

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

**RECRUTEMENT ET PRODUCTIVITÉ DE LA MOULE BLEUE (MYTILUS SPP.)
SUR LES BOUÉES DE NAVIGATION POUR L'ENSEMBLE DU SYSTÈME DU
SAINT-LAURENT (ESTUAIRE ET GOLFE), CANADA**

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ À

L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DU PROGRAMME DE MAÎTRISE EN OCÉANOGRAPHIE

PAR

VALÉRIE BÉLANGER

DÉCEMBRE 2009

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.

AVANT-PROPOS

Cette thèse est le fruit d'un travail de recherche combinant des données récentes que j'ai récoltées sur les bouées de navigation de la garde côtière et de bases de données historiques issues des mêmes bouées. Toutefois, les variations entre les méthodes d'échantillonnage ont limité les conclusions tirées.

Le présent mémoire est rédigé en deux langues, soit le français et l'anglais. Le cœur du travail a été rédigé en anglais afin d'être soumis à une revue de publication primaire anglophone dans le domaine de la biologie marine.

Les résultats présentés dans ce mémoire ont déjà été présentés en fragments à différentes occasions. En effet, j'ai eu l'occasion de présenter mes travaux sur les plans international et régional à différentes occasions. Une première partie de mes résultats ont été exposés sous forme d'affiche à Halifax en Nouvelle-Écosse (Canada) lors de l'« ICES Annual Science Conference 2008 » et une autre sous la forme d'une présentation orale en 2009 lors du « European Marine Biology Symposium » (EMBS) à Liverpool en Angleterre. De plus, j'ai vulgarisé mon projet lors des colloques de vulgarisation scientifique « La Biologie dans tous ses États » à Rimouski en 2008 et 2009, lors du colloque JSTE à Québec en 2008 et lors de la réunion annuelle du RAQ en 2008. Pour chacune de ces présentations, j'ai remporté le prix de la meilleure présentation. Ainsi, mon mémoire n'est pas une première divulgation des résultats obtenus dans le cadre de ma maîtrise, mais plutôt l'intégration de l'ensemble des analyses et conclusions tirées.

Ce mémoire se veut donc l'aboutissement final de trois années de travail acharné. En plus de réaliser un travail de recherche pour mon mémoire de maîtrise, j'ai eu la chance de participer à deux stages qui m'ont fait grandement progresser dans le domaine de la recherche lors de ma formation. Le premier, réalisé à l'Oregon State University dans le laboratoire de Bruce Menge, m'a permis de me familiariser avec le travail de terrain sur le littoral établi depuis de nombreuses années sur les côtes de l'Oregon aux États-Unis. Le second, réalisé à Paris en France à l'École Normale Supérieure, m'a permis de développer une certaine expertise dans le domaine de la synchronie spatiale et d'autres analyses spatiales. Le mémoire présenté est donc imprégné de ces expériences personnelles effectuées dans le cadre de ma maîtrise.

REMERCIEMENTS

Dans un premier temps, je tiens à remercier mon directeur Philippe Archambault. Sa confiance en moi en me proposant un projet de maîtrise passionnant m'a permis de poursuivre des études supérieures. Son éternel optimisme et ses encouragements ont été d'un soutien inestimable. De plus, il m'a permis de participer à la mission multispécifique à bord du *Teleost*, une expérience très enrichissante. Je tiens aussi à remercier mon codirecteur Ladd Johnson pour ses nombreux conseils et le temps passé à travailler la qualité linguistique de mon article, me permettant de le rédiger en anglais.

Je remercie aussi Frédéric Guichard pour sa grande collaboration dans le projet. Ses idées ont mené ma maîtrise plus loin. De plus, son accueil en France m'a permis de réaliser des analyses spatiales consolidant ainsi le projet et mes connaissances personnelles.

De plus, je ne peux passer sous silence l'accueil de Bruce Menge et de son laboratoire à l'« Oregon State University » en Oregon aux Etats-Unis. Le stage réalisé dans cette autre université m'a permis d'acquérir de nombreuses connaissances de terrain en milieu côtier en plus d'améliorer mon anglais. Enfin, les discussions en lien avec mon projet m'ont amenée à adopter une vision beaucoup plus large des possibilités qu'il offrait.

Je désire aussi témoigner ma reconnaissance à tous les membres du comité stratégique dans lequel mon projet de maîtrise s'insère pour leurs commentaires. De plus, je désire remercier le CRSNG et le RAQ pour leur soutien financier.

Un merci particulier à mes collègues et amis, Mélanie Lévesque, Annie Séguin, Mylène Bourque, Reynald Belley, Cindy Grant, Nicolas Le Corre, Charlotte Roby et Laure de Montety qui ont contribué à mon projet par des discussions, des conseils, de l'aide sur le terrain et leur support moral.

Enfin, je désire remercier mes parents, mon frère et ma sœur ainsi que mon copain Dany Thibault qui m'ont encouragée à persévérer dans mon projet de maîtrise et qui ont écouté mes histoires de benthos à multiples reprises, au cours des deux dernières années.

RÉSUMÉ

La majorité des études se penchant sur les mécanismes responsables des patrons spatiaux formés par des espèces benthiques s'intéressent aux rôles des facteurs environnementaux. Lorsque l'environnement est insuffisant pour expliquer ces patrons, les interactions biologiques telles que la compétition et la prédation sont tenues responsables. Toutefois, il a été démontré que la limite de dispersion larvaire peut aussi induire des patrons spatiaux.

Afin d'observer les phénomènes de recrutement larvaire en condition limitée de prédation à très grande échelle dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent (EGSL), Canada, les bouées de navigation de la Garde Côtière sont utilisées comme collecteurs. Chaque automne, ces bouées sont retirées de l'eau et nettoyées par la Garde Côtière Canadienne afin de les préserver contre les glaces. En 2005 et 2007, des échantillons quantitatifs du recrutement des moules bleues ont été recueillis sur plus de 150 bouées de navigation mouillées de mai à novembre dans diverses zones de EGSL.

Nos objectifs sont d'identifier les mécanismes responsables de la distribution hétérogène du recrutement des moules bleues sur les bouées. Nous avons analysé la synchronie afin de détecter la limite de dispersion larvaire et l'importance des paramètres environnementaux sur le recrutement.

Nos analyses des données de 2007 suggèrent que la taille des agrégats dans la partie sud ($>100\text{km}$) est supérieure à celle de la zone nord ($\sim 20\text{km}$) du système. La comparaison des patrons biologiques avec ceux de l'environnement montre des similarités entre les deux, expliquant ainsi, au moins en partie, la structure en agrégats des paramètres de recrutement. Des régressions linéaires multiples permettent de conclure que près de 50% de la variation de la distribution des recrues de moules de EGSL est expliquée par les paramètres abiotiques. D'un autre côté, la compétition et la prédation ne semblent pas être des facteurs principaux dans le système. Enfin, des données historiques récoltées sur certaines des bouées de navigation associées à nos données récentes permettent d'analyser la variabilité temporelle des patrons spatiaux.

Ces connaissances permettront de guider les décisions quant à l'instauration de zones protégées ainsi qu'au développement des industries mytilicoles dans le système du Saint-Laurent.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT PROPOS.....	II
REMERCIEMENTS.....	IV
RÉSUMÉ.....	VI
TABLE DES MATIÈRES.....	VII
LISTE DES TABLEAUX	IX
LISTE DES FIGURES	X
LISTE DES ANNEXES.....	XI
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
ABSTRACT	9
1.1 INTRODUCTION.....	10
1.2 METHODS	13
<i>1.2.1 Study area.....</i>	<i>13</i>
<i>1.2.2 Collectors.....</i>	<i>13</i>
<i>1.2.3 Sampling.....</i>	<i>15</i>
<i>1.2.4 Historical data.....</i>	<i>15</i>
<i>1.2.5 Environmental parameters</i>	<i>16</i>
<i>1.2.6 Data analysis.....</i>	<i>17</i>
<i>1.2.7 Population interactions.....</i>	<i>21</i>
1.3 RESULTS.....	22
<i>1.3.1 Blue mussel density, biomass and maximum size in 2007</i>	<i>22</i>
<i>1.3.2 Multiple linear regressions.....</i>	<i>25</i>
<i>1.3.3 Autocorrelation of environmental parameters.....</i>	<i>25</i>
<i>1.3.4 Autocorrelations of biotic parameters.....</i>	<i>28</i>
<i>1.3.5 Covariogram.....</i>	<i>30</i>
<i>1.3.6 Predation.....</i>	<i>31</i>
<i>1.3.7 Competition.....</i>	<i>32</i>

1.4 DISCUSSION.....	33
1.4.1 Spatiotemporal stability.....	33
1.4.2 Synchrony.....	34
1.4.3 Environmental parameters.....	36
1.4.4 Dispersal limitations.....	40
1.4.5 Biotic interactions.....	42
ACKNOWLEDGMENTS	43
CONCLUSION GÉNÉRALE	44
<i>Hétérogénéité spatiale.....</i>	<i>44</i>
<i>Synchronie.....</i>	<i>45</i>
<i>Limites de la dispersion.....</i>	<i>45</i>
<i>L'effet de Moran.....</i>	<i>48</i>
<i>Mécanismes autres que la dispersion.....</i>	<i>49</i>
<i>Paramètres environnementaux.....</i>	<i>49</i>
<i>Prédation et compétition.....</i>	<i>53</i>
<i>Aquaculture.....</i>	<i>55</i>
<i>Autres perspectives.....</i>	<i>57</i>
ANNEXES	70

LISTE DES TABLEAUX

- Table 1. Results of multiple linear regression models (AIC procedure) used to estimate density (A, mussels by 100cm^{-2}), biomass (B, mussels by 100cm^{-2}) and maximum size (Size_{max}) among EGSL navigation buoys in 2005 and 2007. Maximum current velocity (V, cm^2s^{-1}), mean summer sea surface temperature (SST, $^{\circ}\text{C}$), mean salinity (S, PSU) and mean summer chlorophyll *a* (Chl *a*; mg.m^{-3}) were variables in regression models. Partial R^2 below each regression coefficient ($\pm\text{SE}$); NS : not significant ; N = number of data included. Unbiased R^2 (R^2 adj) are shown; MSE : Mean squared errors.24
- Table 2. Slope of linear regression between log (density) and log (biomass) in different regions of the estuary and Gulf of St. Lawrence (EGS= Sourthern Gaspé water; CN=North Coast; EM=Lower St. Lawrence Estuary; IPE= Prince-Edward-Island; IM= Magdalen Islands).32

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Location of buoys sampled in 2005 and 2007 in the St. Lawrence system.	14
Figure 2. North and South division of St. Lawrence system for spatial autocorrelation analysis.	18
Figure 3. The 22 buoys sampled between 1980 and 1985 (except 1982) and in 2007 and 2008.	20
Figure 4. Blue mussel (a) density (mussels.100cm ²) (b) biomass (g.100cm ²) and (c) maximum size (mm) observed on navigation buoys in EGSL, 2007.	23
Figure 5. Moran's I index correlogram of mean summer chlorophyll <i>a</i> (Chl- <i>a</i>), maximum current velocity (max current), summer sea surface temperature (SST) and mean salinity (salinity) of EGSL, (a) 2005, northern area; (b) 2007, northern area; (c) 2005, southern area and (d) 2007, southern area. Full symbols indicate statistically different from 0 at $\alpha \leq 0.05$	27
Figure 6. Moran's I index correlogram of density, biomass and maximum size (a) 2005, northern area ; (b) 2007, northern area ; (c) 2005, southern area and (d) 2007, southern area. Full symbols indicate statistically different from 0 at $\alpha \leq 0.05$	29
Figure 7. Covariance between temporal series (7 years) of maximum size observed on 22 buoys in relation to the geographic distance that separated them. Filled symbols indicate statistically different from 0 at $\alpha \leq 0.05$ after 10,000 Monte Carlo permutations.	30
Figure 8. Presence of predation by the seastar <i>Asteria vulgaris</i> on navigation buoys in 2005 and 2008.	31

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1. Position des bouées échantillonnées en 2005 et 2007.....	71
Annexe 2. Positionnement des quadrats échantillonnés sur une bouée type.....	74
Annexe 3. Séries temporelles des tailles maximales (mm) observées sur 26 bouées de navigation du Saint-Laurent.....	75

INTRODUCTION GÉNÉRALE

L'organisation spatiale des espèces biologiques est un phénomène suscitant beaucoup d'intérêts chez les écologistes. La régularité de certains patrons est spectaculaire et plusieurs chercheurs désirent comprendre les phénomènes contrôlant l'apparition de ces derniers. Dans d'autre cas, en absence de régularité, l'espace est occupé de manière hétérogène par une ou plusieurs espèces. Quels sont les mécanismes qui régissent l'apparition de ces patrons biologiques dans l'espace, voilà une question explorée depuis de nombreuses années. Les processus physiques et biologiques affectant la distribution et l'abondance du recrutement des moules bleues (Ekman, 1996) sont étudiés afin de déterminer leur rôle et leur importance.

L'étude des phénomènes de synchronie en écologie permet d'expliquer les interactions entre la dynamique des populations et les variations environnementales extrinsèques (Grenfell *et al.*, 1998 et Blassius *et al.*, 1999). Trois hypothèses ont été identifiées comme pouvant conduire à l'apparition de patrons de synchronie spatiale dans différents systèmes, soient (1) la présence de prédateurs nomades, (2) la dispersion et (3) la synchronie environnementale (Koeing, 1999).

Dans un premier temps, les paramètres environnementaux ont été identifiés. En effet, la quantité et qualité des ressources alimentaires, la température, la salinité et l'hydrodynamisme sont des paramètres affectant le recrutement des moules bleues (Bayne, 1976). Lorsque ces paramètres sont dans un cadre optimal, le recrutement atteint sa capacité maximale, alors que dans des conditions limitantes, il est plus faible.

D'un autre côté, des phénomènes d'interaction tels que la compétition et la prédation peuvent contrôler les populations de moules en limitant l'arrivée de nouveaux individus ou en éliminant certains individus (Menge, 1992; 2000).

Par ailleurs, les effets des paramètres environnementaux (« bottom-up ») sont intimement liés aux processus de prédation et de compétition (« top-down ») et ils peuvent affecter la structure de la communauté (Menge, 2000).

Les théories élaborées dans les écosystèmes marins afin d'expliquer la dynamique régionale des métapopulations sont presque exclusivement basées sur l'importance de l'environnement (Gouhier *et al.*, 2010). En effet, les données sont plus difficiles à observer qu'en milieu terrestre et le potentiel de dispersion des espèces est beaucoup plus grand en milieu marin. Il est non négligeable de considérer le grand pouvoir de dispersion de la plupart des larves d'invertébrés benthiques. Ce grand potentiel est contrôlé par les courants de l'océan et la durée du cycle larvaire affectant nécessairement les patrons d'abondance via les processus de recrutement (Gaylord et Gaines, 2000). Ceci entraîne donc des difficultés importantes lorsque l'on désire observer la dispersion des larves et de là découle l'hypothèse que les océans étaient complètement fermés ou ouverts (Roughgarden et Iwasa, 1986; Roughgarden *et al.*, 1985).

Les anémones, les balanes et les moules sont des organismes filtreurs sessiles, considérés comme de grands disperseurs en raison de leur stade larvaire planctonique (Kinlan et Gaines, 2003). Les moules possèdent un stade planctotrophique d'environ 32 jours (Grantham *et al.*, 2003), mais qui peut être plus court ou s'étirer davantage selon les

conditions du milieu, leur procurant une très grand pouvoir de dispersion (Gosling, 1992, Bayne, 1976). En effet, selon la salinité et l'espèce (*M. edulis* ou *M. trossulus*), il est possible d'observer un cycle de développement variant de 24 à 45 jours (Qiu *et al.*, 2002). Ainsi, les larves peuvent se retrouver à plus de 100km des populations parentales qui sont sessiles (Navarette *et al.*, 2005). Bien que la période de dispersion larvaire entraîne de nombreuses pertes de larves, cette stratégie permet aux moules recrues de s'installer sur de nouveaux sites afin de former de nouvelles populations (Thorson, 1950).

Bien que les conditions météorologiques, climatiques ou hydrodynamiques soient les principaux facteurs influençant les variations dans le recrutement des moules bleues, la fécondité des moules a été identifiée comme un autre facteur non négligeable (Hughes *et al.*, 2003). Certaines études ont tenté d'établir un lien entre les populations adultes et les recrues observées à un même site. Par contre, aucune évidence n'a pu être observée (Hughes *et al.*, 1999; Smith *et al.*, 2009). Toutefois, Smith *et al.* (2009) ont observé une covariance-croisée significativement positive entre les sites de moules du Saint-Laurent (*Mytilus spp.*) séparés par 12-18 km et ceux éloignés de 24-30km. Ces résultats ont permis d'émettre l'hypothèse que les populations adultes et le pouvoir de dispersion des larves ont un rôle à jouer dans l'organisation spatiale du recrutement larvaire des moules.

D'un autre côté, une étude réalisée sur la côte ouest américaine a permis de conclure que la limite de dispersion larvaire des moules influence la dynamique spatiale des communautés côtières ainsi que la distribution des abondances de moules observées sur la côte (Gouhier *et al.*, 2010). Cette étude a considéré des données récoltées sur un segment

de plus de 1800 km ainsi qu'un modèle de métapopulation. Dans les deux cas, la conclusion tirée est la même, soit que la dispersion larvaire est limitante. Ainsi, si la dispersion des larves est limitée (Shanks *et al.*, 2003), la connectivité intervient dans les variations spatiales à très grande échelle et modifie les patrons de distribution spatiale. Le cadre de l'étude de Gouhier *et al.* (2010) permet aussi de quantifier l'échelle de dispersion, de prédire les patrons régionaux de certaines abondances d'espèces et de déterminer l'importance relative de la régulation locale et des forçages environnementaux dans la dynamique des métapopulations.

Afin d'appliquer cette méthode à une plus grande échelle, il serait intéressant de la tester sur un milieu complètement différent, soit le système du Saint-Laurent. En effet, dans cet environnement, la moule bleue est aussi une des principales espèces sessiles retrouvées (Fradette et Bourget, 1980) et les conditions environnementales sont différentes. De plus, l'étude de Smith *et al.* (2009) suggère la présence d'un lien spatial entre les populations adultes et recrues du Saint-Laurent, probablement contrôlé par la dispersion larvaire.

En général, les études portant sur la colonisation d'espèces benthiques ayant un stade larvaire sont réalisées en zone intertidale (Smith *et al.*, 2009; Johnson et Geller, 2006; Jenkins, 2005; McKindsey et Bourget, 2000). Afin d'observer le recrutement larvaire plus au large, il est possible d'utiliser des collecteurs artificiels (Archambault et Bourget, 1999; Garcia *et al.*, 2003; Frantzen, 2007). Toutefois, cette méthode entraîne une limite dans le nombre de collecteurs, restreignant ainsi l'échelle à laquelle l'étude est réalisée. Afin de remédier à ces contraintes, Fradette et Bourget (1980; 1981) ont élaboré une

méthode consistant à échantillonner les bouées de navigation du golfe et de l'estuaire du Saint-Laurent.

Cette base de données est une des plus imposante dans le Saint-Laurent en ce qui a trait au recrutement des moules bleues. En effet, dès 1975, les bouées de navigation de la garde côtière canadienne ont été échantillonnées afin d'avoir une image d'ensemble du recrutement saisonnier des espèces benthiques à une large échelle spatiale (Fradette et Bourget, 1980). L'utilisation des bouées de navigation offre un grand nombre d'avantages tels qu'une standardisation de la profondeur, du substrat et de la durée d'immersion (Bourget *et al.*, 2003). De plus, étant donné que les bouées sont retirées sur une brève période de temps à l'automne, les échantillons récoltés sont comparables. Enfin, puisque la garde côtière entrepose ses bouées à quai pour l'hiver, il est possible de couvrir une très grande superficie de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent sans avoir à se déplacer à chacune des bouées, mais seulement en fréquentant quelques ports. Puisque les bouées sont nettoyées annuellement lors de l'entreposage hivernal, les espèces présentes sur les bouées sont le reflet du recrutement annuel en considérant l'intégration des interactions biologiques lors de la période d'immersion.

À partir de cette base de données de 1975 à 1985, différentes études ont été menées afin de comprendre la variation temporelle et spatiale du recrutement (Fradette et Bourget, 1980; 1981; Ardisson et Bourget, 1992; 1997; Bourget *et al.*, 2003). Ces études ont montré que l'abondance et la biomasse observées sur les bouées de navigation varient sur

l'ensemble de la zone d'étude créant ainsi une hétérogénéité spatiale dans la distribution du recrutement des moules (Ardisson et Bourget, 1991).

Plus récemment entre 2005 et 2008, des échantillons ont été récoltés sur les mêmes bouées de navigation (Annexe 1). Toutefois, l'échantillonnage a été effectué d'une manière plus standard, soit en prélevant trois quadrats situés toujours au même endroit sur la bouée. (Annexe 2) Antérieurement, les quadrats étaient prélevés au maximum d'abondance et aléatoirement un peu partout sur la bouée. Toutefois, il est possible de comparer les données de tailles maximales sur de grandes séries temporelles (Annexe 3). Par ailleurs, les données récentes couvrent une plus grande superficie. La partie sud du golfe, incluant les bouées autour de l'IPE, ont été échantillonnées.

L'objectif principal de cette étude est de caractériser les mécanismes responsables de la distribution spatiale du recrutement des moules bleues sur les bouées de navigation de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent à une grande échelle spatiale. Plus spécifiquement, nous analysons la synchronie afin de déterminer les limites de dispersion et nous identifions les facteurs (environnementaux et biologiques) responsables de la distribution spatiale du recrutement des moules bleues dans le système. En effet, dans le cas où un patron de synchronie différent de celui de l'environnement est observé, en absence de compétition et de prédation, il est possible de déterminer un paramètre de dispersion donnant un indice de la limite de dispersion des larves dans le milieu.

Notre hypothèse est que les paramètres environnementaux expliqueront une part importante de la variance du recrutement (biomasse, abondance et taille maximale) à une

échelle locale. En effet, des températures et des concentrations en chlorophylle *a* plus élevées devraient favoriser le recrutement et la croissance des moules bleues, alors que des courants plus importants la réduiraient. Finalement, la salinité ne devrait pas jouer un rôle très important, excepté dans la partie amont de l'estuaire. À cette échelle spatiale, la compétition et la prédation seraient probablement responsables de la variance non expliquée par les paramètres environnementaux, même si cela est difficile à déterminer, car ces phénomènes sont dépendants de l'environnement. D'un autre côté, à une échelle régionale, nous croyons que les limites de dispersion larvaire auront un plus grand contrôle sur le recrutement larvaire que les paramètres environnementaux. Ceci reflètera les différences d'organisation spatiale entre les paramètres biologiques et environnementaux.

Ce mémoire de maîtrise, sous forme d'article scientifique, est rédigé en partie en anglais et contient un chapitre qui devrait être prochainement soumis à la revue *Marine Ecology Progress Series*.

CHAPITRE 1

BLUE MUSSEL RECRUITMENT AND PRODUCTIVITY ON NAVIGATION BUOYS IN THE ST. LAWRENCE SYSTEM (ESTUARY AND GULF), CANADA

Valérie Bélanger¹, Philippe Archambault¹, Frédéric Guichard², Ladd E. Johnson³

¹Institut des sciences de la mer (ISMER), 310 allée des Ursulines, Rimouski, Québec, G5L 3A1, Canada.

²Department of Biology, McGill University, 1205 Avenue Docteur Penfield, Montréal, Québec, G5L 3A1, Canada.

³Département de biologie, Pavillon Alexandre-Vachon, 1045 av. de la Médecine, Université Laval, Québec, Québec, G1V 0A6, Canada

Corresponding author: philippe_archambault@uqar.qc.ca;

KEY WORDS

Boreal ecosystems, Settlement, Spatial distribution, St. Lawrence system, Time series, Blue mussel, *Mytilus*.

ABSTRACT

Most studies on mechanisms that generate spatial patterns of the distribution of benthic species focus on environmental influences on these patterns. However, dispersal limitations could also interact with ecological processes such as competition and predation to create observed spatial patterns. Navigation buoys have been used as collectors to provide data on blue mussel (*Mytilus* spp.) recruitment at large spatial scales in the estuary and Gulf of St. Lawrence (EGSL), Canada. Quantitative samples of blue mussel recruitment were obtained in 2005 and 2007, from more than 150 navigation buoys moored each year from May through November in different regions of the EGSL. The main objective of this study was to identify the contribution of environmental determinants relative to local biotic factors, like potential dispersal limitations that generate observed recruitment patterns. Our analyses suggest a larger patch size in the southern (>100km) than in the northern (~20km) part of the EGSL, and comparisons with environmental parameters show that they explained around 50% of this variation in mussel distribution across the EGSL. However, because of this high degree of correlation, the role of demographic connectivity could not be assessed although competition and predation seems to play minor roles in the spatial patterns of density, maximum size and biomass observed. Additional comparisons with historical data demonstrated that the spatial patterns of maximum size were generally stable over time. This knowledge will assist in the management of both natural and applied aspects of coastal ecosystems.

1.1 INTRODUCTION

Larval distributions and densities are affected by diverse and complex physical and biological processes (Eckman, 1996; Archambault & Bourget, 1999). For example, environmental parameters, such as food supply, temperature, salinity and hydrodynamics can all affect blue mussel recruitment (Bayne, 1976). However, the assumption that populations are in equilibrium with the environment can lead to problems in understanding ecological dynamic mechanisms, such as predation. Indeed, both competition and predation are biotic factors that can control mussel population (Menge, 1992; 2000). The supply of new individuals in the population can be another important biotic factor in determining population dynamics as suggested by 'supply-side' theory (Lewin, 1986). In fact, many marine benthic invertebrates can disperse from parental populations during their larval period (Grantham *et al.*, 2003; Qiu *et al.*, 2002), and those with a planktotrophic stage (i.e., a feeding form) have extended periods in the water column, giving them a high dispersal potential (Gosling, 1992). Even if meteorological, climatic or hydrodynamic factors are primarily responsible for explaining recruitment variation, variation in fecundity, especially at the population level, may also make substantial contributions (Hughes *et al.*, 2003). Some studies have shown the importance of larvae dispersal in density and distribution patterns of metapopulations (Cottenie, 2005). Many have reported weak link between adults and recruits over small scales (~100m) (Hughes *et al.*, 1999; Smith *et al.*, 2009). There is, however, evidence for linkage over larger scales (12 – 30 km; Smith *et al.*, 2009). Such meso-scale coupling could create temporal and spatial patterns of correlations at the regional scale.

The combination of these two elements, the abiotic environment and the ecological factors, should determine the dynamics and any synchrony that might exist between subpopulations within an ecosystem. Studying synchrony over large spatial scales (i.e., an order of magnitude larger than the estimated scale of dispersal) may help distinguish between these two possibilities (Grenfell *et al.*, 1998; Blasius *et al.*, 1999). Specifically, the relative importance of dispersal and environment in controlling population distributions can be determined by identifying specific patterns in synchrony, when the individual influence of each of these elements cannot be directly measured. For example, Gouhier *et al.* (2010) analysed a 1800-km stretch of the west coast of the United States to compare a metapopulation model with field data. They found a strong signature of dispersal limitation and spatial dynamics in the regional distribution of mussel density that was independent of the large scale environmental gradient that exists along this coast. This approach can be used to quantify the scale of dispersal, to predict the regional patterns of abundance and to determine the relative importance of local population regulation and environmental forcing in the dynamics of metapopulations.

Such a framework requires, however, an extensive set of data to provide sufficient spatial information. Since 1975, navigation buoys have been periodically sampled at the end of each settlement and ice-free season to study the recruitment of benthic species with planktonic larval stages, such as the blue mussel, in the estuary and Gulf of St. Lawrence (EGSL) (Fradette & Bourget, 1980; Ardisson & Bourget, 1992; Bourget *et al.*, 2003). These studies have provided information about both the recruitment and growth of mussels

over large spatial scales, although the long time series of data collected has never been used to assess the stability of this marine system over time.

Here we use both historic and contemporary data to characterize the contribution of ecological (i.e., biological) and environmental mechanisms that are potentially responsible for the patterns of recruitment of blue mussels across the EGSL over large spatial and temporal scales. More specifically, we analyzed spatial synchrony of the recruitment of mussels onto buoys to determine the importance of dispersal limitation relative to the environmental and biotic factors responsible for patterns at local and regional scales. Under stable conditions, environmental parameters should explain a larger part of the variance in blue mussel recruitment (i.e., biomass, density and/or maximum size). Of these potential environmental factors, the hypothesis tested was that blue mussel productivity will be enhanced at higher water temperatures and higher chlorophyll *a*, and reduced by higher current velocity whereas salinity should not play an important role, except in the brackish portions of the estuary. If local ecological processes are strong enough to be destabilizing, then spatiotemporal variability should be influenced to a greater extent by dispersal limitations. Autocorrelation analyses would show such a situation as specific patterns of mussel distribution and density that differ from those observed for environmental factors. Such an analysis provides an assessment of the relative roles of dispersal limitations and environmental controls of mussel recruitment and productivity in boreal ecosystems over regional scales.

1.2 METHODS

1.2.1 Study area

The Gulf of St. Lawrence is a highly stratified semi-enclosure sea with an approximate surface area of 226,000 km² (Koutitonsky & Bugden, 1991; Saucier *et al.*, 2003). The gulf connects with the Atlantic Ocean through the Cabot and the Belle Isle straits and receives freshwater inflow from the St. Lawrence River and other tributaries.

The physicochemical conditions of the gulf are relatively homogenous, but pronounced horizontal gradients are observed in the estuary (El-Sabh, 1976) primarily in the surface layer where buoys are located. Salinity gradually increases from Ile d'Orléan (0) to Rimouski (28.5) on southern shore (Lavoie, 1970), but values are lower than on north shore, a result of the Coriolis effect (El-Sabh, 1979). In the gulf, salinity varies from 29 to 32, and temperatures increase from the northeast to the southwest. In the estuary, the summer surface temperatures vary between 5 to 20°C (Saucier *et al.*, 2003).

1.2.2 Collectors

Navigation buoys, moored each year from May through November along the shores of the estuary and Gulf of St. Lawrence (EGSL), were used as collectors as in past studies (see Fradette & Bourget, 1980; 1981; Ardisson *et al.*, 1990; Ardisson & Bourget 1990, 1991; Bourget *et al.*, 2003). Because of the extensive sea ice that develops in the EGSL, buoys are removed in the fall, cleaned, and, if necessary, painted (no antifouling agents are, however, used). After being moored in the spring, sessile organisms with planktonic larvae

colonize the buoys. Since the buoys are deployed and retrieved over short periods of time (about 2-3 weeks) each year, their use allowed us to obtain samples on a large spatial scale (Figure 1) without any confounding effects of seasonal differences in the community development across the region.

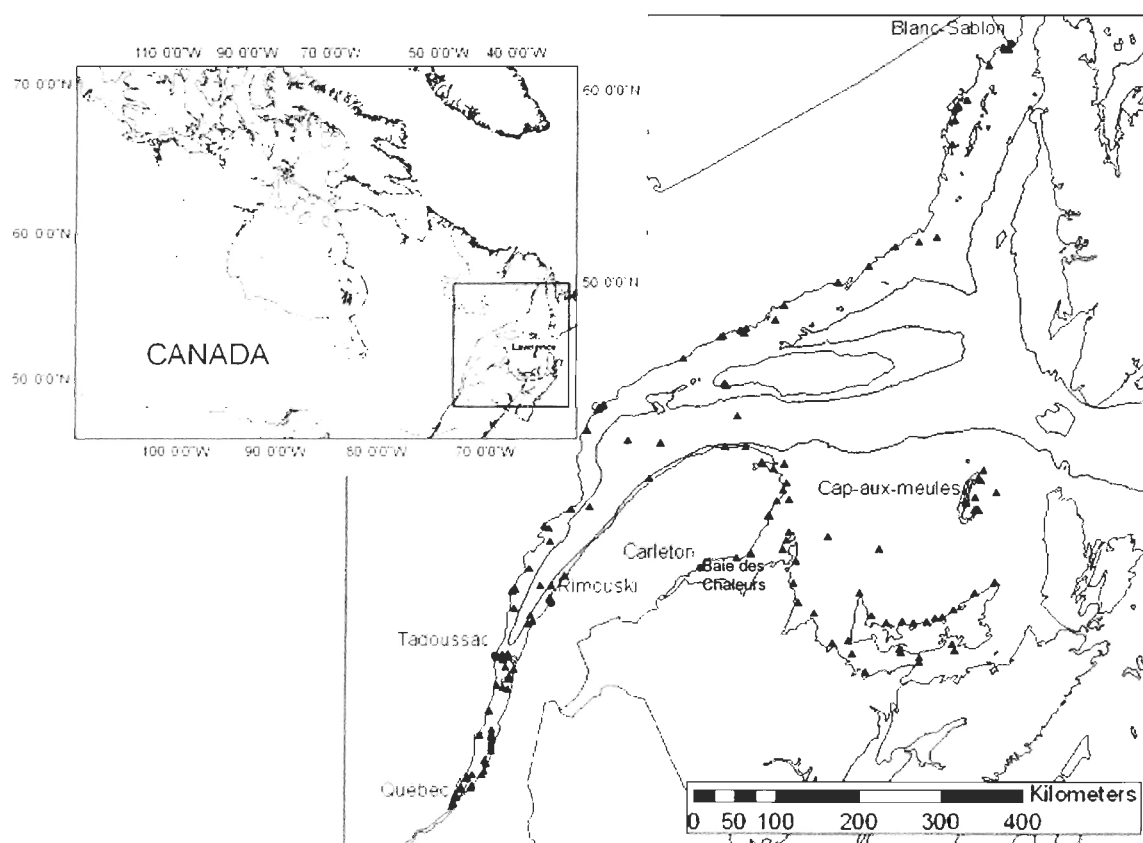


Figure 1. Location of buoys sampled in 2005 and 2007 in the St. Lawrence system.

1.2.3 Sampling

Buoys sampled in 2005 (126) and 2007 (165) were distributed across the system from the brackish waters of the estuary, eastward to the Lower North Shore (Québec), the Magdalen Islands (Québec) and Prince Edward Island (PEI). A subset (28) of these were also sampled in 2008 to extend the time series for the buoys having the most historical data (see below). For each buoy, three 10 x 10 cm² quadrats were sampled on the underside surface of the buoys at the three cardinal directions that were accessible. All macroscopic organisms and associated microscopic organisms were collected with a scraper and preserved in 70% ethanol. Samples were then separated in the laboratory using either a 1-mm sieve (2005), a 0.5 mm sieve (2007), or both (2008). All mussels from each sample, or a subsample when densities were high, were then counted and their wet weight (blotted dry after 5 min) measured for each sample or subsample. The length (the maximum distance between umbo and posterior margin) of the 10 largest mussels was measured using a vernier caliper (precision 0.01 mm) for each quadrat in 2007. No such measurements were taken in 2005. Abundance of predatory species was also noted in 2005.

1.2.4 Historical data

From 1980 to 1985, between 50 to 100 buoys were sampled but only from a restricted area in the estuary and northwestern portion of the Gulf of St. Lawrence (Fradette & Bourget, 1980; 1981). The sampling protocol differed from that done in 2005-2008 in that one quadrat sample of 10 x 10 cm was taken from the area of maximum mussel abundance (determined by visual inspection) on each buoy as well as 1 to 6 other quadrats selected

haphazardly from the submerged surfaces of the buoy. The laboratory procedures were the same as described earlier (sieve size: 1 and 0.5 mm), except that only the length of the largest mussel of each sample was measured (see Fradette and Bourget 1980, 1981).

1.2.5 Environmental parameters

The data issued from the National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) NOAA-1B (*ctn1b*) data stream were used by the remote sensing laboratory of the Maurice Lamontagne Institute (MLI) of Fisheries and Oceans Canada (DFO) to provide sea-surface temperature (SST) across the study system. The resolution of SST values calculated from *ctn1b* is approximately 0.1°C. Means of semi-monthly periods starting on the 1st and 16th of each month from May to the end of November 2005 and 2007 were used.

The hydrodynamic parameters, specifically current speeds, were extracted from the estuary and Gulf of St. Lawrence circulation model (Saucier *et al.*, 2003). Only environmental data from 1999 were used, and thus interannual variation in circulation was not included. Variables in this model are computed every hour with a spatial resolution of 4 x 4 km². We used the maximum current (cm.s⁻¹) from May to November as a general index of the degree of water motion, which can influence both larval supply and settlement (Eckman, 1996). The mean salinity from May to November was also obtained from the same model. Productivity was estimated from satellite-derived estimates of chlorophyll *a* (Chl *a*) from the “greenness” of the water quantified by an Aquamodis chlorophyll sensor. The summer composite image of Chl *a* (mg.m⁻³) was obtained from NASA’s Ocean Color

Web (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov>), and the value for the 4 x 4 km² area in the immediate vicinity of each buoy used in our analyses.

1.2.6 Data analysis

Multiple regression analyses

Multiple regressions analyses were used to link abiotic parameters to biotic variables, specifically the relationships between dependant variables (density and biomass for 2005 and 2007 and maximum length for 2007) and environmental conditions (sea surface temperature [SST], salinity, maximum current velocity (cm²s⁻¹) and Chl *a* (mg/m³)). The AIC procedure and the adjusted R² were used to determine the best model (Quinn and Keough, 2002). Conditions of normality, homogeneity and absence of colinearity were met.

Spatial autocorrelation analyses

Moran's I spatial correlograms were performed with SAM 3.0 (Rangel *et al.*, 2006) for 2005 and 2007 data, except that buoys were separated into North and South groups (Figure 2) as we assumed that there was little or no demographic exchange between them. The three off-shore buoys were included in both groups. Geographic distance matrix between all pairs of buoys was computed with Geographic Distance Matrix Generator 1.2.2. Straight-line distances between buoys were used except when obstructed by land masses in which case the total length of straight-line segments were used, which corresponds more closely to the minimal routes of potential larval exchange. The number of distance categories was determined by Sturge's rule, based on sample size (Legendre &

Legendre, 1998), with categories having an equal number of paired buoys in them (Sokal & Wartenberg, 1983). This equal frequency approach provides a better estimation of spatial autocorrelation at each distance. Only half the maximal dimension of the sampling area of correlograms can be interpreted as larger distances would include only edge points in each sample (Rossi *et al.*, 1992). Correlograms based on Moran's I were performed on both biotic parameters (density, biomass and maximum size) and abiotic parameters (mean summer chlorophyll *a*, maximum current speed, summer SST and mean salinity).

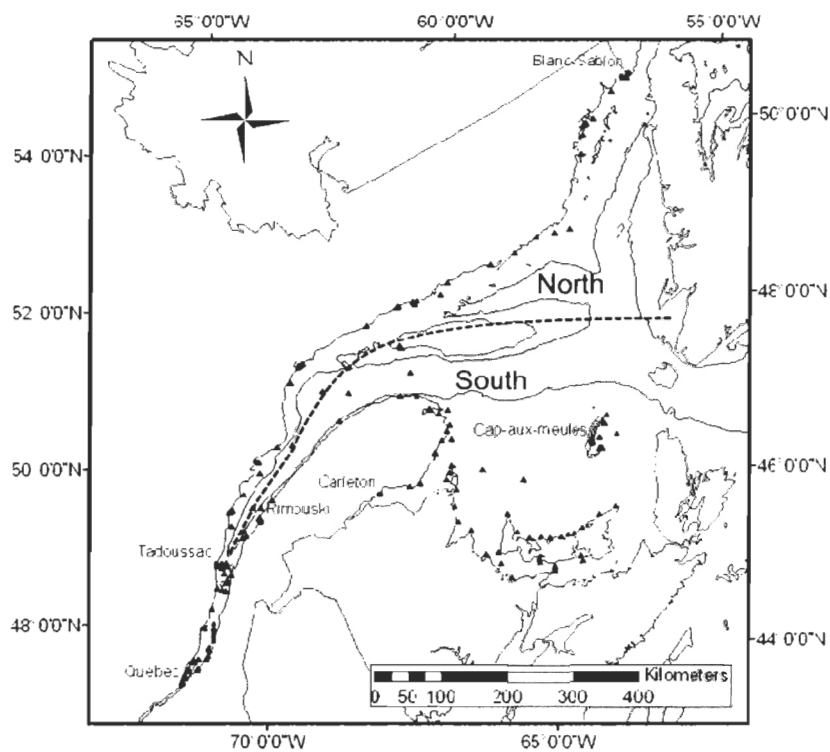


Figure 2. North and South division of St. Lawrence system for spatial autocorrelation analyses.

Spatiotemporal analyses

Historical data from the 1980s were included to compute covariograms of spatiotemporal variation among the 22 buoys that were sampled for 7 different years between 1980 and 2008 (Figure 3). In opposite to density, maximum size is more representative of growth than recruitment. However, only maximum mussel size was examined because this measurement was the only one taken in all years. The covariance of temporal series between each pair of buoys was computed, and the mean covariance values for each distance category were plotted as a covariogram. For this analysis, distance categories were separated by a fixed distance, 20km, resulting in three categories as each category (“bin”) must include 7 values; again the maximum interpretable distance is half the maximal distance between locations. Given the lower number of buoys in this study, we did not divide them into north and south groups. The distance matrix was thus calculated based on an isotropic system, except that larvae must again be transported via straight-line segments over water and any exchange between north and south could only occur to the west of Anticosti Island (Figure 1). Significance of covariance values was tested using Monte Carlo randomization analysis (Manley, 1991) based on 10,000 permutations (Legendre, 1993). By randomly assigning density values and recalculating covariance values, any spatial structure in the data is broken. Thus, a distribution of expected values can be used to assess the significance of our variance values.

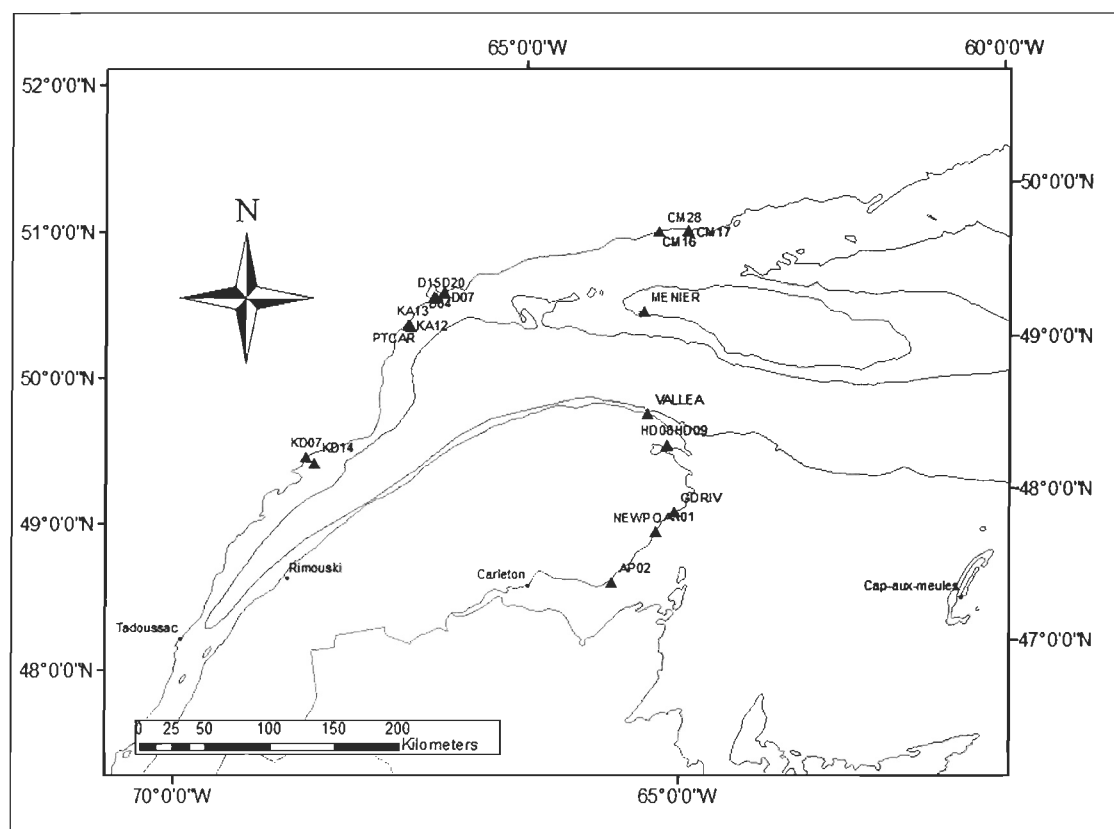


Figure 3. The 22 buoys sampled between 1980 and 1985 (except 1982) and in 2007 and 2008.

1.2.7 Population interactions

Predation

The only known mussel predator observed to recruit to buoys is the seastar *Asteria vulgaris* (Ardisson et Bourget, 1992 and Bélanger and Archambault, pers. com.). In 2005, the abundance of all benthic species present, including *A. vulgaris* was measured in the quadrats. In 2008, the presence of *A. vulgaris*, the main potential predator observed on buoys, was also noted on the 22 buoys sampled.

Competition

We used an analysis of self-thinning, the process of density-dependent mortality in sessile organisms, to assess the importance of competitive interactions in this system. Using the relationship of $m = kN^\gamma$, where density (N) and the mean weight of survivors (m) are related according to a power equation, competition is considered to be occurring when $\gamma < -1$ (Yoda *et al.*, 1963). Here we looked for this evidence of competition by observing the biomass-density relation of buoys from different regions as determined by Brunel *et al.* (1998): Southern Gaspé Water (EGS), North Shore (CN, including BCN, HCN and MCN), Lower St. Lawrence Estuary (EM), Prince Edward Island (PEI) and the Magdalen Islands (IM).

1.3 RESULTS

1.3.1 Blue mussel density, biomass and maximum size in 2007

Data from 2007 cover a larger spatial scale than historical data and include smaller mussels down to 500 μm for estimates of density. They thus provide the most complete overview of mussel recruitment (i.e., mean density, biomass and maximum size) of the St. Lawrence system for a given year (Figure 4). Several striking differences were observed. First, no mussel recruitment occurred on buoys in two contrasting regions: the upper estuary upstream of the mouth of the Saguenay River (51 buoys) and the Mingan Islands (7 buoys), in the extreme northern part of the study region (Figure 1). Highest abundance in terms of densities occurred in Gaspé Peninsula (up to 19,400 mussels. 100cm^2), the Magdalen island (4,140 mussels. 100cm^2) and on the North Shore near Port-Cartier (14,800 mussels. 100cm^2). The same regions were also characterized by higher biomass as was Prince Edward Island (PEI) (up to 212 g. 100cm^2) where densities were quite low (1,672 mussels. 100cm^2). Not surprisingly then, the largest maximum size was observed around PEI (45.4 mm) although high values were also seen in the Magdalen Islands (31.2 mm) and the southern Gaspé Peninsula (32.4 mm) (Figure 4). Overall these same patterns occurred in 2005 (data not shown) and, to a more limited extent, in the historical data (Fradette & Bourget, 1980).

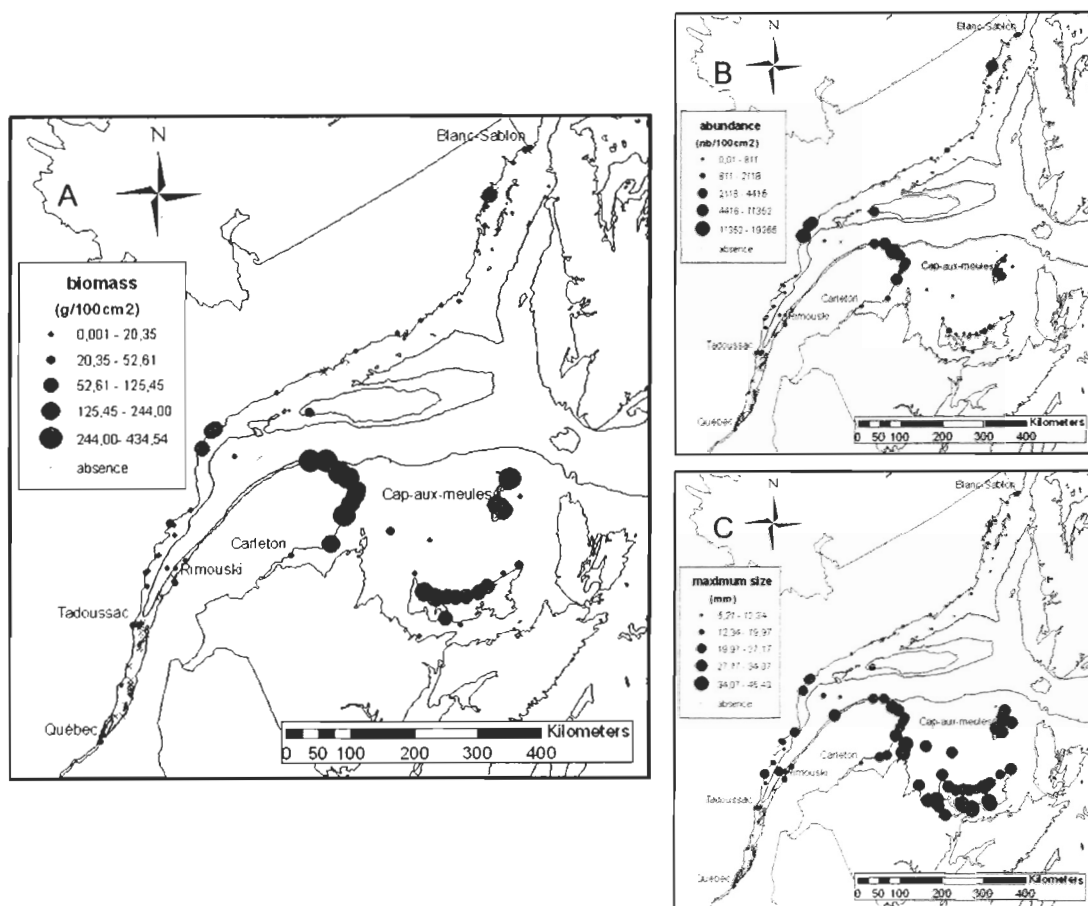


Figure 4. Blue mussel (a) density (mussels.100cm²) (b) biomass (g.100cm²) and (c) maximum size (mm) observed on navigation buoys in EGSL, 2007.

Table 1. Results of multiple linear regression models (AIC procedure) used to estimate density (A, mussels by 100cm⁻²), biomass (B, mussels by 100cm⁻²) and maximum size (Size_{max}) among EGSL navigation buoys in 2005 and 2007. Maximum current velocity (V, cm²s⁻¹), mean summer sea surface temperature (SST, °C), mean salinity (S, PSU) and mean summer chlorophyll *a* (Chl *a*; mg.m⁻³) were variables in regression models. Partial R² below each regression coefficient (±SE); NS : not significant; N = number of data included. Unbiased R² (R² adj) are shown; MSE : Mean squared errors.

		Intercept	V	SST	S	Chl-a	N	dl	R ² adj	MSE
2005	Log(A+1) = Partial R ²	-6.93 ± 1.12	-9.45 ± 0.15 3.92%	0.56 ± 0.09 17.15%	0.25 ± 0.03 27.23%	NS	124	3	47.01%	4.56
	Log(B+1) = Partial R ²	-5.01 ± 0.86	NS	0.41 ± 0.07 15.05%	0.13 ± 0.02 9.86%	0.004 ± 0.002 21.40%	124	3	44.93%	2.19
2007	Log(A+1) = Partial R ²	-4.92 ± 1.04	-0.48 ± 0.13 5.15%	0.44 ± 0.08 9.85%	0.24 ± 0.02 30.77%	NS	142	3	49.01%	6.24
	Log(B+1) = Partial R ²	-4.18 ± 0.65	-0.19 ± 0.08 2.1%	0.37 ± 0.05 20.81%	0.14 ± 0.01 21.14%	NS	142	3	45.19%	2.43
	Size _{max} = Partial R ²	4.56 ± 2.22	1.70 ± 1.00 1.68%	1.90 ± 0.27 44.82%	NS	NS	96	2	43.35%	57.91

1.3.2 Multiple linear regressions

Multiple linear regression models explained 47% of the variation in mussel density in 2005 and 49% in 2007, 44% of the variation in mussel biomass in 2005 and 45% in 2007, and 43% of the variation in mussel maximum size observed on buoys on 2007 (Table 1). Variation in density was best explained by salinity for both years (2005: 27%; 2007: 30%). Salinity also explained a significant amount of biomass variation in 2007 (21 %), but SST contributed equally (20%). In contrast, Chl *a* was the primary factor that explained biomass variance in 2005 (21%) with salinity and SST combined explaining an additional 25 %. Mussel maximum size (only measured in 2007) was best explained by summer SST (44%). Maximum current velocity explained only a small but significant portion of the variance (1-4 %) in all the models except biomass in 2005 (Table 1).

1.3.3 Autocorrelation of environmental parameters

Northern shore

In 2005, the principal environmental factors (SST, Chl *a*, and salinity) were highly variable over space (Figure 5). There was a strong significant pattern of positive autocorrelation for SST up to 122 km and between 414 to 504 km with negative autocorrelations at intermediate distances (176 and 272 km) and at 612 km (Figure 5a), suggesting a patchy pattern with periodicity. Chl *a* was, however, only positively autocorrelated up to 122 km and negatively correlated at 338 km (Figure 5a) – no positive correlations were seen at greater distances. In 2007, SST and Chl *a* were also positively

autocorrelated up to 125 km and become negatively autocorrelated at greater distances (184 km for SST and 268 km for Chl *a*; Figure 5b). Autocorrelations of salinity occurred at much smaller scales (positive at 18 km and negative at 63 km).

Southern shore

As generally seen on the northern shore, environmental factors were positively autocorrelated at smaller spatial scales and negatively autocorrelated at larger scales (Figure 5) suggesting environmental gradients. In contrast, autocorrelations were strongest for salinity, SST and maximum current. In 2005, these three factors were positively autocorrelated up to 102 km, after which autocorrelations were only observed for salinity (positive to 169 km and negatively beginning at 240 km). No autocorrelations were observed for Chl *a*. In 2007, all environmental parameters were initial positively autocorrelated (Salinity, SST, maximum current and Chl *a* to 196, 112 [likely to 189 km], 67 and 66 km, respectively) and became negatively autocorrelated at greater distances (227, 271, 159 and 156 km, respectively; Figure 5d).

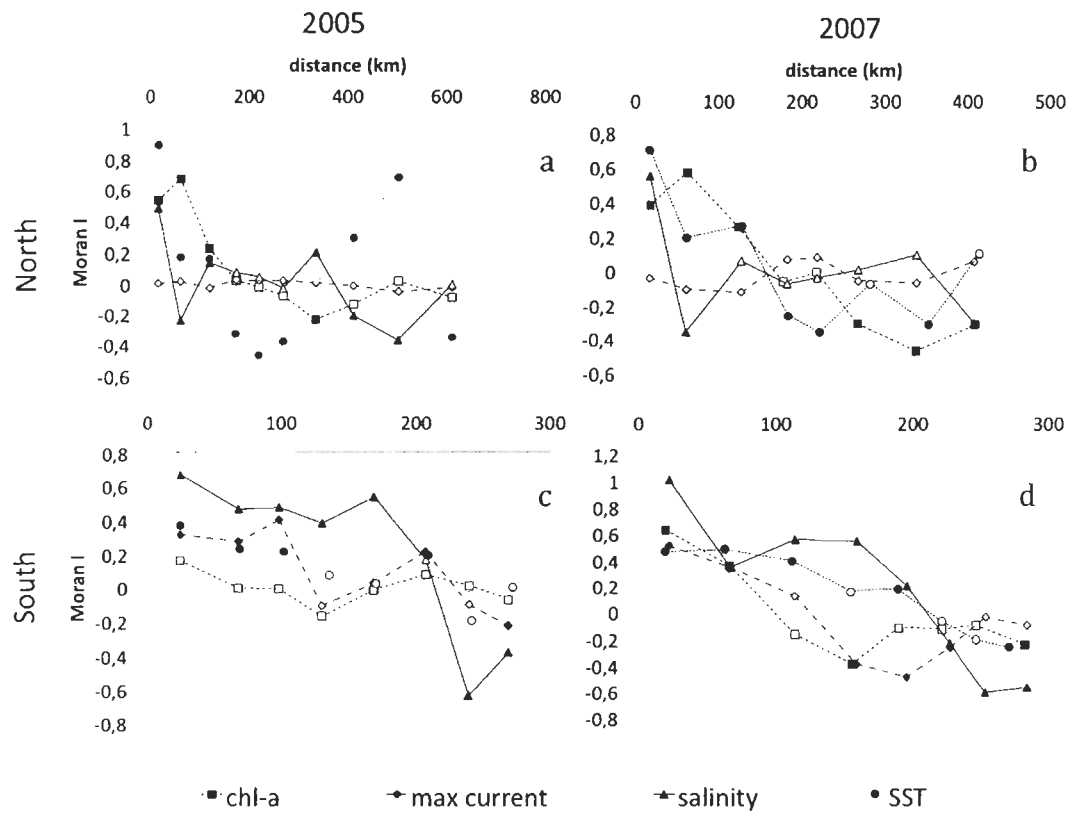


Figure 5. Moran's I index correlogram of mean summer chlorophyll *a* (Chl-*a*), maximum current velocity (max current), summer sea surface temperature (SST) and mean salinity (salinity) of EGSL, (a) 2005, northern area; (b) 2007, northern area; (c) 2005, southern area and (d) 2007, southern area. Full symbols indicate statistically different from 0 at $\alpha \leq 0.05$.

1.3.4 Autocorrelations of biotic parameters

Northern shore

In 2005, a positive autocorrelation up to 63 km was observed for biomass but became negative from 175 to 272 km (Figure 6a). Density showed a similar pattern except that significant positive correlations were also seen at 338 km, giving the “U”-shaped pattern indicative of a patchy distribution. In 2007, almost the exact patterns were seen again, except no positive autocorrelation were subsequent observed for density (Figure 6b). For maximum length, positive autocorrelations were seen at most shorter distances (up to 243 km, except at 123 km) and became negative after 386 km.

Southern shore

In 2005, the density in the southern area stayed positively autocorrelated up to 169 km and eventually became negatively autocorrelated at 269 km (Figure 6c). In contrast, positive autocorrelations for biomass were only seen at 30 and 169 km with no significant autocorrelations at intermediate distances. As for density, a negative autocorrelation appeared at greater distance (Figure 6c). In 2007, the maximum distances for positive autocorrelations for both density and biomass were shorter (70 and 113 km, respectively), but both again eventually became negative. In contrast to the northern shore, maximum length was only positively autocorrelated up to 70 km, and no autocorrelations (positive or negative) were observed thereafter.

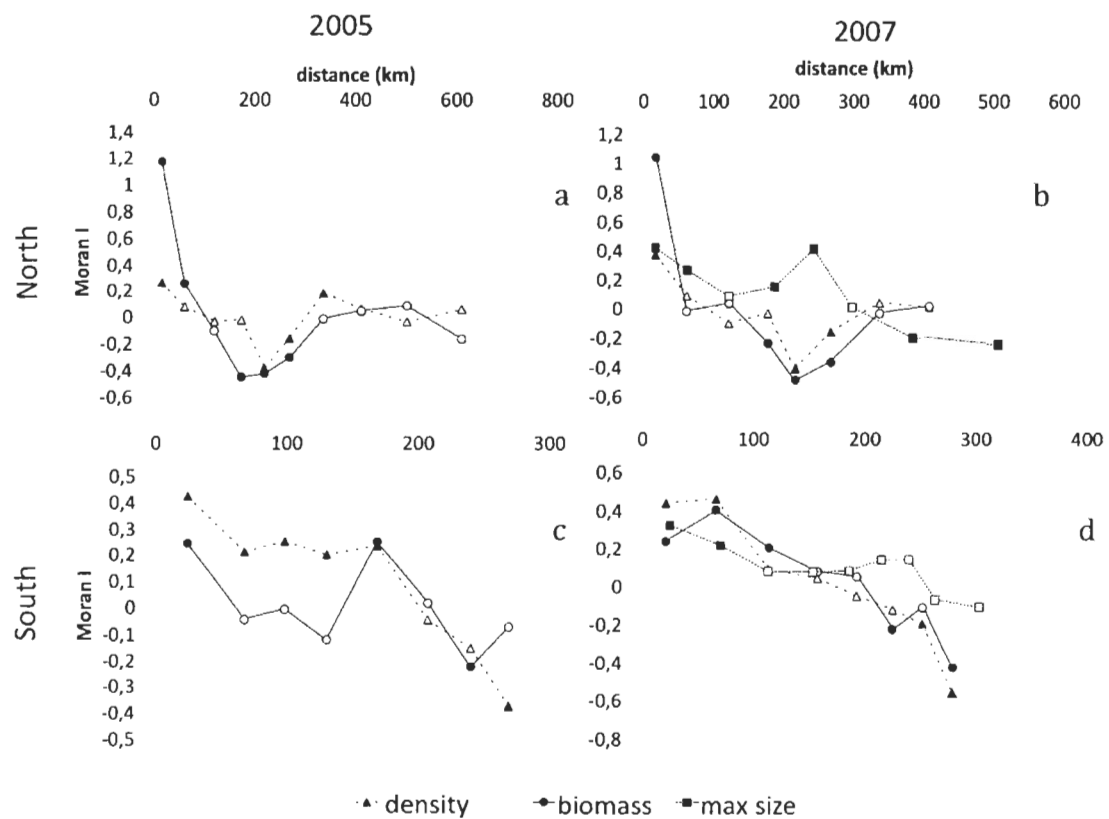


Figure 6. Moran's I index correlogram of density, biomass and maximum size (a) 2005, northern area; (b) 2007, northern area; (c) 2005, southern area and (d) 2007, southern area. Full symbols indicate statistically different from 0 at $\alpha \leq 0.05$.

1.3.5 Covariogram

Maximum size data were available as a time series from 1980 to 1985, 2007 and 2008, and thus covariogram analyses of spatiotemporal information were limited to this metric in these years. The covariance of blue mussel maximum size was positively correlated up to 20 km (Figure 7) after which no significant correlations were observed; however, because of the limited data set, only three classes of distances can be interpreted. Comparisons of these results with similar analyses of environmental data were not possible due to the lack of environmental data from 1980 to 1985.

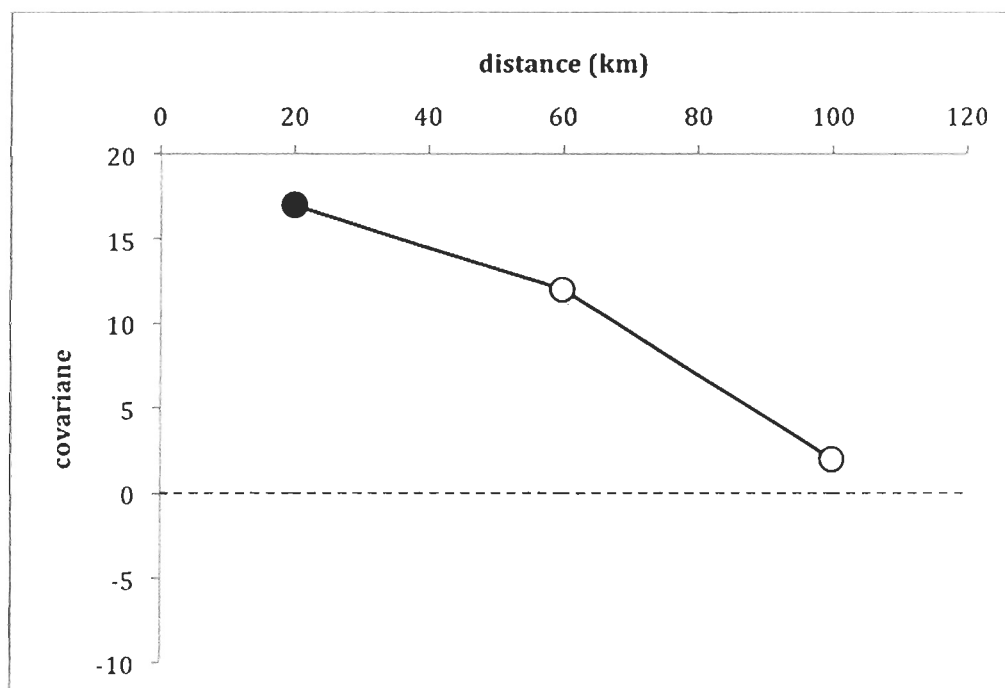


Figure 7. Covariance between temporal series (7 years) of maximum size observed on 22 buoys in relation to the geographic distance that separated them. Filled symbols indicate statistically different from 0 at $\alpha \leq 0.05$ after 10,000 Monte Carlo permutations.

1.3.6 Predation

The only potential species of predator observed on navigation buoys was the seastar *Asteria vulgaris*, a species with a planktonic larval stage. This seastar was only observed on 10 of the 159 buoys sampled in 2005. Those buoys were situated mostly in the southern part of the Gulf of St. Lawrence around Magdalen Islands and PEI although some were also collected in Baie de Gaspé. The maximum abundance was four seastars within a single quadrat (0.01 m^2), but the total for all buoys sampled in 2005 was just 13 seastars. In 2008, some were observed on five of 22 buoys sampled, and all five were situated around Gaspé Peninsula. The size of seastars observed on buoys was very small with arm length less than 1 cm (V. Bélanger, pers. obs.).

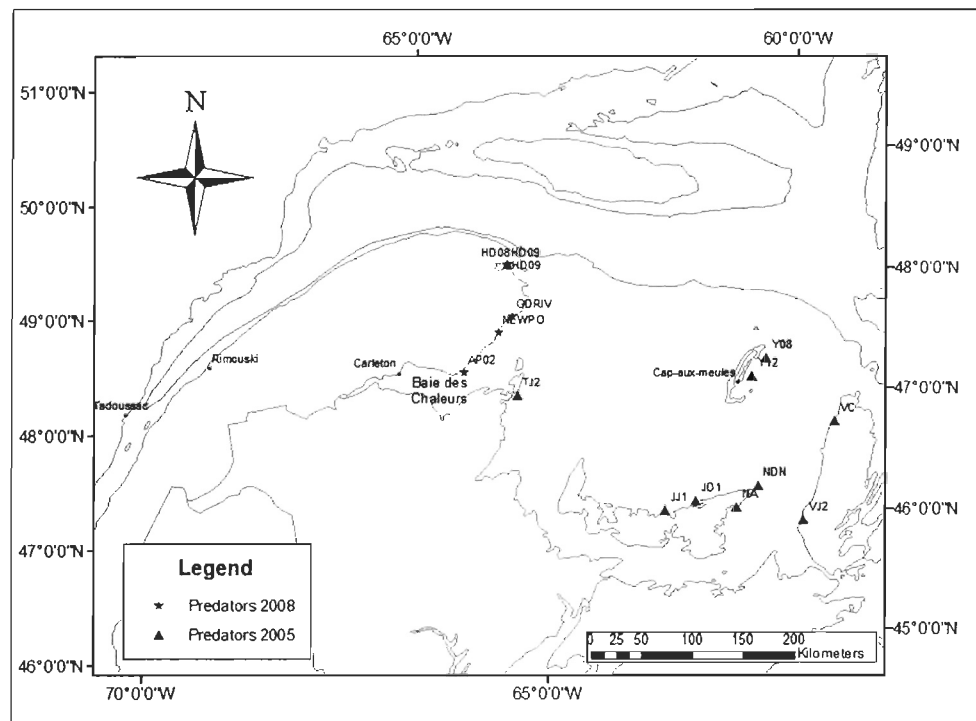


Figure 8. Presence of seastar *A. vulgaris* on navigation buoys in 2005 and 2008.

Table 2. Slope of linear regression between log (density) and log (biomass) in different regions of the estuary and Gulf of St. Lawrence (EGS= Sourthern Gaspé water; CN=North Coast; EM=Lower St. Lawrence Estuary; IPE= Prince-Edward-Island; IM= Magdalen Islands).

Region	Slope
EGS	0.38
CN	0.99
EM	0.88
IPE	0.48
IM	0.72

1.3.7 Competition

On almost half the buoys, the submerged surface was covered by mussels (V. Bélanger, pers. obs.), and space appeared to be limited. However, linear regressions between log (density) and log (biomass) for any region of the St. Lawrence system were not significantly negative (Table 2), and thus there was no evidence for self-thinning (i.e., populations were in the area of low density where γ is positive).

1.4 DISCUSSION

1.4.1 Spatiotemporal stability

Biomass, density and maximum size were not uniform across the EGSL system nor did they follow simple gradients (e.g., estuarine). Historical studies of navigation buoys have identified some regions particularly favourable for recruitment in the EGSL system: the northern Gaspé Peninsula region, characterized by high biomass, and others, like the southern Gaspé Peninsula, which although characterized by lower recruitment, had biomass values as high as those of the northern Gaspé Peninsula. However, in some regions (e.g., the Mingan Islands), mussel density as well as biomass were particularly low (Ardisson & Bourget, 1991; Bourget *et al.*, 2003). Our study shows a similar pattern for these regions but expands the scope to a much larger part of the St. Lawrence system by integrating data from the Magdalen Islands and PEI (Southern part of the Gulf of St. Lawrence).

The significant relationship between biomass and spatial scale that has already been observed on navigation buoys (Ardisson & Bourget, 1990) was also seen in our correlograms. In their study, Mantel tests showed highly significant correlations between ecological and geographic distance matrices for different years combined, and they concluded that there was a spatial dependency of biotic similarity that was a function of the distance separating different sites (i.e., buoys). They found a significant positive autocorrelation at 25-100 km that became negative at 150-250 km for the main sessile species observed on the buoys (the bivalves *Hiattella arctica*, *Mytilus spp* and the barnacles

Balanus crenatus and *Semibalanus balanoides*). The scale of these patterns is similar to those we described for 2007.

Given that buoys are situated exactly at the same positions years after years, rigorous comparisons of temporal variability could also be made. Earlier studies pooled results over time, whereas here we have been able to examine temporal aspects of the spatial patterns observed. A visual comparison of both historical (e.g., Fradette and Bourget, 1980) and contemporary data reveals that the qualitative patterns of spatial variation in density remain quite similar over a 30-yr period. Unfortunately, differences in sampling methods prevented any absolute comparisons between years, but there are clearly regions that consistently have greater recruitment (i.e., higher densities) and growth (i.e., biomass) than others, and these differences appear stable over time. In addition, we were able to quantitatively analyze the temporal variation of 22 buoys that were sampled at least seven times and showed that interannual variation was synchronized at shorter spatial scales at least for the one parameter (maximal size) that was comparable among years.

1.4.2 Synchrony

Studying synchronization phenomena in ecology can assist in explaining how population dynamics interact with extrinsic environmental variations (Grenfell *et al.*, 1998; Blasius *et al.*, 1999). At least three hypotheses could lead to spatial synchrony in various systems: (1) the presence of mobile aggregating consumers (i.e., seastars for blue mussels); (2) dispersal; and (3) synchronization of environmental variation (Koenig, 1999). Our spatial analysis of mussel density observed on navigation buoys showed a degree of

synchrony between buoys that decreased with distance and eventually become negatively correlated. This is the first and most basis step in identifying the mechanisms that cause such patterns (Hudson & Cattadori, 1999). Over large regions, non-uniform dispersal of individuals and environmental variation have been identified as the most probable causes of synchronized population fluctuations (Ranta *et al.*, 1995) and are certainly the most likely explanations for the patterns observed here as the abundance of predators on buoys seem to be insufficient for controlling mussels populations.

The relative importance of environmental factors and dispersal as drivers of spatial synchrony has been examined in the spatiotemporal dynamics of a dominant invertebrate species, the mussel *Mytilus californianus*, along the west coast of the United States (Gouhier *et al.*, 2010). Along this coast, all measured environmental variables undergo a slow quasi-linear decrease in synchrony with increasing lag distance, whereas the spatial synchrony of *M. californianus* populations along the coast shows a strongly non-monotonic function, oscillating between synchrony and asynchrony with increasing lag distance (Gouhier *et al.*, 2010). This discrepancy suggests that local biological processes and limited dispersal, rather than nearshore environmental conditions contribute to patterns of spatial synchrony exhibited by *M. californianus*. Unfortunately, due to the high level of correlation between variations in the pattern of environmental parameters and mussel recruitment in our study, we cannot separate out any contribution that dispersal (e.g., dispersion or larval survival) might have had on the pattern that we observed. Moreover, environmental parameters explain a large portion of mussel patterns.

1.4.3 Environmental parameters

According to the theory underlying the Moran effect, when two populations have the same density-dependent structure, then changes induced by density-independent factors (usually weather induced changes in the environment) should bring population fluctuations into synchrony (Hudson & Cattadori, 1999) over the spatial scale of environmental variation. In some cases, this Moran effect can dominate any overall level of synchrony (Heino *et al.*, 1997). The role of such an influence by environmental parameters was suggested in early studies of marine benthic communities (Archambault & Bourget, 1999; Ardisson & Bourget, 1990; Bourget *et al.*, 2003; Menge, 1992; Page & Hubbard, 1987; Wildish, 1977) to explain variability in ecosystem attributes. *M. edulis* and the other sessile species observed on navigation buoys are under the direct influence of the environmental conditions prevailing in the surface water layer (e.g., temperature, salinity, turbidity, turbulence, water currents and quality and quantity of food; Ardisson & Bourget, 1992; Bourget *et al.*, 2003; Fradette & Bourget, 1981). Although the assemblage of organisms found on navigation buoys must potentially integrate all these factors during its development (Ardisson & Bourget, 1990), we sought to determine which were most important. Within the years examined in this study (2005 and 2007), we consistently found that spatial patterns of mussel biomass and density reflected patterns of temperature and salinity. Especially on the north shore in 2005 and on the south shore in 2007, biomass follows the same spatial pattern as temperature as does density with salinity in 2005 on the south shore. Multiple linear regressions, the more standard method to link biological parameters to environmental ones, show more generally the importance of salinity,

temperature and Chl *a* to predict biomass, density and maximum size of mussels in the St. Lawrence system. In almost all cases, maximum current velocity explained a small but significant part of the variation in mussel density, which has been previously observed in this system (Archambault & Bourget, 1999).

Temperature and Salinity

Overall, mussel biomass was greater at higher water temperatures with multiple linear regressions showing a positive relation between temperature and mussel biomass. Ardisson & Bourget (1991) hypothesized that the spatial pattern of mussel biomass that they observed would be best explained by geographic gradients of summer SST. Growth of *Mytilus* can occur between 3 and 25°C, increasing with temperature (Gosling, 1992; Bourget *et al.*, 2003) with an optimum between 10 and 20°C (Couthard, 1929). On navigation buoys, Fradette and Bourget (1980) observed maximum length on the south shore of Gaspé peninsula where the warmer waters in this system were found. Consistent with this observation, low values in our study were observed in colder zones such as the Mingan Islands and the Lower North Shore.

Mytilus can survive at considerably low salinities (Bayne, 1976), but growth can be severely reduced under these conditions. Mussels in salinities representative of our high salinity areas (30-32) had normal growth but did not grow at 19 and showed slow growth at 24 (Bayne, 1965). In this system, Bourget *et al.* (2003) previously determined an inflexion point where the biomass increases once the salinity reaches 25-30, the characteristic values of the transition area between the upper and lower St. Lawrence Estuary. Consistent with

their findings, we also observed an absence of mussel recruitment in the lower estuary, where salinity is substantially lower. The presence of two different species with a difference of salinity tolerance in the duration of development (Qiu *et al.*, 2002) can explain a part of variability in spatial patterns of recruitment. Moreau *et al.* (2005) cannot determine the factors responsible for distribution of the two species, but hypothesize that distribution of *M. edulis* and *M. trossulus* is influenced by temperature, salinity and wave action. The presence of these two species can be a major factor explaining the distribution of recruitment in St. Lawrence system.

Others environmental factors

Food availability appears to be the most important factor influencing the macroinvertebrate production world-wide (Cusson & Bourget, 2005; Seed, 1976), and factors like food limitation for suspension feeders might be more widespread in regulating benthic communities than generally thought (Bayne, 1976; Wildish, 1977, Wildish & Kristmanson, 1984). In contrast with intertidal mussels, mussels growing on navigation buoys are always submerged and thus time available for feeding is not limited (Bayne, 1976). Fradette & Bourget (1980) suggested that variation in maximum size and biomass of *M. edulis* on navigation buoys might be due variation in food availability except in colder waters where temperature appears to directly effect mussel growth. Latter analyses (Bourget *et al.*, 2003) support this idea generally, but our more detailed analyses demonstrated that this effect only occurred for certain parameters and at certain times (e.g., biomass in 2005). In other systems, similar mixed results have been observed with growth

correlated with food supply available in some cases (Page & Hubbard, 1987; Smaal & van Straten, 1990; Archambault *et al.*, 1999), but not in all (Lemaire *et al.*, 2006). For these cases where no or negative relationships have been observed, an influence of associated inorganic particles may have affected food quality, thereby obscuring any relationship between mussel biomass and Chl *a* (Bourget *et al.*, 2003). It was also showed that biodiversity on navigational buoys in the St. Lawrence systems was significant affected by chlorophyll *a* and co-varied with the effects of salinity (Witman *et al.*, 2008).

When currents are higher, mussels have better access to food as any boundary layer depletion is rapidly replenished (Fr  chette and Bourget, 1985). However, in spite the proposition of a linear positive relationship between current speed and mussel growth (Fradette & Bourget, 1980; Archambault et Bourget, 1999), we found a small but consistently negative relationship between these variables, especially for density. Harger (1970) showed that *M. edulis* growth was significantly affected by waves, but on navigation buoys, mussels are more protected from waves than the mussels located on the intertidal zone. While it is possible that feeding efficiency was reduced at higher water speeds (e.g., deformation of the siphons), the estimated maximal speeds are not exceedingly high (30 cm.s⁻¹), and thus we hypothesize that water speed had a negative effect on larval settlement (e.g., barnacles Eckman 1996). Higher current speeds and any associated upwelling zone (e.g., Mingan Islands region) that might also lead to greater dilution of gametes and larvae, and offshore dispersal of larvae (Roughgarden *et al.*, 1988) could also be responsible for reduced settlement of *M. edulis* (Fradette & Bourget, 1980; Lauzier *et al.*, 1957).

At larger scales, the circulation patterns can play a surprisingly strong role in setting geographic distribution pattern of species (Gaylord & Gaines, 2000) by determining the levels of the individual environmental parameters discussed above as well as the demographic connectivity (i.e., larval transport) between regions. In the St. Lawrence system, between July and September, surface currents are more restricted and exchanges between north shore and south shore are limited and the northern regions remain colder. The Baie des Chaleurs and the shallower waters of the southern gulf (including PEI and the Magdalen Islands) also become more isolated and subsequently warmer. Currents are generally stronger along the northern shore and tip of the Gaspé Peninsula relative to the North Shore and the GSL in general (Saucier *et al.*, 2003), but mussel recruitment and biomass within this region were still high, at least where buoys were deployed.

1.4.4 Dispersal limitations

The distribution and abundance of *Mytilus* populations is inextricably linked to dispersal by planktonic larvae (Gosling, 1992; Gaylord & Gaines, 2000; Smith *et al.*, 2009). In this context, dispersal limitation may be an important mechanism for creating strong spatial structuring, leading to the maintenance of heterogeneity at scales that may be distinct from those of environmental variables or of ecological processes (Kendall *et al.*, 2000). Within a part of the system examined in the present study, Smith *et al.* (2009) have shown a significant spatial connectivity between adult mussels and downstream recruitment at scales of 12-18 km and 24-30 km along a 100-km stretch of the western part of the northern shore of the Gaspé Peninsula (i.e., the south shore of the St. Lawrence maritime

estuary). The absence of a relationship when they compared upstream recruits and downstream adult density suggests that the significant positive spatial covariance is evidence of demographic connectivity rather than the effect of any along-shore environmental patchiness. However, this scale is much smaller than the potential scale of dispersal predicted solely from the advection of passive particles by surface currents. Indeed, for *M. californianus* on the entire west coast of the USA, dispersal limitations appear to be an important driver of density in natural populations, but dispersal appears to occur at a scale of 100 km (Gouhier *et al.*, 2010), the entire spatial extent of the study of Smith *et al.* (2009). Thus, our correlograms covered a more appropriate scale for examining dispersal, with maximal separation distance of 1800 km.

To separate the distinct influence of environmental and dispersal aspects by analysing spatial correlograms, there cannot, however, be a close correspondence between the biological phenomena of interest and environmental parameters (Ranta *et al.*, 1995, 1997). In our case, there was, unfortunately in this regard, too tight of correspondence between the recruitment of mussel populations and certain key abiotic variables, and thus we were unable to distinguish the separate contributions of larval supply and the abiotic environment. Essentially, our results have shown that variation in some environmental parameters (temperature, salinity) exhibits a similar pattern to that of the biotic parameters. These results suggest that the detection of any type of dispersal limitation by analyzing spatial correlograms will be very difficult in the St. Lawrence system.

1.4.5 Biotic interactions

Many species feed on mussels, the most important being gastropods, seastars, crabs and birds (Bayne, 1976). The seastar *A. vulgaris* was the only potential predator observed on navigation buoys. Although a major predator of mussels in many areas (Bayne, 1976), its low occurrence and density in this study suggest that it is having little influence on the patterns observed here. Predation by crabs and birds is difficult to estimate because these species are mobile, but the isolated nature of the buoys, both with respect to the bottom and the shore, suggests that these predators are also having little influence.

However, in addition to predators, other species such as competitors for food and space (e.g., barnacles, tunicates) can influence mussels (Bayne, 1976). Interspecific competitors for food such as barnacles were observed on navigation buoys, but they mostly occurred underneath the mussels (V. Bélanger, pers. obs.) and thus were unlikely to affect the access that mussels had to food. Intraspecific competition among mussels was a more likely possibility and has been demonstrated to control mussel population structure (Fréchette & Bourget, 1985; Fréchette and Lefaivre, 1990; Fréchette *et al.*, 2005). On buoys, Ardisson & Bourget (1991) concluded that space was the limiting factor for production when densities were high, and studies of mussel populations in the bay of Gaspé, where we observed the highest densities and growth rates of the system. However, we found no evidence of density-dependent relationships within our data, and it may be that biomass-density levels needed for self-thinning to occur are rarely attained within a single season in this system.

In conclusion, environmental parameters seem to be primarily responsible for the spatial pattern of blue mussel recruitment in the estuary and Gulf of St. Lawrence system. Indeed, the relationships appear strong enough that we were not able to assess any contribution of biological factors, either on pre-settlement (i.e., dispersal) or post-settlement (e.g., competition) processes. The spatial scale of positive autocorrelation suggests the environment, and thus the mussels, vary in a patchy manner at scales that vary regionally (i.e., northern shore vs. southern shore) over a scale of ~20 km to >100 km. Moreover, these spatial patterns appear to be stable over a 30-yr time scale. This knowledge provides guidance for understanding the pattern and causes of spatio-temporal variation in this boreal nearshore ecosystem and will help managers in making environmental decisions of both a basic and applied nature, (e.g., identification of marine protected areas, determining potential sites for aquaculture).

ACKNOWLEDGMENTS

We thank the Canadian Coast Guard for the access to navigation buoys, Edwin Bourget to historical datasets, Magalie Hardy to unpublished 2005 data, the Maurice Lamontagne Institute of Fisheries and Ocean Canada (DFO) for temperature data, Filip Petrovic assistance with data extraction, and Simon Senneville for modeling circulation. This project was supported by National Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) to LJ, PA and FG. We also thank RAQ (Réseau Aquaculture Québec) for additional subventions to training course and conference and Menge Lab to give me interesting opportunities.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Hétérogénéité spatiale

L'observation des paramètres biologiques (abondance, biomasse et taille maximale) récoltés sur les bouées de navigation montre un patron hétérogène de la distribution du recrutement à l'échelle de l'ensemble de EGSL. Les données historiques relevées sur les mêmes bouées montrent une situation semblable où certaines zones sont favorables au recrutement (péninsule gaspésienne) et d'autres zones sont non favorables au recrutement (secteur de Mingan). Les données observées en 2005 et 2007 ont une plus grande couverture spatiale, car elles intègrent en plus les Îles-de-la-Madeleine et l'Île-du-Prince-Édouard (IPE), tout en conservant un patron semblable de la région étudiée historiquement.

Tout comme les corrélogrammes réalisés à partir des données récentes, une relation significative entre la biomasse et l'espace a été observée par Ardisson et Bourget (1990) sur les bouées de navigation à l'aide d'un test de Mantel entre les matrices écologiques et géographiques, et ce, pour différentes années. Étant donné que les données biologiques récentes coïncident avec ceux réalisés sur les données physiques, il est difficile de tirer des conclusions quant à la dispersion larvaire. Dans le système du Saint-Laurent, les paramètres physiques sont spatialement hétérogènes formant une mosaïque de différents habitats, chacun caractérisé par des attributs biologiques et physiques particuliers. Bourget *et al.* (2003) ont suggéré que ce patron en agrégat est causé par des facteurs environnementaux qui sont une force majeure structurant les populations épibenthiques.

Synchronie

La synchronie est un phénomène très répandu généralement utilisé pour caractériser et comprendre la dynamique spatiotemporelle des écosystèmes (Liebhold *et al.*, 2004; Gouhier *et al.*, 2010). Dans le système du Saint-Laurent, les analyses spatiales des paramètres biologiques observés sur les bouées de navigation montrent un degré de synchronie entre les bouées diminuant avec la distance jusqu'à devenir négativement corrélé.

La présence de prédateurs nomades, la dispersion et la synchronie de l'environnement sont les principales hypothèses menant à la synchronie spatiale (Koeing, 1999; Hudson et Cattadori, 1999; Ranta *et al.*, 1995). Dans notre système, sur les bouées de navigation, la présence de prédateurs ne semble pas être un phénomène assez important pour contrôler la distribution spatiale du recrutement des moules. Au niveau des échelles spatiales plus grandes, les perturbations climatiques et la dispersion des individus ont été identifiées comme les facteurs probablement les plus importants dans la synchronisation des fluctuations des populations (Ranta *et al.*, 1995).

Limites de la dispersion

La distribution des populations de *Mytilus spp* est nécessairement liée au potentiel de dispersion des larves planctoniques (Gosling, 1992). Ce dernier est directement influencé par les courants du milieu affectant par le fait même le patron d'abondance des recrues (Gaylord et Gaines, 2000; Archambault et Bourget, 1999). Dans ce contexte, les limites de

la dispersion peuvent agir en tant que mécanisme important pour la création d'une structure spatiale menant au maintien de l'hétérogénéité du patron spatial à une échelle distincte de celle des variables environnementales (Kendall *et al.*, 2000). Ainsi, le potentiel de dispersion est un facteur déterminant jouant un rôle prédominant sur les conditions environnementales.

Smith *et al.* (2009) ont observé une présence de connectivité spatiale significative entre les populations adultes de moules et les populations de recrues en aval, sur un segment de 100km de côte sur la rive sud de l'estuaire du Saint-Laurent, à une échelle de 12 - 30km, des distances de connectivité nettement inférieures aux distances de dispersion prédites par l'advection passive des particules induite par les courants de surface. En considérant que la vitesse moyenne du courant de Gaspé est de plus de 0,2 m/s en période estivale (Saucier *et al.*, 2003) et que les larves de moules demeurent au minimum 32 jours dans la colonne d'eau (Grantham *et al.*, 2003), les larves devraient parcourir environ 553km. Étant donné que la distance d'étude de Smith *et al.* (2009) est inférieure à cette distance théorique, il est intéressant de regarder les phénomènes à une plus grande échelle spatiale. L'analyse des données recueillies sur les bouées de navigation permet d'interpréter les résultats pour des bouées distantes de plus de 500km pour la zone sud et de plus de 300km pour le nord. Cette méthode permet donc une couverture spatiale beaucoup plus grande, mais la distance entre les données varie comme dans l'étude de Smith *et al.* (2009).

Dans un tout autre environnement, soit le long de la côte ouest-américaine, Gouhier *et al.* (2010) ont démontré que la synchronie spatiale peut être utilisée afin de déterminer

l'importance relative de l'hétérogénéité de l'environnement et du potentiel de dispersion dans l'instauration de patron de dispersion de la moule *Mytilus californianus*, l'espèce dominante d'invertébrés sur la côte. Le long de la côte ouest-américaine, les conditions environnementales suivent un lent gradient quasi linéaire où la synchronie diminue avec l'augmentation du lag de la distance. Quant au profil de synchronie des *M. californianus*, il montre une fonction non monotone oscillant entre la synchronie et l'asynchronie avec une augmentation du lag de la distance. Cette contradiction entre l'environnement et les paramètres biologiques suggère que la dispersion contribue davantage à la formation des patrons spatiaux de synchronie des moules plutôt que les conditions environnementales. Cette étude conclut aussi que la limite de dispersion des moules au niveau de la côte ouest-américaine correspond à 8.6% du domaine spatial, équivalant à environ 100km (Gouhier *et al.*, 2010).

Toutefois, dans le cadre de notre étude réalisée à grande échelle dans le Saint-Laurent, les paramètres environnementaux suivent un patron similaire à celui des paramètres biotiques. Ceci exclue donc la possibilité de détecter la présence de la limite de la dispersion larvaire dans le système du Saint-Laurent à partir de la méthode développée par Gouhier *et al.*, 2010). De nouvelles techniques devront être développées afin de déterminer son importance dans ce système, car l'environnement joue un rôle dominant contrairement à la côte ouest américaine où la dispersion larvaire domine.

L'effet de Moran

Dans certains cas, l'effet de Moran joue un rôle important dans la synchronisation des populations en dominant tous les autres niveaux de synchronie (Heino *et al.*, 1997). Cette théorie de l'effet de Moran stipule que deux populations ayant la même structure de densité-dépendance seront corrélées par des facteurs de densité-indépendance, telles les conditions environnementales, menant à la synchronie des fluctuations de population (Hudson et Cattadori, 1999).

Dans un tout autre système, une étude sur les populations de papillons a montré qu'à une échelle locale la dispersion pouvait dominer l'effet de Moran, mais qu'à une échelle globale, c'était l'effet de Moran qui l'emporte (Hudson et Cattadori, 1999). À cette dernière échelle, l'étendue et le taux de dispersion peuvent être négligés face à l'effet de Moran. Cette différence entre les échelles peut expliquer le fait que Smith *et al.* (2009) ont identifié une limite de dispersion à l'échelle de 12-30km et qu'à une plus grande échelle, celle des bouées (jusqu'à 600 km), il soit impossible de détecter l'importance de la limite de dispersion. La présence conjointe de la limite de dispersion et de la variabilité environnementale peut influencer la détection de l'importance de la dispersion larvaire dans l'expression des patrons spatiaux. En effet, lorsque la dispersion et l'effet de Moran agissent de concert, il peut être difficile de distinguer les possibilités que la dispersion soit déterminante dans le contrôle des patrons d'autocorrélation spatiale (Ranta *et al.*, 1995; 1997).

Mécanismes autres que la dispersion

Une grande variété de paramètres et processus de l'ordre physique, chimique et biologique affectent la durée de chaque stade de développement des moules et la probabilité qu'un individu transite vers le stade suivant (Ekman, 1996). Pour être observées sur les bouées de navigations, à la fin novembre, les larves doivent survivre jusqu'à la fixation, en plus d'entrer en contact avec ce substrat au moment précis où le stade juvénile est atteint. Hancock (1973) a résumé les facteurs déterminants le succès avec lequel les larves complètent leur développement pélagique comme suit : (1) des conditions environnementales soutenables; (2) des ressources alimentaires adéquates; (3) la prédation; (4) le risque d'ingestion accidentel par des organismes benthiques filtreurs adultes; et (5) le contact avec des zones et des conditions favorables à la fixation. Dans le contexte des échantillons recueillis sur les bouées de navigation de EGSL, celles-ci sont considérées comme une surface adéquate pour la fixation des moules recrues sans la présence suffisante de prédateurs pour contrôler la population.

Paramètres environnementaux

Dans les études antérieures, les paramètres environnementaux sont pointés en premier lieu comme les principaux responsables de la variabilité biologique du système. En effet, *M. edulis* et les autres espèces sessiles observées sur les bouées de navigation sont sous l'influence directe des conditions environnementales de la couche de surface de l'eau, telle que la température, la salinité, la turbidité, la turbulence, les courant et enfin la qualité et quantité de nourriture disponible (Fradette et Bourget, 1981; Ardisson et Bourget, 1992;

Bourget *et al.*, 2003). En général, la structure des communautés détectée sur les bouées de navigation suggère que l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent répondent aux apports externes d'énergie auxiliaire comme un système intégré (Ardisson et Bourget, 1990). La comparaison entre les analyses spatiales réalisées concernant les paramètres biologiques avec ceux de l'environnement, pour les mêmes sites, nous mène à la conclusion que les patrons spatiaux de synchronie de la biomasse et de l'abondance du recrutement des moules sur les bouées tendent à suivre le même modèle que les patrons spatiaux de température et de salinité. De plus, les régressions linéaires multiples, une méthode plus standard pour établir des liens entre les paramètres biologiques et environnementaux, montrent l'importance de la salinité, de la température et de la chlorophylle *a* dans le contrôle de la biomasse, de l'abondance et de la taille maximale des moules recrues du système du Saint-Laurent.

Le patron spatial de la biomasse des recrues de moules sur les bouées suit celui de la température pour les mêmes sites, et ce, autant pour l'année 2005 que 2007. En général, la croissance des moules augmente avec la température (Bayne, 1976; Gosling, 1992; Bourget *et al.*, 2003). Les données récoltées en 2005 et 2007 vont dans ce sens. De plus, les régressions linéaires multiples montrent l'importance de la température dans le contrôle des paramètres biotiques en considérant que la relation entre la taille maximale et la température est significativement positive. Quant à la salinité, dans le système du Saint-Laurent, Bourget *et al.* (2003) ont déterminé un point d'inflexion à une salinité de 25-30, où la biomasse augmente. Ces valeurs sont caractéristiques de la zone de transition entre l'estuaire supérieur et inférieur.

La limitation en nourriture peut être un facteur beaucoup plus déterminant dans les communautés benthiques que l'on peut croire généralement (Wildish, 1977; Wildish et Kristmanson, 1984). Il est accepté que les moules dans la zone supérieure du littoral ont une croissance réduite par rapport aux moules retrouvées dans le sublittoral en raison d'une période d'alimentation écourtée par les marées (Bayne, 1976). Par contre, dans le contexte où les moules se retrouvent sur les bouées de navigation, les moules sont toujours submergées et le temps d'alimentation n'est pas limitant. Fradette et Bourget (1980) ont conclu que la taille maximale et la biomasse de *M. edulis* augmentent avec la biomasse de phytoplancton, représentée par la chlorophylle *a* d'août et de septembre. Malgré le fait que la croissance est souvent corrélée avec la quantité de nourriture disponible dans l'environnement (Page et Hubbard, 1987; Smaal et van Straten, 1990), certaines études n'observent pas cette corrélation (Lemaire *et al.*, 2006; Menge *et al.*, 2006). Sur les bouées de navigation, Bourget *et al.* (2003) n'ont pas réussi à établir un lien direct entre la biomasse des moules et la chlorophylle *a*. Les auteurs posent l'hypothèse que les particules inorganiques induisent la sédimentation ou la dilution de la qualité de la nourriture réduisant ainsi la croissance. Dans le cadre de notre étude sur les bouées, la chlorophylle *a* a été considérée comme un facteur important dans l'explication de l'abondance des moules bleues de 2005, mais ce paramètre n'a pas été conservé dans le modèle de 2007.

Lorsque les courants sont supérieurs, les moules fixées ont accès à une plus grande quantité de nourriture (Bayne, 1976). En effet, les moules le long de la péninsule nord de la Gaspésie, où les courants sont de l'ordre de 10 à 30 cm/s, ont accès à au moins deux fois plus de nourriture par unité de temps que celles de la côte nord (Fradette et Bourget, 1980),

où les courants sont de l'ordre de 5 cm/s (El-Sabh, 1976). D'un autre côté, dans la région de Mingan, une zone de remontée d'eaux profondes, les larves sont diluées dans les eaux de surface, ce qui peut expliquer la faible abondance de *M. edulis* observée dans le secteur (Fradette et Bourget, 1980). De plus, les forts vents soufflant à la surface de l'eau exportent les larves au large (Lauzier *et al.*, 1957) ne leur laissant pas le temps de se fixer sur les bouées.

Même si la vitesse maximale n'est pas le principal facteur retenu par les régressions linéaires multiples et qu'elle ne suit pas un patron spatial similaire aux paramètres biotiques, les patrons de circulation peuvent jouer un rôle surprenant dans la distribution géographique de certaines espèces sessiles (Gaylord et Gaines, 2000). Dans le Saint-Laurent, la circulation de surface varie au fil des saisons. En effet, en été, entre juillet et septembre les courants de surface sont plus restreints et les échanges entre le nord et le sud au niveau de la gire d'Anticosti sont limités. De plus, les courants de la côte nord sont moins importants qu'au sud (Saucier *et al.*, 2003), ce qui peut limiter davantage la dispersion larvaire dans la première zone. Ainsi, les patrons de dispersion peuvent être davantage contrôlés par les courants que nous croyons. La quantification de leur apport nécessiterait des études de modélisation plus profondes. En effet, il serait très intéressant de modéliser les déplacements des larves en fonction des courants afin de comparer les modèles prédictifs à ceux obtenus pour quantifier l'effet de la dispersion par les larves sur les patrons spatiaux de recrutement.

D'un autre côté, la présence de deux espèces distinctes (*M. edulis* et *M. trossulus*) et de populations hybrides (Godling, 1992; Qiu *et al.*, 2002) peut influencer les patrons de recrutement des moules bleues du Saint-Laurent. La distribution de ces espèces ne peut s'expliquer aisément par les facteurs environnementaux (Moreau *et al.*, 2005). Ainsi, une partie de la variation entre les espèces est prise en considération par le biais des facteurs environnementaux, mais la simple présence de deux espèces, distribuées en populations pures et hybrides, peut être un facteur non négligeable dans l'explication des patrons spatiaux de recrutement observés. Des études connexes au projet tentent de déterminer avec plus de précision la contribution de ces deux espèces dans la distribution spatiale des moules bleues du Saint-Laurent.

Prédation et compétition

Plusieurs espèces, tels les gastéropodes, les étoiles de mer, les crabes et les oiseaux se nourrissent des moules bleues (Bayne, 1976). *Asteria vulgaris* est le seul prédateur potentiel observé sur les bouées de navigation. Toutefois, les étoiles de mer sont en très faible abondance sur les bouées de navigation du Saint-Laurent et ne peuvent contrôler les quantités de moules. Par contre, la prédation par les crabes et les oiseaux est difficile à estimer, car ces espèces sont très mobiles et les bouées ne sont pas suivies tout au long de la saison, mais seulement lors de leur retrait à la fin de novembre.

En plus des prédateurs, trois autres catégories d'ennemis naturels des moules existent : (1) les compétiteurs pour l'espace et la nourriture; (2) les espèces qui attaquent les coquilles; et (3) les parasites (Bayne, 1976). Certains compétiteurs, telles les balanes, ont

été observés sur les bouées de navigation, mais la plupart du temps ces espèces étaient situées sous la couche de moules (observations personnelles). Bergeron et Bourget (1986) ont observé un phénomène semblable dans les crevasses du littoral et suggèrent que les moules au-dessus des balanes étouffent ces dernières. Dans ce cas, les balanes avaient moins accès à la nourriture et les moules arrivaient tout de même à occuper l'espace, ce qui ne reflète pas un phénomène de compétition réelle entre les deux espèces. Par ailleurs, la présence de balanes semblait augmenter l'abondance des moules présentes sur les bouées de navigation (observations personnelles). Ceci pourrait s'expliquer par une plus grande surface disponible pour la fixation des moules ou encore le fait que les balanes favorisent la fixation des moules par un substrat plus adéquat que les bouées de navigation. Ainsi, les balanes pourraient être considérées comme des espèces facilitant le recrutement des moules bleues plutôt que d'agir en tant que compétiteur pour l'espace ou la nourriture.

Lors d'une étude antérieure, Ardisson et Bourget (1991) ont conclu que l'espace est un facteur limitant pour la production lorsque de fortes densités sont observées. Dans la baie de Gaspé, où les plus grandes abondances et taux de croissance de *Mytilus* sont observés, des valeurs près du maximum de densité ont été observées (Ardisson et Bourget, 1991). Fréchette et Bourget (1985) ont aussi trouvé des résultats indiquant la présence de compétition intraspécifique dans les populations de moules du Saint-Laurent. Toutefois, nos données n'ont pas permis de détecter la présence de densité-dépendance. Les valeurs maximales n'ont peut-être pas été atteintes au cours de la saison ou l'effet de compétition n'a pu être observé à partir de données disponibles. Afin de réellement observer ce phénomène, il serait intéressant de récolter des données à tous les mois au cours de la

fixation des recrues de moules et d'effectuer différentes expériences pour quantifier la compétition intraspécifique des moules sur les bouées.

Aquaculture

Les produits de la mer sont une ressource économique importante pour les diverses provinces canadiennes côtières. Toutefois, la demande alimentaire mondiale est en continuelle expansion et les ressources marines sont insuffisantes pour combler cette augmentation. Afin de combler ce manque, l'industrie aquacole entre en jeu prend toute son importance dans le secteur économique. Depuis 1996, la production aquacole canadienne a plus que doublé et sa valeur a presque triplé au cours de la même période (Pêches et Océans Canada, 2008). En 2005, 22 842 tonnes de moules ont été produites au Canada par l'industrie aquacole. Ceci représente 4,6% de la valeur de la production aquacole canadienne (Pêches et Océans Canada). L'île du Prince-Édouard domine le marché canadien des coquillages d'élevage en raison de sa très grande production de moules bleues. La production de moules québécoises est plutôt faible, mais il faut considérer le fait que les eaux québécoises ne sont pas exploitées à leur potentiel maximal. En effet, des zones ayant un bon potentiel (recrutement important bien que les températures plus faibles limitent la croissance des moules) sont toujours vierges d'installations aquacoles, telles que la Côte-Nord (Guay, 2007). Toutefois, afin de s'assurer du potentiel d'exploitation d'une zone, il est nécessaire de faire un suivi d'au moins trois ans pour s'assurer de la qualité du site à plus long terme (Guay, 2007).

Étant donné que les mytiliculteurs s'approvisionnent en naissain dans le milieu naturel, il est essentiel de s'assurer de la quantité et de la qualité de larves recrues, avant d'investir dans des installations mytilicoles. De plus, le potentiel de croissance qu'offre l'environnement du site choisi est primordial dans le choix d'une ferme mytilicole. En effet, lorsque le milieu est favorable à la croissance, les moules atteignent une taille commerciale plus rapidement, maximisant ainsi les revenus. Le monitoring des moules fixées annuellement sur les bouées de navigation constitue une voie intéressante pour observer à large échelle le recrutement des larves de moules du Saint-Laurent. En ayant des indices d'abondance, de biomasse et de taille maximale, il est possible de caractériser le recrutement et de connaître les caractéristiques biologiques et le potentiel de différentes zones. De plus, une méthode standard permet de comparer les années entre elles afin d'observer la variation temporelle du recrutement des moules pour chaque zone.

Les données récoltées au cours de 2005 et 2007 permettent d'élaborer diverses hypothèses menant à des études plus précises quant au potentiel de différentes zones. En ce qui concerne les bouées échantillonnées sur la côte nord, bien que l'abondance soit intéressante, les moules atteignent des tailles très faibles à la fin de la saison, ce qui pourrait expliquer le désintérêt de ce secteur pour les mytiliculteurs, malgré le fait que le recrutement en naissain semble suffisant (Guay, 2007). Par contre, les données recueillies sur les bouées entourant les Îles-de-la-Madeleine confirment le potentiel intéressant de la mytiliculture à l'extérieur des lagunes. En se basant sur les données des bouées de navigation, il est justifié de poursuivre les recherches visant à exploiter l'extérieur des lagunes des Îles-de-la-Madeleine. De plus, à l'extérieur des lagunes, la vitesse des courants

est supérieure, favorisant ainsi l'exportation des déchets des fermes mytilicoles sur de plus grandes distances minimisant ainsi les effets.

Dans un contexte où l'aquaculture demeure une voie d'avenir pour l'économie du Québec, le monitoring des bouées de navigation est une activité à poursuivre afin de mieux connaître le recrutement des larves de moules à grande échelle spatiale et temporelle. Une base de données se poursuivant sur de nombreuses années et couvrant une grande superficie constitue une réserve d'informations inestimable dans le développement de cette industrie.

Autres perspectives

La poursuite de l'échantillonnage des bouées de navigation selon la méthode standard élaborée en 2005 et reprise en 2007 permettrait de mettre sur pieds une base de données de la représentation du recrutement larvaire pour l'ensemble de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent. Ainsi, avec le temps, il serait possible de voir l'évolution temporelle du recrutement larvaire et peut-être même de détecter certains cycles ou phénomènes particuliers. La mise en place d'une telle base de données nécessite peu de temps d'échantillonnage, soit quelques jours par année. Le traitement de ces échantillons est un travail colossal, mais il mérite qu'on s'y attarde.

Comme discuté préalablement, le monitoring des moules bleues sur les bouées de navigation est d'un intérêt particulier dans un contexte de développement de l'industrie aquacole. Toutefois, l'échantillonnage des bouées peut s'étendre aux autres espèces présentes sur les bouées et ainsi constituer une mine d'informations permettant de répondre

à de multiples problématiques. En effet, l'étude des assemblages d'espèces est de plus en plus une voie utilisée par les chercheurs afin de comprendre le milieu et de déterminer différentes zones dans une optique de conservation ou encore d'exploitation. Dans le passé, l'étude de Bourget *et al.* (2003) s'est penchée sur les assemblages des principales espèces observées sur les bouées de navigation et les résultats ont révélé le plein potentiel de cette façon de faire. Par ailleurs, les bouées de navigation peuvent révéler un indicateur de la biodiversité du milieu. L'observation d'espèces envahissantes est une autre voie que permet l'observation des recrues sur les bouées et peut même servir à identifier les premières arrivées d'espèces envahissantes comme la caprelle *Caprella mutica* (Turcotte et Sainte-Marie, 2009). Ainsi, l'échantillonnage systématique des bouées de navigation de la garde côtière représente un moyen de répondre à différentes questions en lien avec le recrutement larvaire annuel du Saint-Laurent.

Une meilleure connaissance du recrutement annuel des espèces benthiques est une source essentielle d'informations pour la gestion de ces espèces. Connaître les patrons spatiaux de recrutement et leur évolution temporelle constitue une base solide sur laquelle s'appuyer lors de décision quant à la modification de l'environnement. De plus, ceci permet de quantifier les impacts d'un changement sur les populations benthiques du Saint-Laurent. Enfin, une meilleure connaissance du recrutement des moules permettrait le développement durable de l'industrie mytilicole du Saint-Laurent.

Afin de compléter les images obtenues à partir des échantillons récoltés sur les bouées de navigation, il serait intéressant d'inclure les bouées des côtes de la Nouvelle-

Écosse, de Terre-Neuve et du Labrador. Ainsi, l'ensemble des côtes de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent serait couvert. La représentation du recrutement larvaire serait alors plus complète. De plus, il serait bien d'ajouter des collecteurs artificiels afin de combler les grands espaces absents de bouées de navigation de sorte que toute l'étendue des côtes soit échantillonnée. Dans un premier temps, je suggère de couvrir la zone entre Rimouski et Sainte-Anne-des-Monts, secteur intensif de recherche, particulièrement pour la moule bleue. Ainsi, il serait possible d'établir un lien entre les résultats des études réalisées sur le littoral et les informations recueillies sur les bouées de navigation.

Enfin, bien que les bouées de navigation soient considérées comme des collecteurs comparables dans le cadre de cette étude, il existe une certaine variabilité entre les collecteurs qui pourrait engendrer une variation dans le recrutement de ces derniers. En effet, certaines bouées sont métalliques alors que d'autres sont en plastique. De plus, la taille et la forme des bouées varient. Dans un premier temps, il serait intéressant de vérifier l'effet du substrat (métal versus plastique) en élaborant un plan d'expérience où pour une même bouée, les deux substrats seraient présents. Il peut être possible de fixer des plaques métalliques aux bouées de plastiques et vice versa, particulièrement au niveau des bouées scientifiques gérées par l'Institut Maurice Lamontagne (MPO). Par ailleurs, la séparation des bouées selon leur format (taille et forme) pourrait être considérée.

En somme, le monitoring des bouées de navigation est une méthode originale et peu coûteuse permettant de couvrir une très grande échelle spatiale afin d'obtenir une représentation annuelle du recrutement larvaire de différentes espèces benthiques. La

poursuite et l'implantation à long terme d'un échantillonnage systématique, voire même à plus grande échelle, permettraient de constituer une base de données de référence pour l'ensemble de la communauté scientifique tant pour la recherche primaire que pour la gestion des populations.

RÉFÉRENCES

Archambault P, Bourget E (1999) The influence of shoreline configuration on spatial variation of meroplanktonic larvae, recruitment and diversity of benthic subtidal communities. *J Exp Mar Biol Ecol* 241: 309-333

Archambault P, Bourget E, McKindsey CW (1999) Large-scale shoreline configuration influences phytoplankton concentration and mussel growth. *Estuar Coast Shelf Res* 49 : 193-208

Ardisson P-L, Bourget E (1990) Multivariate approach to study species assemblages at large spatiotemporal scales : the community structure of the epibenthic fauna of the Estuary and Gulf of St. Lawrence. *Can J Fish Aquat Sci* 47 : 1364-1377

Ardisson P-L, Bourget E (1991) Abundance, growth, and production estimation of the blue mussel *Mytilus edulis* on moored navigation buoys in the Estuary and northwestern Gulf of St. Lawrence. *Can J Fish Aquat Sci* 48 : 2408-2419

Ardisson P-L, Bourget E (1992) Large-scale ecological patterns : discontinuous distribution of marine benthic epifauna. *Mar Ecol Prog Ser* 83 : 15-34

Ardisson P-L, Bourget E (1997) A study of the relationship between freshwater runoff and benthos abundance : a scale-oriented approach. *Estuar Coast Shelf Sci* 45 : 535-545

Bayne BL (1965) Growth and the delay of metamorphosis of the larvae of *Mytilus edulis* (L.). *Ophelia* 2 : 1-47

Bayne BL (1976) Marine mussels : their ecology and physiology. Cambridge University Press, Cambridge, 421 pages

Bergeron P, Bourget E (1986) Shore topography and spatial partitioning of crevice refuges by sessile epibenthos in an ice disturbed environment. *Mar Ecol Prog Ser* 28: 129-145

Blasius B, Huppert A, Stone L (1999) Complex dynamics and phase synchronization in spatially extended ecological systems. *Nature* 399 : 354-359

Bourget E, Ardisson P-L, Lapointe L, Daigle G (2003) Environmental factors as predictors of epibenthic assemblage biomass in the St. Lawrence system. *Estuar Coast Shelf Sci* 57 : 641-652

Brunel P, Bossé L, Lamarche G (1998) Catalogue of the marine invertebrates of the Estuary and Gulf of Saint Lawrence. *Spec Can Sci halieut Aquat* 126, 405 pages

Cusson M, Bourget E (2005) Global patterns of macroinvertebrate production in marine benthic habitats. *Mar Ecol Prog Ser* 297: 1-14

Cottenie K (2005) Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecol Lett* 8:1175-1182

Eckman JE (1996) Closing the larval loop : linking larval ecology to the population dynamics of marine benthic invertebrates. *J Exp Mar Biol Ecol* 200 : 207-237

El-Sabh MI (1976) Surface circulation pattern in the Gulf of St. Lawrence. *J Fish Res Board Can* 33 : 124-138

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. *Can J Fish Aquat Sci* 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. J Exp Mar Biol Ecol 50 : 133-152

Frantzen S (2007) Recruitment of blue mussels, *Mytilus edulis* L., on suspended collectors in Finmark, North Norway (70-71°N). Mar Biol Res 3 : 37-48

Fréchette M, Bourget E (1985) Food-limited growth of *Mytilus edulis* L. in relation to the benthic boundary layer. Can J Fish Aquat Sci 42 : 1166-1170

Fréchette M, Lefavre D (1990) Discriminating between food and space limitation in benthic suspension feeders using self-thinning relationships. Mar Ecol Prog Ser 65 : 15-23

Fréchette M, Alunno-Bruscia M, Dumais JF, Sirois R, Daigle G (2005) Incompleteness and statistical uncertainty in competition/stocking experiments. Aquaculture 246 : 209-225

Garcia EG, Thorarinsdottir GG, Ragnarsson SA (2003) Settlement of bivalve spat on artificial collectors in Eyjaordur, North Iceland. Hydrobiologia 503 : 131-141

Gaylord B, Gaines SD (2000) Temperature or transport? Range limits in marine species mediated solely by flow. Am Nat 155 : 769-789

Gosling, E (1992) The Mussel *Mytilus* : ecology, physiology, genetics and culture, Elsevier, Amsterdam, 589 pages

Gouhier TC, Guichard F, Menge BA (2010) Ecological processes can synchronize marine population dynamics over continental scales. Proc Natl Acad Sci USA

Grantham AB, Eckert GL, Shanks AL (2003) Dispersal potential of marine invertebrates in diverse habitats. Ecol Appl 13 : S108-S116

Grenfell BT, Wilson K, Finkenstädt BF, Coulson TN, Murray S, Albon SD, Pemberton JM, Clutton-Brock TH, Crawley MJ (1998) Noise and determinism in synchronised sheep dynamics. *Nature* 394 : 674-677

Guay M (2007) Évaluation du captage de naissain de moules en Moyenne-Côte-Nord. Rapport final. SODIM, 13 pages

Hancock DA (1973) The relationship between stock and recruitment in exploited invertebrates. *J Cons Int Explor Mer* 164 : 113-131

Harger JRE (1970) The effect of wave impact on some aspects of the biology of sea mussels. *Veliger* 12 : 401-414

Heino M, Kaitala V, Ranta E, Lindström J (1997) Synchronous dynamics and rates of extinction in spatially structured populations. *Proc R Soc Lond B* 264 : 481-486

Hudson PJ, Cattadori IM (1999) The Moran effect : a cause of population synchrony. *Trends Ecol Evol* 14 : 1-2

Hughes TP, Baird AH, Dinsdale EA, Moltschaniwskyj NA, Pratchett MS, Tanner JE, Willis BL (1999) Patterns of recruitment and abundance of corals along the Great Barrier Reef. *Nature* 397 : 59-63

Hughes TP, Baird AH, Dinsdale EA, Moltschaniwskyj NA, Pratchett MS, Tanner JE, and Willis BL (2003) Supply-side ecology Works both ways : the link between benthic adults, fecundity, and larval recruits. *Ecology* 81 2241-2249

Jenkins SR (2005) Larval habitat selection, not larval supply, determines settlement patterns and adult distribution in two chthamalid barnacles. *J Anim Ecol* 74 : 893-904

Johnson SB and Geller JB (2006) Larval settlement can explain the adult distribution of *Mytilus californianus* Conrad but not of *M. galloprovincialis* Lamarck or *M. trossulus*

Gould in Moss Landing, central California : Evidence from genetic identification of spat. *J Exp Mar Biol Ecol* 328 :136-145

Kendall BE, Bjornstad ON, Bascompte J, Keitt TH, Fagan WF (2000) Dispersal, environmental correlation, and spatial synchrony in population dynamics. *Am Nat* 155 : 628-636

Kinlan BP, Gaines SD (2003) Propagule dispersal in marine and terrestrial environments : a community perspective. *Ecology* 84 : 2007-2020

Koenig WD (1999) Spatial autocorrelation of ecological phenomena. *TREE* 14 : 22-26

Koutitonsky VG, Bugden GL (1991) The physical oceanography of the Gulf of St. Lawrence : a review with emphasis on the synoptic variability of the motion. In Thériault J-C (Editor) the Gulf of St. Lawrence : small ocean of big estuary? *Can Spec Publ Fish Aquat Sci* 113 : 57-90.

Lauzier LM, Trites RW, Hachey HB (1957) Some features of the surface layer of the Gulf of St. Lawrence. *Bull Fish Res Board Can* 15 : 1247-1257

Lavoie R (1970) Contribution à la biologie et à l'écologie de *Macoma balthica* L. de l'estuaire du Saint-Laurent. Thèse de doctorat, Université Laval, Québec, 249 pages

Legendre P (1993) Spatial autocorrelation : trouble or new paradigm? *Ecology* 74 : 1659-1673

Legendre P, Legendre L (1998) Numerical ecology. 2nd English edition. Elsevier Science BV, Amsterdam, 853 pages

Lemaire N, Pellerin J, Fournier M, Girrault L, Tamigaux E, Cartier S, Pelletier E (2006) Seasonal variations of physiological parameters in the blue mussel *Mytilus* spp. from farm sites of eastern Québec. *Aquaculture* 261 : 729-751

Lewin R (1986) Supply-side ecology. *Science* 234 :25-27.

Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez A (2004) The metacommunity concept : a framework for multi-scale community ecology. *Ecol Lett* 7 : 601-613

Manley BFJ (1991) *Randomization and Monte Carlo Methods in Biology*. Chapman and Hall, London, 392 pages

McKindsey CW, Bourget E (2000) Propagule dispersal in marine and terrestrial environments : a community perspective. *Ecology* 84 : 2007-2020

Menge BA (1992) Community regulation : under what conditions are bottom-up factors important on rocky shores? *Ecology* 73 : 755-765

Menge BA (2000) Top-down and bottom-up community regulation in marine rocky intertidal habitats. *J Exp Mar Biol Ecol* 250 : 257-289

Moreau V, Trambly R, Bourget E. (2005) Distribution of *Mytilus edulis* and *M. trossulus* on the Gaspé coast in relation to spatial scale. *J Shellfish Res* 24: 545-551

Navarrete SA, Wieters EA, Broitman BR, Castilla JC (2005) Scales of benthic-pelagic coupling and the intensity of species interactions : from recruitment limitation to top-down control. *PNAS* 102 : 18046-18051

Paine RT (1974) Intertidal community structure. Experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia* 15 : 93-120

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. J Exp Mar Biol Ecol 111 : 159-179

Pêches et Océans Canada (2008) L'aquaculture au Canada. Direction des communications. Pêches et Océans Canada, Ottawa, 20 pages

Qiu J-W, Tremblay R, Bourget E (2002) Ontogenetic changes in hyposaline tolerance in the mussels *Mytilus edulis* and *M. trossulus*: implications for distribution. Mar Ecol Prog Ser 228:143-152

Quinn GP, Keough MJ (2002) Experimental design and data analysis for biologists Cambridge University Press, Cambridge, UK, 537 pages

Rangel TF, Diniz-Filho JAF, Bini LM (2006) Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. Global Ecol Biogeogr 15 : 321-327

Ranta E, Kaitala V, Lindström J, Helle E (1997) The Moran effect and synchrony in population dynamic. Oikos 78 :136-142

Ranta E, Kaitala V, Lindström J, Lindén H (1995) Synchrony in population dynamics. Proc R Soc Lond B 262 :113-118

Rossi RE, Mulla DJ, Journel AG, Franz EH (1992) Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. Ecol monogr 74 : 663-684

Roughgarden J, Iwasa Y, Baxter C (1985) Demographic-theory for an open marine population with space-limited recruitment. Ecology 66 : 54-67.

Roughgarden J, Gaines S, Possingham H (1988) Recruitment dynamics in complex life cycles. Science 241 : 1460-1466

Saucier F, Roy J, Gilbert D, Pellerin J, Ritchie H (2003) Modeling the formation and circulation processes of water masses and sea ice in the Gulf of St. Lawrence. *J Geophys Res* 108 : 3269-3289

Seed R (1976) Ecology. In, *Marine mussels : their ecology and physiology*, edited by B. L. Bayne, Cambridge University Press, New-York, pp. 13-66.

Shanks AL, Grantham BA, Carr MH (2003) Propagules dispersal distances and the size and distance of marine reserves. *Ecol Appl* 13 : 159-169

Smaal AC, van Stralen MR (1990) Average annual growth and condition of mussels as a function of food source. *Hydrobiologia* 195 : 179-188

Smith GE, Guichard F, Pretrović F, McKindsey CW (2009) Using spatial statistics to infer scales of demographic connectivity between populations of the blue mussel, *Mytilus* spp. *Limno Oceanogr* 54 : 970-977

Sokal RR and Wartenberg D (1983) A test of spatial autocorrelation using an isolation-by-distance model. *Genetic* 105 : 219-237

Thorson G (1950) Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol Rev* 25 : 1-45

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

Wildish DJ (1977) Factors controlling marine and estuarine sublittoral macrofauna. *Helgol Wiss Meeresunters* 30 : 445-454

Wildish DJ, Kristmanson DD (1984) Importance to mussels of the benthic boundary layer. *Can J Fish Aquat Sci* 41 : 1618-1625

Witman JD, Cusson M, Archambault P, Pershing AJ, Mieskowska N (2008) The relation between productivity and species diversity in temperate-artic marine ecosystems. Ecology 89: S66-S80

Yoda K, Kira T, Ogawa H, Hozumi K (1963) Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions (Intraspecific competition among higher plants XI). J Biol Osaka City Univ 14 :107-129

ANNEXES

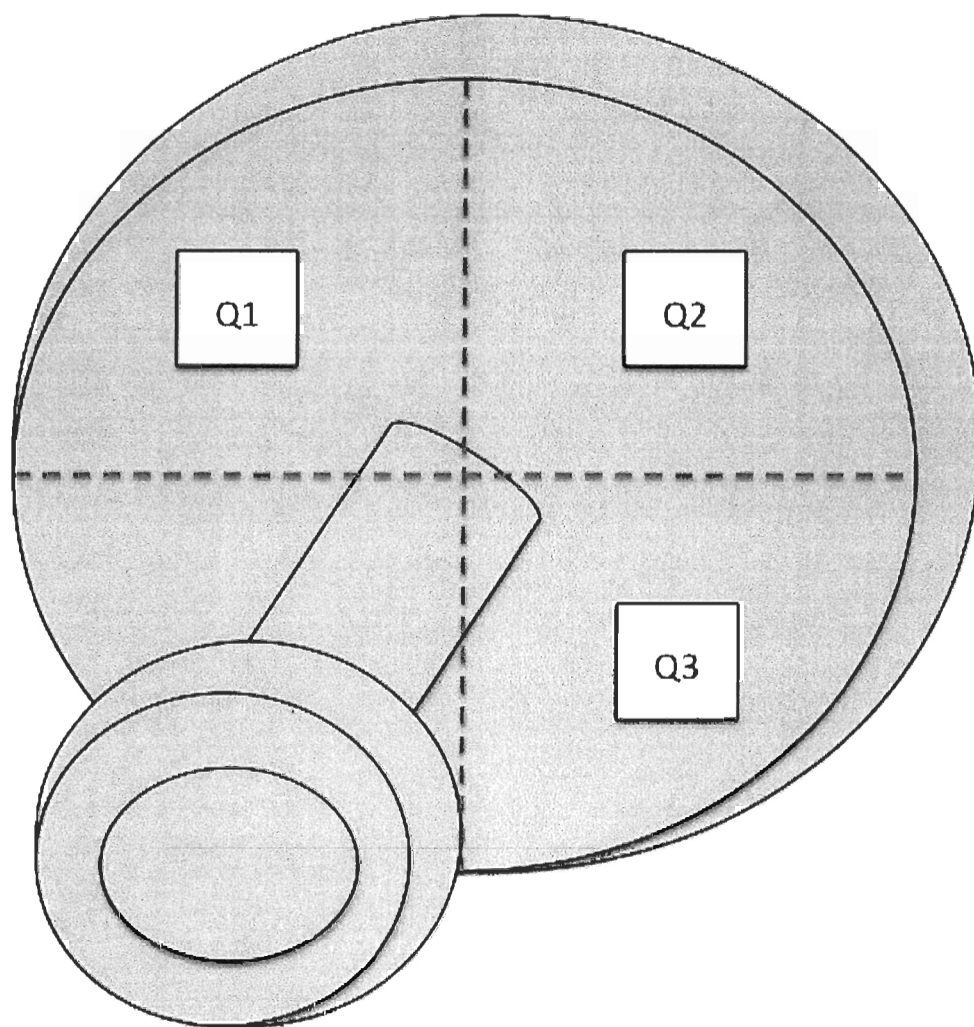
Annexe 1. Position des bouées échantillonnées en 2005 et 2007

Bouée	latitude	longitude	2005	2007	Bouée	latitude	longitude	2005	2007
AA1	48,5157	-64,2027	x	x	CU27	51,1739	-58,5647	x	x
AB1	48,0313	-65,4839	x	x	CU35	51,0619	-58,6777	x	x
AF1	48,4706	-64,3013	x	x	CY02	51,4042	-57,1902	x	
AN1	48,2815	-64,7197	x	x	CY09	51,4071	-57,1952	x	x
AN3	48,2829	-64,7203	x	x	CY10	51,4064	-57,1947	x	x
AN4	48,2829	-64,7191	x	x	D04	50,1840	-66,3621	x	x
AP2	48,0042	-65,2585	x	x	D06	50,1812	-66,3661	x	
BAL	47,1400	-70,5078		x	D07	50,1835	-66,3709	x	x
BASQE	50,1820	-66,3621	x	x	D11	50,1714	-66,4294	x	x
BASQO	50,1800	-66,3768	x	x	D15	50,1631	-66,4580	x	x
BEAUJ	47,0834	-70,4895	x	x	D17	50,1676	-66,4730	x	x
BMING	50,2776	-64,0443	x	x	D20	50,1684	-66,4911	x	x
BRA	51,4257	-57,2595	x	x	D8	46,6678	-64,5008		x
BRILL	48,7282	-64,2846	x	x	DAME	46,9314	-70,8418	x	x
C10	51,3750	-57,6319	x	x	DE	46,3302	-63,8549		x
C2	46,0449	-63,1138		x	DS	47,0833	-64,0005		x
C4	46,1184	-63,1112		x	E3	47,9484	-64,6393	x	x
C64	50,1217	-60,3105	x	x	EB	48,0306	-64,5460	x	x
C80	50,2618	-62,8259	x	x	EE	47,8873	-64,7632	x	x
C81	50,2800	-62,8068	x	x	EIRE	48,6240	-68,4063	x	x
C84	50,1667	-63,0689	x	x	GDRIV	48,3889	-64,4921	x	x
CALR	48,3325	-69,0153	x	x	H121	47,2386	-70,3194	x	x
CB2	51,4511	-57,2554	x	x	H131	47,2007	-70,3519	x	x
CJ5	50,2057	-60,6904	x	x	H41	46,9925	-70,6326	x	x
CK1	50,1692	-61,2611	x	x	H47	46,9061	-70,8662	x	x
CLORI	49,1876	-64,8444	x	x	H52	48,0719	-69,5232		x
CM05	50,2291	-63,5932	x	x	H56	48,5078	-68,5178	x	x
CM10	50,1995	-63,6649	x	x	H58	48,4075	-68,9348	x	x
CM12	50,2112	-63,6646		x	H63	47,8817	-69,6198	x	x
CM16	50,2462	-63,6885	x	x	H68	47,8561	-69,6487	x	x
CM17	50,2427	-63,6885	x	x	H72	47,7628	-69,7301	x	x
CM28	50,2842	-63,9913	x	x	H79	47,4173	-70,2167	x	x
CN2	50,1778	-61,8475	x	x	H83	47,3794	-70,2421	x	x
CN8	50,1867	-61,8453	x	x	H89	47,3550	-70,2554	x	x
CT07	50,8534	-58,9502	x	x	H93	47,3181	-70,2809	x	x
CT11	50,8451	-58,9691	x	x	H98	47,2798	-70,3009	x	x
CU2	51,1811	-58,4844	x	x	HCI	47,9324	-69,5143	x	x

Bouée	latitude	longitude	2005	2007	Bouée	latitude	longitude	2005	2007
HC2	47,9274	-69,5162	x	x	K59	47,9844	-69,6254		x
HC3	47,9304	-69,5124	x	x	K60	47,8400	-69,8686		x
HD8	48,8462	-64,4073	x	x	K64	47,6203	-70,1339		x
HD9	48,8438	-64,4125	x	x	K65	47,4067	-70,4341		x
HP08	47,0015	-70,6367		x	KA12	50,0136	-66,8156	x	x
HT10	48,4749	-68,5184	x	x	KA13	50,0135	-66,8174	x	x
HT11	48,4709	-68,5179		x	KD06	49,2510	-68,1252	x	x
HT2	48,4885	-68,5185		x	KD07	49,2485	-68,1303	x	x
HT3	48,4876	-68,5179	x	x	KD14	49,2012	-68,0559	x	x
ILIEV	47,7873	-69,7862	x	x	KE2	48,7394	-69,0328	x	x
IML1	50,1084	-63,6410	x		KE3	48,7375	-69,0428	x	x
IML2	49,5012	-60,0672	x		KE4	48,7384	-69,0429	x	x
IML5	47,4020	-63,3886	x	x	KP2	46,8219	-71,2029		x
IML3	48,6600	-68,1565	x	x	KPP	47,6230	-70,1386	x	x
IML4	48,6667	-68,5833	x	x	MENIER	49,7704	-64,3438	x	x
IML6	47,7833	-64,0333	x	x	MT-LOUIS	49,5432	-65,7714	x	x
IML7	49,2383	-66,2004		x	MTGNY	47,0262	-70,5620	x	x
IML8	49,7167	-66,2500	x	x	NA	46,3295	-62,2566	x	
JA	46,4821	-62,0583		x	NDN	46,4678	-61,9374	x	
JC	46,4833	-62,4110		x	NEWPO	48,2772	-64,7170	x	x
JD1	46,4681	-62,7368	x		PM09	49,7879	-64,3567	x	x
JE	46,4461	-62,8246		x	PM11	49,8083	-64,3683	x	x
JH	46,4341	-63,0336	x	x	PTCAR	50,0034	-66,7956	x	x
JJ	46,4804	-63,1404	x	x	Q	46,7251	-64,7410		x
JK	46,4590	-63,2767	x	x	RAT	50,2638	-64,7799	x	x
JM	46,5235	-63,4697		x	ROALC	48,3376	-68,9329	x	x
JP	46,5837	-63,6185		x	S03	48,1079	-69,6250		x
JS	46,6631	-63,8524		x	S05	48,1100	-69,6526		x
JV	46,7952	-63,9940		x	S07	48,1185	-69,6717		x
K14	49,2909	-67,6013	x	x	S08	48,1217	-69,6695		x
K30	49,0626	-68,1384	x	x	SABLO	51,3995	-57,1941	x	x
K32	48,8917	-68,6328	x	x	SAGUE	48,1181	-69,6009		x
K38	48,7417	-68,9745	x	x	SP2	45,7746	-62,6735	x	
K48	48,5500	-69,1217	x	x	SS1	45,7522	-62,6622	x	
K51	48,1089	-69,5172		x	STAUG	51,1757	-58,3017	x	x
K54	48,1248	-69,5928		x	TA2	47,2894	-64,9203	x	x
K55	48,0896	-69,5598		x	TE2	47,5033	-64,8483	x	x
K56	48,0757	-69,6204		x	TJ2	47,7011	-64,6514	x	x

Bouée	latitude	longitude	2005	2007
V06	47,0432	-70,7766		x
V08	47,0345	-70,8587		x
V13	47,0232	-70,8869		x
V19	46,9520	-71,0046		x
V22	46,9392	-71,0207		x
V31	46,8854	-71,1226		x
V34	46,8721	-71,1379		x
V35	46,8716	-71,1339		x
V36	46,8667	-71,1387		x
VALLEA	49,0817	-64,5332	x	x
VC	46,8417	-60,8049	x	
VJ2	46,0914	-61,4911	x	
VV	47,0173	-60,4732	x	
X17	46,5265	-64,5481		x
X31	47,1192	-64,7850	x	x
X5	46,1092	-63,6843		x
XB	46,1566	-63,6642		x
XF	46,2999	-63,8706		x
XN	46,2819	-64,5017		x
XX	46,7734	-64,8377	x	
Y08	47,5177	-61,4409	x	x
Y12	47,3887	-61,6667	x	x
Y16	47,3214	-61,3232		x
YA2	47,5570	-61,4546	x	x
YE2	47,3849	-61,8379		x
YK1	47,2732	-61,7736		x
YM11	47,2835	-61,7502		x
YM4	47,2572	-61,7167		x
YM9	47,2718	-61,7334		x
YY	47,6075	-61,3232	x	x

Annexe 2. Positionnement des quadrats échantillonnés sur une bouée type



Annexe 3. Séries temporelles des tailles maximales (mm) observées sur 26 bouées de navigation du Saint-Laurent

bouée	nom historique	Latitude	Longitude	1980	1981	1982	1983	1984	1985	2007
AN01	A13	48,2815	-64,7197	25,9	15,9	ND	26,5	29,3	25,5	28,83
AP02	A18	48,0042	-65,2585	22,3	22,2	ND	27,9	32,6	26,2	27,17
BASQ-E	Basque-Est	50,1820	-66,3621	18,9	21,5	16,2	15,9	21,6	22,4	16,11
BASQ-O	Basque-Ouest	50,1800	-66,3768	17,9	19,3	15,9	18	21,2	24	21,64
C64	C64	50,1217	-60,3105	2,5	9,2	7	12,4	ND	5,4	11,52
CJ5	CJ5	50,2057	-60,6904	5	8,8	4,7	6,5	ND	6,5	2,59
CK1	CK1	50,1692	-61,2611	6,1	10,5	5	10,4	ND	6,8	7,56
CM16	CM16	50,2462	-63,6885	5,8	7,2	5,9	5,9	3,5	4,1	ND
CM17	CM17	50,2427	-63,6885	6,1	7,9	4	11,5	16,5	4,1	ND
CM28	CM28	50,2842	-63,9913	8,9	8,8	1,6	2,5	2,4	16,6	ND
D04	D04	50,1840	-66,3621	19,2	17,5	12	18	20,6	17,3	16,5
D07	D07	50,1835	-66,3709	18	20,7	15	17,9	16,9	22,5	16,5
D15	D15	50,1631	-66,4580	19,5	22,1	22,3	18,4	20	23,2	25,08
D17	D17	50,1676	-66,4730	17,1	26,3	14,6	15,9	ND	13,3	12,34
D20	D20	50,1684	-66,4911	15,9	22,1	18,7	15,2	17,7	20,2	13,39
GDRIV	A6	48,3889	-64,4921	22,4	20,7	ND	24,6	29,6	25,9	25,95
HD08	HD8	48,8462	-64,4073	28,7	28,6	ND	38,1	35,1	36,1	28,11
HD09	HD9	48,8438	-64,4125	26,2	26,2	ND	44,5	32,2	35,7	31,4
KA12	KA12	50,0136	-66,8156	17,8	29,9	21,3	15,2	17,4	30,1	12,92
KA13	KA13	50,0135	-66,8174	17,8	26	21,5	18,8	16	39,4	11,5
KD07	KD07	49,2485	-68,1303	8,2	14	4	6,5	13,7	17,7	14,23
KD14	KD14	49,2012	-68,0559	11,2	17,5	10,9	14	7,2	21,6	17,41
MENIER	PM5	49,7704	-64,3438	15,8	20,3	15	11,5	14,6	24,3	8,83
NEWPO	Newport	48,2772	-64,7170	29,6	28,2	ND	24,5	31,3	31	32,37
PTCAR	Port-Cartier	50,0034	-66,7956	19,3	20,3	15,7	17,6	21,5	21,5	21,33
VALLEA	H21	49,0817	-64,5332	32,1	23,5	ND	40,1	27,3	35,1	24,81

