). Our investigation was conducted at 10 sites distributed along a 100-km shore located between the cities of St-Ulric and Ste-Anne-des-Monts (Lower Estuary) (Fig. 1). At a large scale, this shore is linear and lacks major geomorphologic features (e.g., bays, islands) that might greatly affect the circulation pattern (Archambault & Bourget 1999, McKindsey & Bourget 2000). It is largely dominated by the Gaspé Current, a longshore current that flows generally north-eastward. Our sites represent a subset of the sites used in an earlier study on the connectivity of intertidal mussel populations (Smith et al. 2009) that were selected with following criteria: rocky benches with no large scale topographic features; spacing at approximately 10-km intervals; and no adjacent sources of fresh water (e.g., river mouths). Two species of mussels, *Mytilus edulis* L. and *M. trossulus* Gould, and their hybrids co-occur along this coast (J. Turgeon, unpubl. data), but because these species can only be reliably distinguished by molecular techniques, we treated them as a single functional group (hereafter *Mytilus* spp.).

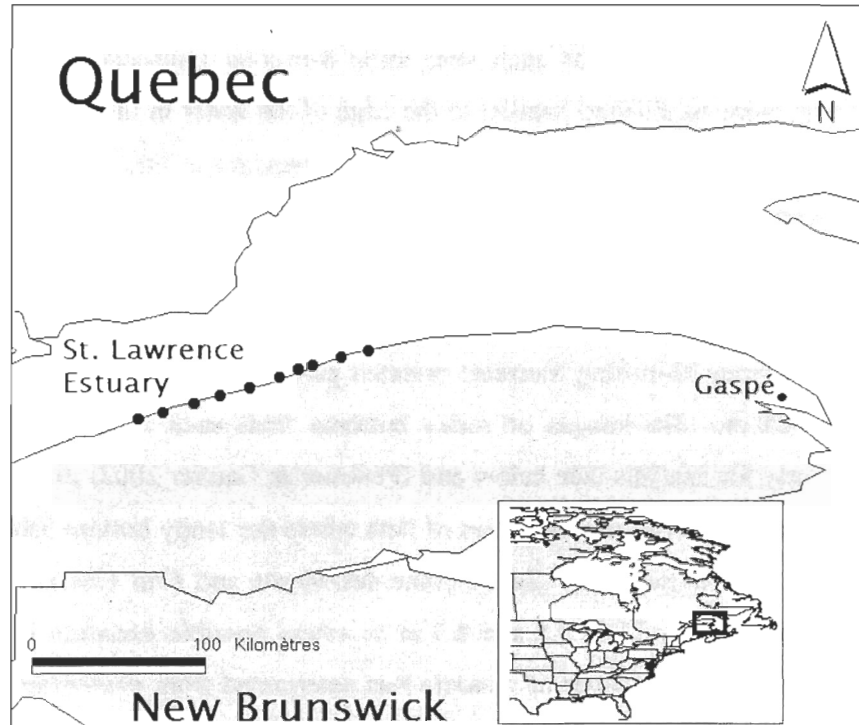


Figure 1. Location of the 10 study sites in the St. Lawrence maritime estuary (Canada). From upstream to downstream, circles represent: Saint-Ulric, Matane, Petit-Matane, Sainte-Félicité, Grosses-Roches, Ilets, Méchins, Capucins, Cap Chat, and Sainte-Anne-des-Monts

Abundance

Mussels abundance (>4 mm) in both habitats was determined using photographic techniques. In the intertidal zone at each site, three 8-m-long transects, separated by approximately 5 m, were established parallel to the edge of the water in the mid-intertidal, the tidal height at which mussels first normally become abundant in this ecosystem. Six 0.2-m² quadrats were photographed at random points along each transect (i.e., a total of 18 for each site). In the subtidal zone at each site, an underwater video camera with 0.2-m² quadrat frame was lowered from a boat 25 times at haphazardly-selected locations at 5 m depth along each of three 10-m-long transects oriented parallel to the shore and separated by approximately 10 m. Six images of rocky bottoms from each transect were then selected subsequently for analysis (see below and (Pelletier & Gautier 2002) giving a total of 18 quadrats for each site with the exception of Ilets where the sandy bottom habitat was unsuitable for mussels. At two sites (Sainte-Anne-des-Monts and Cap Chat), a similar protocol was used at depths of 1.5, 5.5 and 8.5 m to assess possible variation in mussel abundance with depth. Percent cover of mussels was determined from photographs using image analysis software (ImageJ v1.41; (Abramoff et al. 2004). Resolution of the image did not allow us to identify mussels below 4 mm in length due to inability to distinguish between mussels and other organisms, especially urchins and grazing-resistant algae. To verify *in situ* estimates of subtidal mussel abundance, transects were also sampled by scuba divers at two sites (Petit-Matane and Grosses-Roches). At each site, three 8-m-long transects were established by laying a weighted rope along the bottom separated by approximately 5 m. Mussels within a distance of 25 cm of the rope were then counted. We used JMP (SASINSTITUTE 1996) for an ANOVA with 2 factors (site and transect) to analyze these data.

Recruitment

Mussels recruitment was measured using standard collectors consisting of the plastic kitchen scrub pads [S.O.S. Tuffly Nylon Scouring PadTM; The Clorox Company] used commonly in marine studies (e.g., Menge 1991). These balls of loosely woven plastic fibers measure approximately 10 cm in diameter and mimic the natural substrata (e.g., hydroids, filamentous algae, byssal threads of adult mussels) onto which mussels often settle. Collectors were deployed in intertidal and subtidal zones at all sites just before the onset of the primary settlement season (mid-July to end of August; Le Corre et al. 2013) and retrieved at the end of September. On the shore, 8 collectors per site were anchored to the rock in the mid-intertidal zone using stainless-steel screws driven into plastic wall anchors set into holes drilled into the rock. At each site, 2 pairs of collectors (spaced 10 m apart) were set out at 100-m intervals. Intertidal collectors were deployed from 15-19 July and retrieved from 16-18 September 2008. In subtidal environments, the collectors were attached to hollow cinder construction blocks (25 cm x 20 cm x 40 cm) using in a similar method (2 on the top surface of each block). Blocks were carefully lowered from a boat to the bottom at a depth of 5 m (low tide). Each block was marked with a rope and buoy. At each site, 3 pairs of such blocks (spaced 10 m apart) were set out at 100-m intervals. Subtidal collectors were deployed from 12-18 July and retrieved from 22-24 September. Overall then, recruitment was measured at three spatial scales in each habitat: “neighborhood” (10 m), “local”, (100 m), and “regional” (10 km) in both habitats.

After retrieval collectors were frozen, and then mussel recruits were later extracted by a 2-minute rinse using a strong jet of water over a 150- μ m NITEX sieve, which retains post-settlement mussel above 212 μ m in length (Martel et al. 2000). Bivalve recruits were separated from debris and counted at 40x using a dissecting microscope (samples with a large number of recruits were subsampled using a Folsom plankton splitter). Although bivalve recruits were largely *Mytilus* spp. (97%; SD= 0.48), some other species, most notably *Hiatella arctica*, were also present. Statistical analyses were performed with SAS by using a mixed-model ANOVA with square root transformed data and estimated with a

REML (Restricted Maximum Likelihood) method. Corrections were made with the Stepdown Bonferroni method.

Growth

Mussel growth in intertidal and subtidal habitats was measured by placing mussels in cages in both habitats. Cages consisted of concrete blocks (25 cm x 20 cm x 40 cm) that had two “V”-shaped grooves (22 cm wide; 18 cm deep) running the length of the blocks. These cavities were covered with a plastic mesh (0.4-cm diameter openings) to exclude predators and retain mussels. Mussels (15 per cage; 34 ± 0.4 mm [mean \pm SD] shell length) were collected from the lower intertidal at Pointe-Mitis (48°40'N 68°01'W), tagged using bee tags and shell length measured to the nearest 0.1 mm using electronic calipers. Cages were left 24 hr in high intertidal tidepools to let mussels attach to the blocks. They were then set out in intertidal and subtidal zones (mid-shore and 5-m depth, respectively; 3 cages in each) at two sites, Saint-Ulric and Les Ilets (Fig. 1) from August 4-5 to September 24-25 (52 days in total) to avoid any effect of spawning on growth (Mallet & Carver 1995). Mussel growth (i.e., change in length) was compared statistically using a nested ANOVA with JMP (SASINSTITUTE 1996). Significant loss of cages at the Les Ilets site prevented the analysis of these data (i.e., any site effect).

Results

Abundance

Mussels formed sparse beds on the midshore of the intertidal benches, generally in association with algae (*Fucus* spp.). The average cover of adult mussels (>1-year old) in all sites was 19.8 % (SD, 3.9), but generally decreased from the western to eastern sites (i.e., from “upstream” to “downstream”), with the exception of the Les Ilets (site 6) where the highest cover occurred (Fig. 2). Statistically, there was a significant effect of site ($F= 9.98$; $P < 0.0001$), but no significant difference of transects was observed ($F= 0.99$; $P=0.48$).

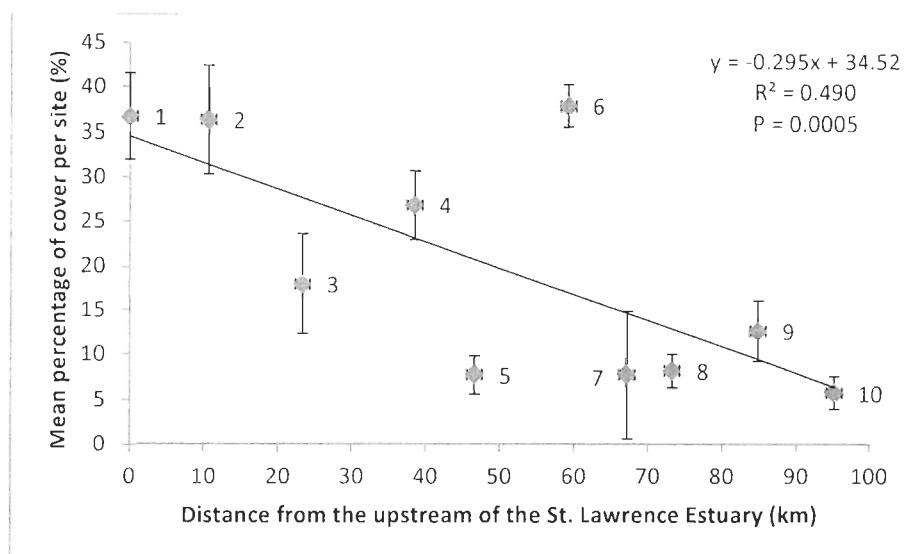


Figure 2. Mean adult mussels' cover percent in the intertidal from upstream (Saint Ulric [1]) to downstream (Sainte-Anne-des-Monts [10]) (n = 18; number of quadrats sampled per site)

No mussels larger than 0.4 cm (the limit of the imaging resolution) were observed in the phototransects at 5-m depth in the subtidal zone at any of our study sites. Mussels were also not observed at other depths (1.5, 5.5, 8.5 m) at the two more extensively surveyed sites. *Mytilus* spp. were, however, seen during SCUBA transects, but were scarce, usually occurring as isolated large individuals or small patches of young mussels. No mussels were observed in protected microhabitats such as crevices.

Recruitment

Due to wave action (in particular a mid-summer storm), some subtidal recruitment stations were lost from several sites including all six stations at Grosses-Roches. At all remaining stations, *Mytilus* spp. recruits were by far the most abundant bivalve to recruit on collectors with other species (e.g., *Hiatella arctica*) representing less than 5 % of all recruits. Recruitment was almost twice as high in intertidal habitats relative to subtidal

habitats ($4,151 \pm 422$ and $2,210 \pm 228$ (means \pm SD), respectively; $p < 0.05$). The maximum density recorded on a collector was 12,736 and 37,488 for subtidal and intertidal collectors, respectively, which suggests that the collectors were not near saturation (a maximum of 60,000 mussel recruits has been observed in New Zealand; Menge et al. 2003). Recruits varied widely in size, 90% of individuals having a shell length from 0.6 mm to 4.5 mm. The analysis of variation over the three different spatial scales of the subtidal part of the study (regional, local and neighborhood) shows that most of the explained variation (45 %) occurred at the neighborhood level, i.e., among adjacent collectors (Table 1). Variation at large scales was substantially smaller and was not statistically significant.

Tableau 1. Results of a mixed procedure for spatial variation of subtidal recruits with site (10 km), local (100 m) and neighborhood (10 m) effects

Source of variation	Mean Square	Standard Error	<i>F</i>	<i>p</i>
Site	37.42	46.2879	0.81	0.2094
Local (Site)	35.69	56.0835	0.64	0.2623
Neighborhood (Local X Site)	108.04	53.6227	2.01	0.0220
Residual	60.03	15.2105	3.95	<.0001

Overall, there was a significant trend of increasing recruitment from west to east in the intertidal ($p < 0.05$) but not in the subtidal zone ($p = 0.57$) (Fig. 3). There was no correlation between intertidal recruitment and intertidal adult abundance (R^2 adjusted = 0.01, $p = 0.35$) or between subtidal and intertidal recruitment (Fig. 4; $p = 0.81$).

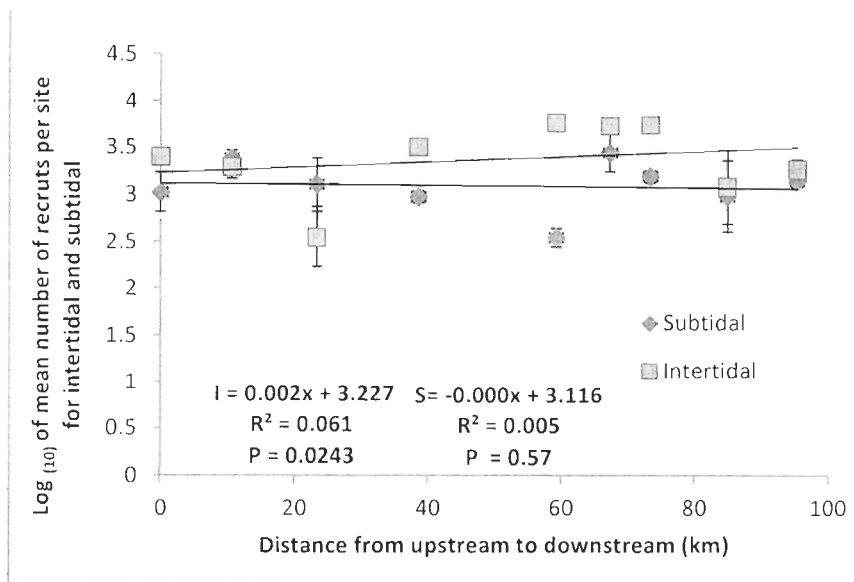


Figure 3. Mean log recruits numbers at 9 intertidal and subtidal intertidal sites from upstream (Saint-Ulric) to downstream (Sainte-Anne-des-Monts).

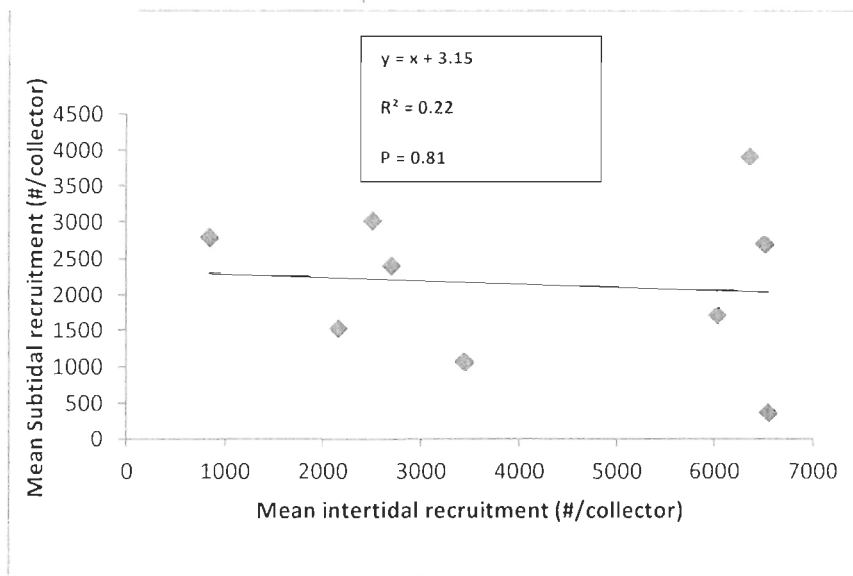


Figure 4. Regression of intertidal and subtidal recruitment at 9 sites along the South Shore of the St. Lawrence Maritime Estuary over a ca. 72-d period. Each point represents the mean of 6-12 collectors at each site.

Growth

During the 52-d period of the experiment, mussels grew five times faster in the subtidal zone relative to the intertidal zone ($0.93 \text{ mm} \pm 0.12$ and $0.165 \text{ mm} \pm 0.035$ [mean \pm SD], respectively for subtidal and intertidal zones; zone effect: $F_{1,14} = 65.4$; $p = 0.0012$). There was no significant cage effect ($F_{1,14} = 0.88$; $p = 0.47$; nested within zone). No mortality was observed for mussels in the intertidal zone, but there was an average of 4 % of mortality in the subtidal at the end of the experiment.

Discussion

Numerous studies in marine ecosystems have focused on mesoscale variability among sites having apparently similar environmental conditions (Caffey 1985, McKindsey & Bourget 2000), but few have made comparisons of contrasting habitats over this scale (Sukhotin et al. 2008). Here we have documented the distribution of the blue mussel, a key ecosystem engineer, in both subtidal and intertidal habitats and examined two demographic parameters, growth and recruitment, as possible explanatory variables for observed differences.

As seen in earlier studies, mussels were an important ecological component of mid-shore intertidal habitats along the southern shore of the SLME (e.g., Fradette & Bourget 1981, Guichard & Bourget 1998, Cusson & Bourget 2005, Smith et al. 2009). Although these shores are highly affected by winter ice scour (Archambault & Bourget 1983), the irregular topography of the rocky substratum permits sufficient survival to attain cover reaching up to 40% in our study. In comparison, *Mytilus californianus* cover in California only reached 13 % (Blanchette & Gaines 2007), and *Mytilus edulis* cover in a low tidal height with low densities of predators in the central coast of Maine (USA) reached 30% (Leonard et al. 1999). Physical factors, especially high temperatures and desiccation associated with aerial exposure during low tide, most likely limit the upper distribution of mussels (Seed & Suchanek 1992). Mussel abundance generally increases lower on the

shore (Cusson and Bourget 2005; H. Hamdi, pers. obs.) as the intensity of these factors diminish. Beyond the effect of ice scour, few sources of adult mortality were evident, except for the predatory dogwhelk *Nucella lapillus*, which was patchily abundant at some sites (McKindsey & Bourget 2000, Hamdi 2008). Unlike other well-studied shores (Menge et al. 1997, Hunt & Scheibling 1998, Bertness et al. 2004, Ingolfsson 2009), there are no intertidal predatory sea stars in our study sites (Guichard & Bourget 1998) as the two species occurring in this ecosystem, *Leptasterias polaris* and *Asterias vulgaris*, are only found in subtidal habitats, where they can be abundant (Gaymer & Himmelman 2002).

In submerged habitats, mussels were not detected in the quantitative sampling in our study, and only rarely were mussels observed in our qualitative diving observations. Low abundance of mussels in subtidal habitats is a common pattern worldwide, and previous studies have rarely noted more than 20% coverage in shallow waters (Reusch & Chapman 1997). Under exceptional conditions, dense extensive populations can form (Feder et al. 2003), but they are usually ephemeral as the mussels are rapidly decimated by predators (Gaymer & Himmelman 2002). Patchy populations in deep waters can possibly be maintained (e.g., in Barents sea with a mean 1152 ± 809 ind m^{-2} ; (Witman et al. 1993, Sukhotin et al. 2008) by self-recruitment and the absence of a massive post-recruitment predation (Witman et al. 2003) or where rocky areas are isolated by unsuitable substrata, e.g., mud (Guillemette & Himmelman 1988, Feder et al. 2003). Although our sampling covered a range of depths down to 8.5 m, it is possible that large mussel populations may exist in deeper waters. For example, in the Barents Sea, sampling from 0-3 m did not detect any mussels, but they were found between 6-11 m, mostly deep in rock crevices or buried in the sediment between stones (Sukhotin et al. 2008), suggesting again that predation is an important factor. The presence of larger mussels and the absence of smaller ones in that study suggest that a size refuge from predation (Reusch & Chapman 1997) can permit the persistence of subtidal populations, possibly involving translocation of larger mussels from intertidal habitats.

Predation thus appears to be the primary factor preventing the establishment of large subtidal mussel populations in general although alternative explanations are not often rigorously explored. Here we did not examine predation directly, but instead focused on the prerequisite demographic processes of recruitment and individual growth, and our results clearly show that neither are limiting the establishment of subtidal populations in the SLME. Although recruitment levels in subtidal habitats were only half those of intertidal habitats, the two were not significantly different, and the rates (1000s per collector) seemed more than adequate to supply the population – thus larval supply and settlement behavior do not appear to limit recruitment in subtidal habitats, at least to 5 m depth. Growth rates in subtidal habitats greatly exceeded those in intertidal habitats, further showing the environmental adequacy of this environment. Evidently, energetics permit far greater growth rates in subtidal habitats than that observed in intertidal habitats, either because of increased food supply or reduced metabolic stresses or a combination of the two. Thus, we are left to conclude that post-recruitment mortality is the cause for the absence of large subtidal populations here. Both competition and predation are theoretical possibilities, but there is little evidence of competition between primary space occupants in this habitat. Images and direct observations revealed that there are no other common sessile invertebrates that are abundant in this system, and the substratum is typically only covered by crustose coralline algae. Moreover, mussels are usually the competitive dominant in marine systems, and thus it appears unlikely that competitive interactions are important here.

In contrast, ample evidence suggests that predation is the principal ecological interaction controlling the abundance of mussels in this subtidal environment. First, potential predators were present, and, in particular, the predatory sea stars *Leptasterias polaris* and *Asterias vulgaris* were both common and ubiquitous. These predators appear to control the distribution of subtidal mussel populations in the northern Gulf of St. Lawrence (Gaymer et al. 2002) and can decimate local buildups of subtidal mussel populations (e.g., following episodic massive recruitment), both there and elsewhere (Dare 1982). Although other potential predators such as crabs and birds (Guillemette et al. 1996, Kamermans et al.

2009) are also found in this system, they are either not abundant or have only local impacts. In particular, eider ducks can be voracious predators, but usually only forage in shallow areas of high mussel abundance (Guillemette et al. 1996). The green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*, is, however, both abundant and ubiquitous in this system. Although typically considered to be an herbivore, it has been shown elsewhere to be an omnivore capable of consuming mussels, especially at smaller stages (Briscoe & Sebens 1988). The relative importance of the consumption of juvenile stages by sea urchins and larger stages by sea stars, in terms of both complementarity and competition may be critical for a better understanding of the dynamics of this system.

Although we did not observe any large populations of subtidal mussels, previous studies in the northern Gulf of St. Lawrence have documented high densities in the shallowest zone of wave-exposed shores. A peak in *Mytilus* spp. abundance was observed at a depth of 2 m with an abrupt disappearance at 4 m of depth (Himmelman & Dutil 1991). Similarly, in the SLME, higher values of mussel abundance (both density and biomass) have often been observed in the transition zone relative to the mid intertidal zones (Cusson & Bourget 2005), but we were not able to quantitatively sample this zone due to the strong wave action that characterizes this environment. This phenomenon appears to be the result of the interplay between algal cover and wave-induced water motion. In areas where kelp (principally *Alaria esculenta*) can become established, they provide protection to mussels from predatory sea stars, which avoid areas where there is wave-induced motion of kelp fronds, i.e., whiplashing (Gagnon et al. 2004).

Spatial variation in recruitment

Over the 100-km extent of our study area, we observed substantial spatial variation in recruitment. Such variation is not surprising as the recruitment of invertebrates with planktotrophic life cycles is notoriously variable in marine systems (Harris et al. 1998). However, our experimental design permitted us to examine this variation over three spatial scales: between sites (10 km – “regional”); within sites (100 m – “local”), and between collectors (10 m – “neighborhood”). Although substantial variation was observed at all

three scales, there was only significant variation at the smallest scale, i.e., at the neighborhood level, a very unexpected result that suggests that the distribution of larvae is more homogeneous at the larger scales and that the ecological processes influencing larval settlement are very heterogeneous at small spatial scales. At this point, there is no obvious environmental factor that we can identify that might explain this pattern of variation, and it stands in contrast to earlier studies (McKindsey & Bourget 2000, Smith et al. 2009) conducted in this same system which showed heterogeneous patterns of recruitment dominating at a much larger scales (4-30 km).

It is likewise surprising that there was no correlation between recruitment in subtidal habitats and recruitment in intertidal habitats. Given the proximity of the two habitats at a given site (usually less than 1 km) relative to the 10-km separation of the sites, one would expect both habitats to have a similar exposure to potential recruits (i.e., be in the same water mass). Perhaps the lack of any patterns was due to the general lack of significant variation at this spatial scale (see above), but this result suggests that one cannot simply assume that different habitats that are in close proximity will have similar conditions. In particular, there may be substantial bathymetric differences in water movement that determine the supply of larvae to a particular location (Archambault & Bourget 1999). For example, bottom topography might interact with coastal currents to alter the flow of water across the bottom. Other hypotheses have also been proposed to explain variability in recruitment between habitats including variable rates of the survival of larvae and post-settlement stages (Yoo & Ryu 1985), larval behavior (Dobretsov & Miron 2001), settlement density (Grant 1977), tidal conditions during settlement periods (Porri et al. 2007), and physical barriers (Broitman et al. 2008).

The lack of any correlation between the abundance of adults and recruits in intertidal environments is also surprising in certain senses. Given the wide dispersal of mussel larvae during their planktonic period, no relationship between adults and recruits would be expected in terms of local reproduction (i.e., local larval retention would be unlikely). However, as a cue for settlement, the presence of adult mussels is well known to enhance

recruitment (Menge 1991), either directly (i.e., settlement within existing adult beds) or indirectly by providing local sources for secondary recruits (post-settlement juveniles that disperse locally via wave action). Thus, sites of high adult abundance would *a priori* be expected to have higher recruitment. However, possible negative effects of the filtration of larval stages by adults (Lehane & Davenport 2004) or annual variation in larval supply could counter any such trend, making it difficult to detect. Finally, predation of recruits can influence the abundance of later stages (Keough & Downes 1982), and we know little about the sources of mortality of early post-settlement stages of mussels. Final adult distribution may thus be the result of a combination of physical processes and biological post-settlement mechanisms (Johnson & Geller 2006).

Contrasting habitats

Blue mussels are ecologically known as intertidal mussels, likely due to both the bias of benthic studies being disproportionately conducted in this environment and the reality that survival really is best in this environment. It is thus rather ironic that in terms of its fundamental and realized niches, this mussel appears to be excluded from the habitats where its intrinsic performance is highest, namely the subtidal environment. Our limited data on the differences in growth between subtidal and intertidal habitats are nonetheless convincing, and correspond with more extensive data for mussels that are continuously submerged intentionally (e.g., mussels in aquaculture; Mallet & Carver 1989) or unintentionally (Page & Hubbard 1987, Bourget et al. 2003) where growth rates are almost always faster compared to intertidal populations (exceptions occur when fouling organisms are killed by emersion). It seems then that by inhabiting submerged habitats, mussels decrease physiological stress and increase access to food, resulting in higher growth rates and greater reproductive effort. Under more natural systems, however, it appears that the benefits of occupying the optimal habitat are more than offset by the resulting decrease in survival from predation. Thus, as seen for many intertidal organisms, abundances are highest in the spatial refuges created by environmental stresses that exclude predators.

For these two contrasting habitats, we thus see two different ecologies, one in which the species is an ecosystem engineer, providing both physical structure and secondary production to the local environment and the other in which it is a rare species, contributing little to the local assemblage. This knowledge is essential for a proper understanding of the ecosystem in many regards. Most obviously, we know that in spite of the enormous potential for secondary production in subtidal environments, little is actually occurring, at least by mussels. Less obviously, in terms of the metapopulation dynamics of mussels in the SLME (Smith et al. 2009), our results show that for estimating dynamics and connectivity, the action is happening principally in the intertidal environments and that a knowledge of the relative abundance of intertidal populations is sufficient for estimating the sources of propagules. Thus, by knowing more about the entire role of this species in the multiple environments, we can be better able to understand its dynamics and its influence on the rest of the community.

Acknowledgments

We thank André Martel from Canadian Museum of Nature assistance with larval identification and Denis Talbot and H el ene Cr epeau for statistical assistance. We extend our gratitude to M. Morin, I. Berrub e, P. Robichaud, A. Weise and F. Roy for field assistance and thank the property owners who provided access to some of our study sites. We acknowledge appreciate the financial support received from the Natural Sciences and Engineering Research Council (NSERC) of Canada's Strategic Grants Program (STPGP 336324 – 06) and Qu ebec-Oc ean as well as the extensive logistic support provide by the Maurice Lamontagne Institute of Fisheries and Oceans Canada (MLI-DFO).

CHAPITRE 2

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

L'objectif principal de cette thèse est de déterminer la répartition bathymétrique et spatiale des populations de moules dans une large zone de l'EMSL et d'évaluer la contribution potentielle des « populations » infralittorales à la démographie de l'ensemble de la métapopulation. Pour comprendre le fonctionnement d'une métapopulation, il est essentiel de connaître la répartition réelle de toutes les sous-populations qui pourraient contribuer à sa dynamique. Pour les espèces de la zone côtière, il faudrait donc vérifier la présence, ou l'absence, de populations notoires dans les étages infralittoraux et médiolittoraux (Lawrie & McQuaid 2001). Dans le cas de la moule bleue, il s'agit d'une espèce dominante et bien connue dans un des habitats (l'étage médiolittoral), mais cette espèce pourrait également vivre et être fréquemment observée dans un autre type d'habitat (l'étage infralittoral). Dans un contexte de métapopulation, il en va de la validité des modèles de bien évaluer l'importance des populations infralittorales.

Étant donné le cycle vital complexe de plusieurs invertébrés benthiques, il faudrait également connaître la dynamique des stades adulte et larvaire. Pour ce faire, j'ai évalué l'abondance des adultes (c'est-à-dire la source des larves) ainsi que le recrutement (c'est-à-dire la dissémination des larves) dans ces deux habitats contrastants.

Pour répondre aux deux questions fondamentales sur le suivi des larves « où vont les larves? » et « d'où proviennent les nouvelles recrues? », il est recommandé d'intégrer des approches spatiales et temporelles (Levin 2006). En effet, on ne peut pas se fier à une étude qui ne comprend qu'un seul ou même quelques sites. Nous avons donc documenté l'abondance des moules dans les zones médiolittorales et infralittorales de dix sites distribués le long d'une côte homogène de 100 km.

Le résultat le plus évident est qu'il n'existe pas de populations importantes en milieu infralittoral dans ce secteur de l'EMSL. Par extrapolation, il est donc peu probable que des populations infralittorales soient présentes à l'échelle de l'ensemble de l'écosystème du Saint-Laurent. Cela veut dire que les modèles de métapopulations de moules qui se basent sur l'évaluation des populations médiolittorales (Smith et al. 2009, Le Corre et al. 2013) ont supposé correctement que l'on peut ignorer la contribution démographique des moules infralittorales.

Étant donné que d'abondantes populations de moules bleues peuvent parfois être observées en milieu infralittoral « naturel » (c'est-à-dire des populations importantes au fond) et souvent observées dans des conditions « artificielles » (c'est-à-dire l'élevage en aquaculture), il faut chercher des explications écologiques aux résultats constatés dans l'EMSL. D'abord, mes données démontrent clairement qu'il ne s'agit pas d'un manque de recrutement, car les collecteurs installés sur la zone d'étude ont montré un fort recrutement dans la zone infralittorale. Bien que le taux de recrutement observé ne représente que la moitié de celui observé dans les habitats médiolittoraux, les taux de recrutement des deux milieux ne sont pas significativement différents et les populations de moules ne semblent pas limitées par le recrutement. Cependant, il faut aussi tenir compte du fait que les données des collecteurs sont relatives, on ne peut donc pas supposer que le taux de recrutement sur des substrats naturels est du même ordre de grandeur. Les collecteurs étant sélectionnés pour leur attractivité par rapport aux larves, les taux de recrutement sont donc sans doute surestimés.

Concernant le recrutement dans les deux types d'habitats, il est très surprenant qu'il n'y ait pas de corrélation entre le recrutement dans les habitats infralittoraux et le recrutement dans des habitats médiolittoraux. Étant donné la proximité des deux habitats sur un site donné (généralement moins de 1 km) et une distance d'environ 10 km entre les sites, on s'attendrait à avoir une exposition semblable pour les recrues potentielles. L'absence de tendance peut-être due à l'absence générale de variation significative à cette échelle spatiale (voir ci-dessous), mais ce résultat suggère que l'on ne peut pas simplement

supposer que les différents habitats situés à proximité les uns des autres seront soumis à des conditions environnementales similaires.

Finalement, nous avons observé d'importantes variations spatiales des taux de recrutement. Une telle variation n'est pas surprenante sachant que le recrutement d'invertébrés ayant des cycles de vie planctotrophiques est généralement variable dans les systèmes marins (Harris et al. 1998). Cependant, notre dispositif expérimental a permis d'examiner ces variations à trois échelles spatiales: entre les sites (10 km - «régionale»), à l'intérieur des sites (100 m - «locale») et entre collecteurs (10 m - «voisinage»). Bien qu'une variation substantielle ait été observée sur les trois échelles, des variations significatives n'ont été observées qu'à l'échelle la plus petite, c'est-à-dire au niveau du «voisinage». C'est un résultat très inattendu qui suggère que la distribution des larves est plutôt homogène aux échelles spatiales plus importantes, alors que les processus écologiques influençant la fixation des larves à de petites échelles spatiales sont très hétérogènes. À ce stade, il n'y a aucun facteur environnemental évident que nous pouvons identifier qui pourrait expliquer cette tendance dans la variabilité. Cependant, ces résultats contrastent avec les études antérieures dans ce même système (McKindsey & Bourget 2000, Smith et al. 2009) qui ont montré un recrutement majoritairement hétérogène à des échelles beaucoup plus grandes (4-30 km).

Sachant qu'il y a assez de recrues pour le développement de populations adultes dans la zone infralittorale, il semblerait que les processus écologiques « post-fixation » jouent un rôle très important. Mes données sur la croissance des moules démontrent clairement que la croissance est largement supérieure dans la zone infralittorale. Bien que ces résultats ne proviennent que d'un seul site, on pourrait supposer que ce schéma se répète partout puisque les moules infralittorales ont un accès continu à la colonne d'eau pour s'alimenter et sont moins stressées par l'exposition aux conditions « terrestres » (par ex. températures extrêmes, dessiccation) ainsi qu'aux vagues. Il serait donc intéressant d'avoir des données semblables provenant d'ailleurs. En effet, j'ai mis en place tous les traitements à un deuxième site, mais les unités expérimentales ont été perdues au cours

d'une tempête. De tels évènements étant une réalité des études de terrain, j'aurais probablement dû effectuer ce travail à un troisième site pour m'assurer d'avoir des données pour au moins deux sites.

S'il n'y a pas de limitations de recrutement ni de croissance post-fixation, il faut par défaut émettre l'hypothèse qu'un agent de mortalité supprime la formation des populations infralittorales des moules. Comme détaillé dans le chapitre précédent, il s'agit fort probablement de l'impact des prédateurs, surtout les étoiles de mer. Malheureusement, je n'ai pas pu effectuer une expérience sur le terrain pour supporter cette idée. Dans la tradition des écologistes marins, j'ai essayé de mettre des cages pour exclure les grands prédateurs (ex. : étoiles de mer, oursins, oiseaux), mais ce dispositif expérimental ne m'a pas permis de distinguer l'effet des prédateurs par rapport aux mouvements de l'eau (ou même les déplacements des moules, capables de se déplacer toutes seules!). En effet, tandis que les cages ont pu empêcher l'entrée des prédateurs dans les unités expérimentales, elles changent également les mouvements d'eaux, en réduisant sûrement la force exercée sur les moules. Une survie plus élevée à l'intérieur des cages pourrait donc être interprétée comme une réduction de l'impact des prédateurs ou de l'impact de la force des courants (ou encore bien d'autres facteurs) – donc, l'interprétation est confondue entre ces facteurs. Selon moi, pour décortiquer ces facteurs, il faudrait utiliser une autre méthodologie comme l'enlèvement manuel des prédateurs, qui correspond à la méthode utilisée par Paine dans une étude classique (Paine 1966). Cependant, son étude fut effectuée en milieu médiolittoral, et faire le même effort en milieu infralittoral exigerait un grand investissement, plus important que ce que j'aurais pu faire dans le contexte de mon projet.

Enfin, il faut aussi tenir compte du fait que j'ai regroupé les deux espèces de moules en un seul taxon (*Mytilus* spp.), une méthode généralisée en écologie larvaire (Smith et al. 2009) qui offre un gain de temps non négligeable parce que l'identification morphométrique (Mallet & Carver 1995) est difficile à généraliser (Myrand & Tremblay 2002). Cela dit, parmi les limites de cette méthode de dénombrement, on note l'impossibilité de distinguer les différentes hypothèses de pré-fixation telles que la

variabilité de l'apport larvaire, ainsi que la distribution et les hypothèses de mortalité post-fixation. Ainsi, malgré le fait que les populations adultes d'une espèce de Mytilidae soient dominantes dans les zones médiolittorales rocheuses, les recrues collectées dans une même zone peuvent être d'une autre espèce de la même famille (Toro et al. 2004, Phillips et al. 2008). Une étude pour confirmer ou infirmer cette hypothèse à l'échelle de l'ESL serait nécessaire. Il serait aussi important de voir si chaque espèce (*Mytilus edulis*, *Mytilus trossulus* et leurs hybrides) se comporte de la même manière lors du recrutement dans les zones infralittorales et médiolittorales.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abramoff MD, Magelhaes PJ, Ram SJ (2004) Image Processing with ImageJ. *Biophotonics International* 11:36-42
- Ackerman JD, Loewen MR, Hamblin PF (2001) Benthic-pelagic coupling over a zebra mussel reef in western Lake Erie, Vol 46. American Society of Limnology and Oceanography, Waco, TX, USA
- Anthony EJ, Gratiot N (2012) Coastal engineering and large-scale mangrove destruction in Guyana, South America: Averting an environmental catastrophe in the making. *Ecological Engineering* 47:268-273
- Archambault D, Bourget E (1983) Importance du régime de dénudation sur la structure et la succession des communautés intertidales de substrat rocheux en milieu subarctique. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 40:1278–1292
- Archambault P, Bourget E (1999) Influence of shoreline configuration on spatial variation of meroplanktonic larvae, recruitment and diversity of benthic subtidal communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 238:161-184
- Archambault P, McKindsey CW, Bourget E (1999) Large-scale shoreline configuration influences phytoplankton concentration and mussel growth. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 49:193-208
- Bayne BL (1976) *Marine mussels, their ecology and physiology*. Cambridge, England : Cambridge University Press, Cambridge, England
- Bell E, Gosline J (1996) Mechanical design of mussel byssus: material yield enhances attachment strength. *Journal of Experimental Biology* 199:1005-1017
- Bertness MD, Trussell GC, Ewanchuk PJ, Silliman BR, Crain CM (2004) Consumer-controlled community states on Gulf of Maine rocky shores. *Ecology* 85:1321-1331
- Beukema JJ, Dekker R (2005) Decline of recruitment success in cockles and other bivalves in the Wadden Sea: possible role of climate change, predation on postlarvae and fisheries. *Marine Ecology-Progress Series* 287:149-167
- Blanchette CA, Gaines SD (2007) Distribution, abundance, size and recruitment of the mussel, *Mytilus californianus*, across a major oceanographic and biogeographic

- boundary at Point Conception, California, USA. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 340:268-279
- Borsje BW, van Wesenbeeck BK, Dekker F, Paalvast P, Bouma TJ, van Katwijk MM, de Vries MB (2011) How ecological engineering can serve in coastal protection. *Ecological Engineering* 37:113-122
- Borthagaray AI, Carranza A (2007) Mussels as ecosystem engineers: Their contribution to species richness in a rocky littoral community. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 31:243-250
- Bourget E, Ardisson PL, Lapointe L, Daigle G (2003) Environmental factors as predictors of epibenthic assemblage biomass in the St. Lawrence system. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 57:641-652
- Briscoe CS, Sebens KP (1988) Omnivory in *Strongylocentrotus droebachiensis* (Müller) (Echinodermata: Echinoidea): predation on subtidal mussels. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 115:1-24
- Broitman BR, Blanchette CA, Menge BA, Lubchenco J, Krenz C, Foley M, Raimondi PT, Lohse D, Gaines SD (2008) Spatial and temporal patterns of invertebrate recruitment along the West Coast of the United States. *Ecological Monographs* 78:403-421
- Buschbaum C, Dittmann S, Hong JS, Hwang IS, Strasser M, Thiel M, Valdivia N, Yoon SP, Reise K (2009) Mytilid mussels: global habitat engineers in coastal sediments. *Helgoland Marine Research* 63:47-58
- Caffey HM (1985) Spatial and Temporal Variation in Settlement and Recruitment of Intertidal Barnacles. *Ecological Monographs* 55:313-332
- Christie H, Norderhaug KM, Fredriksen S (2009) Macrophytes as habitat for fauna. *Marine Ecology Progress Series* 396:221-233
- Commito JA, Como S, Grupe BM, Dow WE (2008) Species diversity in the soft-bottom intertidal zone: Biogenic structure, sediment, and macrofauna across mussel bed spatial scales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 366:70-81
- Connolly SR, Roughgarden J (1999) Theory of marine communities: Competition, predation, and recruitment-dependent interaction strength. *Ecological Monographs* 69:277-296

- Cusson M, Bourget E (2005) Small-scale variations in mussel (*Mytilus* spp.) dynamics and local production. *Journal of Sea Research* 53:255-268
- Dare PJ (1982) Notes on the swarming behaviour and population density of *Asterias rubens* L. (Echinodermata: Asteroidea) feeding on the mussel, *Mytilus edulis* L. *ICES Journal of Marine Science* 40:112-118
- Dobretsov SV, Miron G (2001) Larval and post-larval vertical distribution of the mussel *Mytilus edulis* in the White Sea. *Marine Ecology-Progress Series* 218:179-187
- Feder HM, Norton DW, Geller JB (2003) A review of apparent 20th century changes in the presence of mussels (*Mytilus trossulus*) and macroalgae in Arctic Alaska, and of historical and paleontological evidence used to relate mollusc distributions to climate change. *Arctic* 56:391-407
- Fradette P, Bourget E (1980) Ecology of Benthic Epifauna of the Estuary and Gulf of St. Lawrence: Factors Influencing Their Distribution and Abundance on Buoys. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37:979-999
- Fradette P, Bourget E (1981) Groupement et ordination appliqués à l'étude de la répartition de l'épifaune benthique de l'estuaire maritime et du golfe du Saint-Laurent. - 50:-152
- Frechette M, Grant J (1991) An insitu estimation of the effect of wind-driven resuspension on the growth of the mussel *Mytilus-Edulis-L.* *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 148:201-213
- Gagnon P, Himmelman JH, Johnson LE (2004) Temporal variation in community interfaces: kelp-bed boundary dynamics adjacent to persistent urchin barrens. *Marine Biology* 144:1191-1203
- Gaines S, Brown S, Roughgarden J (1985) Spatial variation in larval concentrations as a cause of spatial variation in settlement for the barnacle *Balanus glandula*. *Oecologia* 67:267-272
- Gaymer CF, Himmelman JH (2002) Mussel beds in deeper water provide an unusual situation for competitive interactions between the seastars *Leptasterias polaris* and *Asterias vulgaris*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 277:13-24
- Gaymer CF, Himmelman JH, Johnson LE (2002) Effect of intra- and interspecific interactions on the feeding behavior of two subtidal sea stars. *Marine Ecology-Progress Series* 232:149-162

- Gilg MR, Hilbish TJ (2003) The geography of marine larval dispersal: Coupling genetics with fine-scale physical oceanography. *Ecology* 84:2989-2998
- Gosling EM (2003) Bivalve molluscs. Oxford, U.K. : Fishing News Books, Oxford, U.K.
- Grant WS (1977) High intertidal community organization on a rocky headland in Maine, USA. *Marine Biology* 44:15-25
- Grosberg RK, Levitan DR (1992) For adults only? Supply-side ecology and the history of larval biology. *Trends in Ecology & Evolution* 7:130-133
- Guichard F, Bourget E (1998) Topographic heterogeneity, hydrodynamics, and benthic community structure: a scale-dependent cascade. *Marine Ecology-Progress Series* 171:59-70
- Guillemette M, Himmelman JH (1988) Écologie hivernale de l'Eider à duvet dans l'archipel de Mingan, golfe du Saint-Laurent. Département de biologie. Université Laval et GIROQ (Groupe interuniversitaire de recherches océanographiques du Québec), Québec
- Guillemette M, Himmelman JH (1996) Distribution of wintering common eiders over mussel beds: Does the ideal free distribution apply? *Oikos* 76:435-442
- Guillemette M, Reed A, Himmelman JH (1996) Availability and consumption of food by common eiders wintering in the Gulf of St Lawrence: Evidence of prey depletion. *Canadian Journal of Zoology* 74:32-38
- Gutiérrez JL, Jones CG, Strayer DL, Iribarne OO (2003) Mollusks as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats. *Oikos* 101:79-90
- Hamdi H (2008) *Nucella lapillus* was patchily abundant at some sites
- Hanski I (1999) *Metapopulation ecology*. Oxford University Press
- Hanski I, Gilpin M (1991) Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological journal of the Linnean Society* 42:3-16
- Harris JM, Branch GM, Elliott BL, Currie B, Dye AH, McQuaid CD, Tomalin BJ, Velasquez C (1998) Spatial and temporal variability in recruitment of intertidal mussels around the coast of southern Africa. *South African Journal of Zoology* 33:1-11

- Himmelman JH, Dutil C (1991) Distribution, population-structure and feeding of subtidal seastars in the northern Gulf of St-Lawrence. *Marine Ecology-Progress Series* 76:61-72
- Hunt HL, Scheibling RE (1998) Effects of whelk (*Nucella lapillus* (L.)) predation on mussel (*Mytilus trossulus* (Gould), *Mytilus edulis* (L.)) assemblages in tidepools and on emergent rock on a wave-exposed rocky shore in Nova Scotia, Canada. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 226:87-113
- Ingolfsson A (2009) Predators on rocky shores in the northern Atlantic: Can the results of local experiments be generalized on a geographical scale? *Estuarine Coastal and Shelf Science* 83:287-295
- Johnson SB, Geller JB (2006) Larval settlement can explain the adult distribution of *Mytilus californianus* Conrad but not of *Mytilus galloprovincialis* Lamarck or *M-trossulus* Gould in Moss Landing, central California: Evidence from genetic identification of spat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 328:136-145
- Kamermans P, Blankendaal M, Perdon J (2009) Predation of shore crabs (*Carcinus maenas* (L.)) and starfish (*Asterias rubens* L.) on blue mussel (*Mytilus edulis* L.) seed from wild sources and spat collectors. *Aquaculture* 290:256-262
- Keough MJ, Downes BJ (1982) Recruitment of marine invertebrates: the role of active larval choices and early mortality. *Oecologia (Berl)* 54:348-352
- Kitching JA, Ebling FJ (1967) Ecological Studies at Lough Ine. In: Cragg JB (ed) *Advances in Ecological Research, Book Volume 4*. Academic Press
- Kitching JA, Sloane JF, Ebling FJ (1959) The Ecology of Lough Ine: VIII. Mussels and Their Predators. *Journal of Animal Ecology* 28:331-341
- Larsen JK, Guillemette M (2000) Influence of annual variation in food supply on abundance of wintering common elders *Somateria mollissima*. *Marine Ecology-Progress Series* 201:301-309
- Lawrie SM, McQuaid CD (2001) Scales of mussel bed complexity: structure, associated biota and recruitment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 257:135-161
- Le Corre N, Martel A, Guichard F, Johnson L (2013) Variation in recruitment: differentiating the roles of primary and secondary settlement of blue mussels *Mytilus* spp. *Marine Ecology Progress Series* 481:133-146

- Lehane C, Davenport J (2004) Ingestion of bivalve larvae by *Mytilus edulis*: experimental and field demonstrations of larviphagy in farmed blue mussels. *Marine Biology* 145:101-107
- Leonard GH, Bertness MD, Yund PO (1999) Crab predation, waterborne cues, and inducible defenses in the blue mussel, *Mytilus edulis*. *Ecology* 80:1-14
- Lesser MP, Kruse VA (2004) Seasonal temperature compensation in the horse mussel, *Modiolus modiolus*: metabolic enzymes, oxidative stress and heat shock proteins. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 137:495-504
- Lesser MP, Witman JD, Sebens KP (1994) Effects of the flow and seston availability on scope for growth of benthic suspension-feeding invertebrates from the Gulf of Maine. *Biological Bulletin* 187:319-335
- Levin LA (2006) Recent progress in understanding larval dispersal: new directions and digressions. *Integrative and Comparative Biology* 46:282-297
- Lindsey EL, Altieri AH, Witman JD (2006) Influence of biogenic habitat on the recruitment and distribution of a subtidal xanthid crab. *Marine Ecology-Progress Series* 306:223-231
- Mallet AL, Carver CE (1989) Growth, Mortality, and Secondary Production in Natural Populations of the Blue Mussel, *Mytilus edulis*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*
- Mallet AL, Carver CE (1995) Comparative growth and survival patterns of *Mytilus trossulus* and *Mytilus edulis* in Atlantic Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52:1873-1880
- Martel AL, Auffrey LM, Robles CD, Honda BM (2000) Identification of settling and early postlarval stages of mussels (*Mytilus* spp.) from the Pacific coast of North America, using prodissoconch morphology and genomic DNA. *Marine Biology* 137:811-818
- McDonald JH, Seed R, Koehn RK (1991) Allozymes and morphometric characters of 3 species of *Mytilus* in the northern and southern hemispheres. *Marine Biology* 111:323-333
- McKindsey CW, Bourget E (2000) Explaining mesoscale variation in intertidal mussel community structure. *Marine Ecology-Progress Series* 205:155-170

- Menge BA (1976) Organization of the New England Rocky Intertidal Community: Role of Predation, Competition, and Environmental Heterogeneity. *Ecological Monographs* 46:355-393
- Menge BA (1991) Relative importance of recruitment and other causes of variation in rocky intertidal community structure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 146:69-100
- Menge BA (2000) Top-down and bottom-up community regulation in marine rocky intertidal habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250:257-289
- Menge BA, Berlow EL, Blanchette CA, Navarrete SA, Yamada SB (1994) The Keystone Species Concept: Variation in Interaction Strength in a Rocky Intertidal Habitat. *Ecological Monographs* 64:249-286
- Menge BA, Daley BA, Wheeler PA, Dahlhoff E, Sanford E, Strub PT (1997) Benthic-pelagic links and rocky intertidal communities: Bottom-up effects on top-down control? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94:14530-14535
- Menge BA, Lubchenco J, Bracken MES, Chan F, Foley MM, Freidenburg TL, Gaines SD, Hudson G, Krenz C, Leslie H, Menge DNL, Russell R, Webster MS (2003) Coastal oceanography sets the pace of rocky intertidal community dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100:12229-12234
- Moreau V, Thomas B, Tremblay R (2006) Distribution de *Mytilus edulis* et de *Mytilus trossulus* dans les régions maritimes de l'Est du Québec et des Maritimes entre 1999-2001. Rapport de recherche-développement, Book 153. MAPAQ DIT
- Morgan SG, Fisher JL, Miller SH, McAfee ST, Largier JL (2009) Nearshore larval retention in a region of strong upwelling and recruitment limitation. *Ecology* 90:3489-3502
- Myrand B, Tremblay R (2002) Potentiel des mesures morphométriques pour identifier les deux espèces de moule bleue, *Mytilus edulis* et *Mytilus trossulus*, au Québec. In: Bruno BeFCM (ed) Compte rendu no 12 Atelier de travail sur la problématique *Mytilus edulis* et *Mytilus trossulus*, Gaspé
- Norling P, Kautsky N (2008) Patches of the mussel *Mytilus* sp are islands of high biodiversity in subtidal sediment habitats in the Baltic Sea. *Aquatic Biology* 4:75-87

- Page HM, Hubbard DM (1987) Temporal and spatial patterns of growth in mussels *Mytilus edulis* on an offshore platform: relationships to water temperature and food availability. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 111:159-179
- Paine RT (1966) Food Web Complexity and Species Diversity. *The American Naturalist* 100:65-75
- Pelletier L, Gautier P (2002) Inventaire de l'oursin vert (*Strongylocentrotus droebachiensis*) au Bas-Saint-Laurent à l'aide d'une caméra sous-marine. *Rapp tech can halieut aquat*
- Pfister CA (2007) Intertidal invertebrates locally enhance primary production. *Ecology* 88:1647-1653
- Phillips NE, Wood AR, Hamilton JS (2008) Molecular species identification of morphologically similar mussel larvae reveals unexpected discrepancy between relative abundance of adults and settlers. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 362:90-94
- Porri F, Zardi GI, McQuaid CD, Radloff S (2007) Tidal height, rather than habitat selection for conspecifics, controls settlement in mussels. *Marine Biology* 152:631-637
- Possingham HP, Roughgarden J (1990) Spatial Population Dynamics of a Marine Organism with a Complex Life Cycle. *Ecology* 71:973-985
- Reusch TBH, Chapman ARO (1997) Persistence and space occupancy by subtidal blue mussel patches. *Ecological Monographs* 67:65-87
- Rodriguez SR, Ojeda FP, Inestrosa NC (1993) Settlement of benthic marine invertebrates. *Marine ecology progress series Oldendorf* 97:193-207
- Saier B (2001) Direct and indirect effects of seastars *Asterias rubens* on mussel beds (*Mytilus edulis*) in the Wadden Sea. *Journal of Sea Research* 46:29-42
- SASINSTITUTE s (1996) The SAS system for Windows. JMP. SAS Institute, Cary, NC, USA
- Seed R, Suchanek TH (1992) Population and community ecology of *Mytilus*. In: Gosling E (ed) *The mussel Mytilus: ecology, physiology, genetics and culture*, Book 25. *Developments in Aquaculture and Fisheries Science*, Amsterdam-London-New York-Tokyo

- Smith GK, Guichard F, Petrovic F, McKindsey CW (2009) Using spatial statistics to infer scales of demographic connectivity between populations of the blue mussel, *Mytilus* spp. *Limnology and Oceanography* 54:970-977
- Sukhotin AA, Krasnov YV, Galaktionov KV (2008) Subtidal populations of the blue mussel *Mytilus edulis* as key determinants of waterfowl flocks in the southeastern Barents Sea. *Polar Biology* 31:1357-1363
- Sukhotin AA, Strelkov PP, Maximovich NV, Hummel H (2007) Growth and longevity of *Mytilus edulis* (L.) from northeast Europe. *Marine Biology Research* 3:155-167
- Terlizzi A, Scuderi D, Fraschetti S, Guidetti P, Boero F (2003) Molluscs on subtidal cliffs: patterns of spatial distribution. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 83:165-172
- Toro J, Innes DJ, Thompson RJ (2004) Genetic variation among life-history stages of mussels in a *Mytilus edulis*-*M. trossulus* hybrid zone. *Marine Biology* 145:713-725
- Underwood AJ, Fairweather PG (1989) Supply-side ecology and benthic marine assemblages. *Trends in Ecology & Evolution* 4:16-20
- van de Koppel J, Gascoigne JC, Theraulaz G, Rietkerk M, Mooij WM, Herman PMJ (2008) Experimental Evidence for Spatial Self-Organization and Its Emergent Effects in Mussel Bed Ecosystems. *Science* 322:739-742
- Witman JD, Genovese SJ, Bruno JF, McLaughlin JW, Pavlin BI (2003) Massive prey recruitment and the control of rocky subtidal communities on large spatial scales. *Ecological Monographs* 73:441-462
- Witman JD, Grange KR (1998) Links between rain, salinity, and predation in a rocky subtidal community. *Ecology* 79:2429-2447
- Witman JD, Leichter JJ, Genovese SJ, Brooks DA (1993) Pulsed phytoplankton supply to the rocky subtidal zone - influence of internal waves. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 90:1686-1690
- Yoo SK, Ryu HY (1985) Occurrence and survival rate of the larvae of pacific oyster *Crassostrea gigas* in Hansan Bay. *Bulletin of the Korean Fisheries Society* 18:471-476

