HAL
open science

Les migrations secondaires des recrues de bivalves : approche éco-étho-physiologique

Martin Forêt

To cite this version:

Martin Forêt. Les migrations secondaires des recrues de bivalves : approche éco-étho-physiologique. Ecologie, Environnement. Museum national d'histoire naturelle - MNHN PARIS; Institut des sciences de la mer de Rimouski, 2018. Français. NNT : 2018MNHN0017 . tel-02119373

HAL Id: tel-02119373

https://theses.hal.science/tel-02119373

Submitted on 3 May 2019

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Ecole Doctorale Sciences de la Nature et de l'Homme – ED 227

Année 2018 **N°attribué par la bibliothèque**

|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|

THESE

Préparée en co-tutelle avec l'Université du Québec à Rimouski

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Spécialité : Ecologie Marine

Présentée et soutenue publiquement par

Martin Forêt

Le 6 avril 2018

Les migrations secondaires des recrues de bivalves : approche éco-étho-physiologique

---

Sous la direction de **:**

M. Tremblay, Réjean, Professeur, UQAR ISMER

M. Olivier Frédéric, Professeur, MNHN

JURY :

M. Winkler, Gesche	**Professeur Université du Québec à Rimouski**	**Présidente**
M. Tremblay, Réjean	**Professeur Université du Québec à Rimouski**	**Directeur de Thèse**
M. Olivier, Frédéric	**Professeur Museum National d'Histoire Naturelle**	**Directeur de Thèse**
M. Meziane, Tarik	**Professeur Museum National d'Histoire Naturelle**	**Rapporteur**
M. McKindsey, Christopher W.	**Chercheur, Pêches et Oceans Canada**	**Rapporteur**

À mes parents.

À Catherine.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier avant tout mes directeurs, les professeurs Réjean Tremblay et Frédéric Olivier, pour la confiance qu'ils m'ont accordée et pour avoir partagé avec moi toute leur expérience et leurs compétences. Ils ont formé un binôme particulièrement complémentaire et ils ont toujours su m'encourager et me guider. Merci pour tout !

Je remercie Gesche Winkler, Christopher W. McKindsey et Tarik Meziane d'avoir accepté de faire partie de mon jury et de prendre le temps d'évaluer mon travail. Merci d'avance pour leurs commentaires et leurs suggestions.

Mes remerciements vont ensuite à trois personnes qui ont été essentielles au succès de mon doctorat. Tout d'abord, Pierrick Barbier avec qui j'ai passé près de 6 mois sur Chausey. Je le remercie pour sa bienveillance et son entraide au quotidien. Si mon séjour à Chausey a été un des moments forts de mon doctorat, c'est en très grande partie grâce à lui. Tous mes remerciements vont également à Philippe Miner pour avoir partagé avec moi tout son savoir-faire, ses compétences et toute la rigueur nécessaire à la partie écloserie de ce projet, j'ai énormément apprécié travailler à ses côtés. Enfin, je souhaite remercier Jean-Bruno Nadalini pour avoir traversé l'atlantique du jour au lendemain, afin de faire tomber des praires dans un tube de 5 mètres de haut, puis d'avoir gérer d'une main de maitre les analyses lipidiques. Un grand merci à lui pour sa bonne humeur et sa disponibilité au quotidien.

Mes remerciements vont également au Professeur Urs Neumeier pour le traitement des données des courantomètres, son aide a été essentielle pour moi. Merci également à Sylvain Joly d'avoir participé au traitement de ces données.

Merci au conservatoire du Littoral, au Symel et à Pauline Malterre pour leur gestion du projet Heima. Je remercie tout particulièrement Arnaud Guigny et Pierre Scolan, gardes du littoral à Chausey. Un immense merci à eux pour leur aide sur le terrain, mais également pour leur accueil de tous les jours à Chausey. Je salue également tous les Chausiais qui ont rendu notre séjour là-bas si enrichissant et aussi nos colocataires au Sémaphore ; l'oncfs, le gonm, le crpbn, les rats et tous les autres…

Je remercie la station Marine du Cresco et son directeur Eric Feunteun d'avoir mis à ma disposition le tube de vitesse de chute et le canal Hycobenthos ainsi que pour leur soutien logistique à Chausey. Je remercie spécialement Jezabel Lamoureux pour son aide avec le canal et Christophe Boinet pour la fabrication des pièges à recrues.

J'ai été accueilli plusieurs mois à l'hiver 2015 à l'observatoire marin de l'IUEM, merci donc à Laurent Chauvaud et Jacques Grall de m'avoir hébergé. Merci à Vincent et Marion pour l'accueil au quotidien dans leurs labos. J'en profite également pour adresser mes remerciements à Eric Duvieilbourg qui a installé et géré les courantomètres sur Chausey et à la plateforme PLATIM pour le généreux prêt des courantomètres et d'une sonde multiparamétrique.

Je souhaite remercier les membres de l'Ifremer impliqués dans ce projet qui m'ont accueilli chaleureusement à l'été 2015 : Philippe Miner, Rémi Chausse pour son aide essentielle notamment pour les cultures d'algues, Pierrick Le Souchu, Virgile Quillien et Arnaud Huvet pour leur participation précieuse aux astreintes les fins de semaine.

J'aimerai également remercier les membres de l'équipe RESAQUA et leur responsable Tarik Meziane, pour leur accueil lors de mes quelques passages à Paris.

Un très grand merci à toute l'équipe du LEA, aux étudiants au doc et à la maitrise, aux techniciens et aux auxiliaires de recherche pour leur accueil chaleureux, leur soutien et pour les bons moments passés au labo et en congrès. Merci également à Laure de Montety et Lisa Treau-de-Coeli de m'avoir accueilli au laboratoire d'écologie benthique. Toute ma reconnaissance va aux étudiants de l'Ismer et plus particulièrement au bureau 0262 pour leur bonne humeur et leurs conseils avisés, un merci tout particulier à Sahar pour tous nos échanges et ses encouragements. Merci également au personnel technique et administratif de l'ISMER toujours présent pour nous aider. J'en profite pour remercier le réseau Ressources Aquatiques Québec, son ancienne directrice Céline Audet et sa coordinatrice Renée Gagnée pour leur soutien financier et administratif qui m'ont permis d'effectuer plusieurs stages et congrès.

Mes remerciements vont également à mes anciens maitres de stage, les docteurs, Olivier Basuyaux du SMEL, Julien Normand de l'Ifremer et Francis Orvain de l'Université de Caen, pour m'avoir donné ma chance il y a quelques années.

J'ai eu la chance de beaucoup bouger pendant mes études et de rencontrer des amis extraordinaires un peu partout en France, au Québec et ailleurs. Merci aux Bayeusains (Ludo, Arthur…), aux Caennais première génération (Tim, Sylvain, JK, Sam, Ophélie, Thibault, Eugénie…), aux Rochelais (Virginie, Florian, Adrien, Marine…), aux OEM (Simon #maunaloa, Laura, Amandine, Aurélie, Caro…) aux Caennais deuxième génération (Alexis, Marion, Maxime, Maxine, Alexandre...) aux Québécois (Marie, Marie, Sahar, Vincent, Zoé, Assou, à tous les « Bombones », au Bercail…) et à tous les autres.

Je souhaite également remercier ma famille au Québec, Mario et Raymonde pour leur gentillesse et leur générosité, merci aussi à Guyaume, Marie-André et Noah.

Je ne remercierais jamais assez mes parents de m'avoir toujours soutenu, d'avoir toujours cru en moi et de m'avoir transmis des valeurs qui m'ont permis d'être là où j'en suis aujourd'hui. Merci à mes grands-parents qui m'ont toujours encouragé, même sans trop comprendre ce que je faisais. Merci à mon frère et ma sœur de m'avoir, un jour, sorti d'une mare de boue… Sans eux, je ne serai pas là aujourd'hui (merci pour tout le reste surtout). Merci à leur familles respectives ; à Estelle, Thaïs, Malo et Benjamin. Merci à mes tantes ; Catherine et ses cadeaux japonais et Annick pour son accueil lors de mes séjours à Dinard.

Enfin, merci infiniment à mon âme sœur et ma femme, Catherine, pour son amour, sa patience (que je lui envie), sa curiosité et ses encouragements. Je ne la remercierai jamais assez pour tout ce qu'elle a fait pour moi. Je t'aime.

AVANT-PROPOS

Ce doctorat s’intègre dans un projet plus global, le projet DRIVER (Déterminisme du Recrutement de bIValves sous contraintes Environnementales et anthRopiques) qui correspond lui-même à un volet du projet Heima (Habitats, Espèces et Interactions marines). Ce dernier projet a été porté par le Conservatoire du Littoral et le Syndicat Mixte des Espaces Littoraux de la Manche et financé par l’agence de l’Eau Seine Normandie (AESN), la Fondation Totale, la Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement (DREAL), le Conseil de Recherches en Sciences Naturelles et en Génie du Canada (CRSNG) et le réseau Ressources Aquatiques Québec (RAQ).

RÉSUMÉ

Le recrutement est un processus clé du cycle de vie des invertébrés marins benthiques, dont les bivalves. Il englobe aussi bien la phase larvaire, la fixation sur le substrat que les potentiels processus de retour dans la colonne d'eau qui finissent par aboutir à la sédentarisation, l'organisme entamant alors une vie benthique stricte. Si la phase larvaire et l'étape de fixation/métamorphose sont largement étudiées, les processus post-fixation, dont font partie les migrations secondaires, restent relativement ignorés ou du moins sous-estimés. Ces migrations secondaires ou post-fixations résultent de processus hydrodynamiques modulés par des réponses éco-éthologiques au niveau de la couche limite benthique qui peuvent changer radicalement les patrons de fixation primaire et qui ont un impact important sur le cycle de vie des bivalves.

Le présent projet proposait d'étudier les mécanismes de migrations secondaires des recrues de bivalves en développant une approche éco-étho-physiologique afin de répondre à trois objectifs : i) Estimer le rôle potentiel des migrations secondaires dans les habitats de sédiments grossiers ii) Identifier des facteurs environnementaux, et plus spécifiquement ceux de l'environnement trophique en relation avec l'hydrodynamisme, qui contrôlent ces processus iii) Évaluer les potentielles interactions entre migrations secondaires et physiologie des recrues.

Dans un premier temps, nous avons développé une étude *in-situ* des migrations secondaires des recrues de bivalves dans un habitat de sédiments grossiers dans l'archipel de Chausey (Normandie, France) via l'utilisation de pièges à recrues. En parallèle, un suivi de nombreux paramètres environnementaux (conditions hydrologiques, hydrodynamiques et trophiques) a été mis en place. Puis, nous avons étudié en conditions expérimentales, le potentiel de dispersion post-fixation de différentes espèces de bivalves exploitées et l'influence de la physiologie (en termes de réserves énergétiques) sur les migrations secondaires. Pour ce faire, nous avons utilisé des outils innovants, tels un tube de vitesse de chute et un canal hydrodynamique tout en développant la zootechnie de l'élevage larvaire et poste-larvaire de la praire, *Venus verrusosa*.

Nos résultats mettent en évidence l'importance des migrations secondaires des recrues de bivalves dans les habitats de sédiments grossiers avec 24 taxons différents de bivalves identifiés en migration. Certaines de ces migrations post-fixations correspondraient à des changements ontogéniques d'habitats, et les habitats de sédiments grossiers constitueraient une zone de nurserie pour plusieurs espèces. De plus, ce projet démontre, pour la première fois, le rôle de la physiologie et de l'environnement trophique dans le contrôle des migrations secondaires et cela à différents niveaux. Nous avons observé une synchronisation entre un événement massif de migrations secondaires actives et un

changement de la composition de la communauté phytoplanctonique, plus particulièrement un bloom de nanoeucaryotes. Cette réponse des recrues de bivalves à un signal trophique pélagique (« trophic migration trigger », TMT), pourrait être due au coût énergétique supplémentaire associé aux comportements actifs de migration. En effet, nous avons ensuite constaté en conditions expérimentales que la capacité des recrues à contrôler leur dispersion par leur comportement est directement corrélée avec leur profil physiologique. Les recrues avec le plus de réserves énergétiques ont une meilleure capacité d'accroître leur potentiel de dispersion par leur comportement. Aussi les recrues migreraient quand leur principale source de nourriture est disponible dans le milieu afin de mieux supporter le coût des comportements de migrations secondaires actives comme la dérive byssopélagique. De plus, le potentiel de migration post-fixation apparait comme fortement lié à la synchronisation entre la période d'arrivée de la larve sur le sédiment et le cycle de marée (morte-eau ou vive-eau), mais également aux taux de croissance post-larvaires qui dépendent eux-mêmes de l'environnement trophique. Les patrons de migrations secondaires des recrues de bivalves résultent donc d'un étroit couplage physico-biologique impliquant l'hydrodynamique, mais aussi des réponses éco-éthologiques modulées par des processus physiologiques en lien avec l'environnement trophique.

Au vu de nos résultats particulièrement novateurs, une emphase particulière devrait être mise sur l'influence de l'environnement trophique et de la physiologie sur la dispersion post-fixation. En effet, le TMT et le lien entre réserves énergétiques et potentielles de dispersion constituent des avancées majeures dans la compréhension des mécanismes du recrutement des bivalves et ouvre donc de nouvelles perspectives de recherches mêlant écologie, éthologie et physiologie, mais également des approches bioénergétiques et génétiques.

Mots clés : Migrations secondaires, Bivalves, Comportement, Physiologie, Recrutement

ABSTRACT

Recruitment is a key process in the life-cycle of benthic marine invertebrates, and most of bivalve species. It includes the larval phase, the settlement and secondary dispersal mechanisms which lead to a gradual sedentary lifestyle until the recruits begin a strictly benthic life. Although the larval phase and the settlement/metamorphosis stage are well studied, post-settlement migrations remain relatively unknown or at least underestimated. These migrations are the result of hydrodynamic processes modulated by eco-ethological responses in the benthic boundary layer that can radically change primary fixation patterns and have a major impact on the life cycle of a bivalve.

This project proposed to study secondary migrations mechanisms of bivalve recruits by developing an eco-etho-physiological approach in order to answer three objectives: I) estimate the potential role of the secondary migrations in coarse sediments habitats, ii) identify environmental factors, and more specifically those of the trophic environment in relation to hydrodynamics conditions, which control these processes, iii) evaluate the potential interactions between secondary migrations and recruits physiology.

Firstly, we developed an *in-situ* study of secondary migrations of bivalve recruits in a coarse sediment habitat in the Chausey Archipelago (Normandy, France) by using recruit traps and monitoring environmental parameters (hydrological, hydrodynamic and trophic conditions). Then, we studied in experimental conditions post-settlement dispersal potential of different exploited bivalve species as well as the influence of physiology (in terms of energy reserves) on secondary migrations with a fall velocity tube, a benthic flume and by developing the larval and post-larval rearing of the warty venus, *Venus verrucosa*.

Our results highlight the importance of secondary migrations of bivalve recruits in coarse sediment habitats with 24 different taxa of bivalves identified in migration. Some of these post-settlement migrations would correspond to ontogenic change of habitat, and so coarse sediment habitats would constitute a nursery zone for several species. For the first time, this project demonstrates, at different levels, the role of physiology and trophic environment in the control of secondary migrations. We observed synchronization between a massive active secondary migration event with a change in the composition of the phytoplankton community and more particularly a bloom of nanoeukaryotes. This response of bivalve recruits to a ‘’trophic migration trigger’’ (TMT) could be due to the additional energy cost of active migration behaviors. Indeed, we highlighted, in experimental conditions, that the ability of recruits to control their dispersal by their behavior is directly correlated with their physiological profile. Recruits with the most energy reserves are the most able to increase their dispersal potential by their behavior. Also recruits would migrate when their main food source is available in the environment in order to support the

cost of active secondary migration behaviors such as bysso-pelagic drift. In addition, post-fixation migration potential appears to be strongly related to the synchronicity between the settlement period and the tidal cycle (spring tide or neap tide), but also to post-settlement growth rates which depend on trophic conditions. Patterns of secondary migrations result from a close physico-biological coupling involving hydrodynamics factors but also eco-ethological responses modulated by physiological processes related to the trophic environment.

In the light of our pioneering results, particular future emphasis should be placed on the influence of trophic environment and physiology on post-fixation dispersal. Indeed, the ‘’TMT’’ and the link between energy reserves and dispersal potential are major advances in the knowledge of bivalve recruitment and thus opens up new perspectives of research combining ecology, ethology and physiology but also bio-energetic and genetic approaches.

Keywords: Secondary migrations, Bivalves, Behavior, Physiology, Recruitment

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS vii

AVANT-PROPOS xi

RÉSUMÉ xiii

ABSTRACT xv

TABLE DES MATIÈRES xvii

LISTE DES TABLEAUX xxi

LISTE DES FIGURES xxiii

INTRODUCTION GÉNÉRALE 1

- LA PHASE PREFIXATION 2
- COLONISATION, FIXATION ET METAMORPHOSE 5
- PROCESSUS INTERVENANT DANS LA PHASE POST-FIXATION 11
- MIGRATIONS SECONDAIRES 12
  - Migrations passives 14
  - Migrations actives 16
  - Mécanismes comportementaux associés aux migrations secondaires actives 18
  - Scénarios de migrations secondaires actives 21
- RECRUTEMENT ET PHYSIOLOGIE 27
- OBJECTIFS, HYPOTHESES ET METHODE 29
- SITE D'ETUDE 32

CHAPITRE 1 L'environnement trophique contrôle les migrations secondaires des recrues de bivalves dans un écosystème côtier en régime méga tidal 37

- 1.1 RESUME 38

1.2 TROPHIC CUES PROMOTE SECONDARY MIGRATIONS OF BIVALVE RECRUITS IN A HIGHLY DYNAMIC TEMPERATE INTERTIDAL SYSTEM 39
1.3 ABSTRACT 40
1.4 INTRODUCTION 41
1.5 MATERIALS AND METHODS 44
1.5.1 Study site 44
1.5.2 Recruit traps 44
1.5.3 Bivalve recruitment dynamics 46
1.5.4 Monitoring of environmental parameters 47
1.5.5 Hydrodynamic parameters 47
1.5.6 Trophic environment 48
1.5.7 Laboratory procedures 48
1.5.8 Statistical analyses 49
1.6 RESULTS 50
1.6.1 Bivalve recruit migrations 50
1.6.2 Environmental Data 55
1.6.3 Environmental trigger of post settlement migrations 57
1.7 DISCUSSION 58
1.7.1 Massive migration event 60
1.7.2 Active post-settlement migrations 62
1.7.3 Ecological roles of active secondary migrations 63
1.8 CONCLUSION 66
1.9 ACKNOWLEDGEMENTS 67

CHAPITRE 2 Variation temporelle du potentiel de migrations secondaires : concept de fenêtre temporelle chez quatre espèces de bivalves exploitées 68

2.1 RESUME 69
2.2 TEMPORAL VARIATION OF SECONDARY MIGRATIONS POTENTIAL: CONCEPT OF TEMPORAL WINDOWS IN FOUR COMMERCIAL BIVALVE SPECIES 70
2.3 ABSTRACT 71

2.4 INTRODUCTION 72
2.5 MATERIEL AND METHODS 73
2.5.1 Sinking velocity 73
2.5.2 Natural hydrodynamic conditions 75
2.5.3 Data analysis 75
2.6 RESULTS 77
2.6.1 Sinking velocity 77
2.6.2 Resuspension threshold potential dynamics 80
2.7 DISCUSSION 81
2.8 ACKNOWLEDGEMENTS 86

CHAPITRE 3 Influence de la condition physiologique des recrues de bivalves sur leur potentiel de dispersion post-fixation 87

3.1 RESUME 88
3.2 INFLUENCE OF THE PHYSIOLOGICAL CONDITION OF BIVALVE RECRUITS ON THEIR POST-SETTLEMENT DISPERSAL POTENTIAL 89
3.3 ABSTRACT 90
3.4 INTRODUCTION 91
3.5 MATERIEL AND METHOD 93
3.5.1 Larval and post-larval rearing 93
3.5.2 Experimental design 94
3.5.3 Biochemical analysis 95
3.5.4 Fall velocity tube 95
3.5.5 Benthic flume 96
3.5.6 Statistical analyses 98
3.6 RESULT 99
3.6.1 Biochemical composition 99
3.6.2 Fall velocity tube 102
3.6.3 Benthic flume 105
3.7 DISCUSSION 106

3.8 ACKNOWLEDGMENTS 111

SYNTHESE GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES 112

SYNTHESE 112

Importance des migrations secondaires dans les habitats de sédiment grossier 113

Des migrations secondaires ontogéniques actives 113

Fenêtre temporelle de migrations secondaires 115

Premières évidences de l'influence de la physiologie et de l'environnement trophique sur les migrations secondaires 116

Différentes stratégies migratoires post-fixations 117

PERSPECTIVES DE RECHERCHES 122

Le TMT dans d'autres environnements ? 122

Facteurs biotiques 122

Changements climatiques 124

Changements d'habitats et connectivité entre habitats 125

Perturbations anthropiques 125

Gestion des populations de bivalves exploités 126

ANNEXES 128

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES 131

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Méthodologie du projet de doctorat et principaux objectifs 35

Table 2: Results of the repeated measures ANOVA performed on meiofauna recruit abundance. Significant differences ($P < 0.05$) are indicated in bold. 51

Table 3: Results of the repeated measures ANOVA (A) benthic turnover, and (B) pelagic turnover. Significant differences ($P<0.05$) are indicated in bold. 52

Table 4: Dynamics of environmental variables. For each variable, the type of sampling (continuous recording or periodic sampling), description of the indicator, data unit, mean, standard deviation, and minimum/maximum value measured during the monitoring are indicated. Tendency indicates global data variations.(POM: Particulate Organic Matter, EFA: Essential Fatty Acid) 56

Table 5: Results of the forward stepwise multiple regression analyses performed on benthic and pelagic turnover as response variables and all factors as explanatory variables (n = 10). Alpha to enter = 0.15. 57

Table 6: Results of Ancova analyses performed on fall velocity between passive batches of the 4 species, between active and passive batches for each of the 4 species and between active mussel recruits producing or not byssus, with individual volume as cofactor. 77

Table 7: Theoretical maximum temporal windows of secondary migration for the 4 species and mussels' recruits producing byssus. Three different growth rates are considered and a size at metamorphosis and arrival on the sediment of 300 µm. Smoothed maximum length of resuspension data have been used (five days moving average). Values in bold correspond to pertinent growth rates of each species according to the literature. 83

Table 8: Average similarity of fatty acid profile of each rearing conditions at juvenile stage. Polar and neutral fractions. 101

Tableau 9 : Stratégies de migrations secondaires actives chez la moule bleue *M. edulis* et la praire *V. verrucosa*. 119

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Composantes du recrutement des invertébrés marins à cycle de vie bentho-pélagique et facteurs influant le recrutement (Pineda et al. 2009).....2

Figure 2 : Cycle de développement de la moule bleue *Mytilus edulis*. F : fécondation et M : métamorphose. (extrait de Toupoint (2012)) 4

Figure 3 : Mécanismes de sélection du substrat ; déposition passive, bonds successifs ou comportement « ping-pong » et la dérive pélagique (adapté de Andre et al., 1993).....6

Figure 4 : Liens entre mécanismes de dispersion et diversité des communautés d'habitats benthiques. (extrait de Pilditch et al. (2015)).....18

Figure 5 : «Shinkirō » ou mirage de Toriyama Sekien dans Konjaku hyakki shūi (1781), d'après les informations de (Nakamura 2015) 20

Figure 6 : Schéma conceptuel des processus dispersifs chez *Macoma balthica* en mer de Wadden. D'après les travaux d'Armonies (1996), Beukema and de Vlas (1989), Gunther (1991) et Hiddink et al. (2002). 24

Figure 7 : Schéma conceptuel des migrations orientées de *Pectinaria koreni* en Baie de Seine d'après Olivier et al. (1996b, 1996a) 25

Figure 8 : Cycle de vie de *M. edulis*, quel rôle des habitats de sédiments grossiers et de l'environnement trophique dans les migrations secondaires des bivalves (Modifié de Toupoint (2012)).....32

Figure 9 : Mosaïque photographique de l'archipel de Chausey. Mission DIREN/IGN FR 5539/100C 13.08.2002 16h30. Hauteur d'eau : +2.60m SHOM. Réalisation : Jérôme Fournier. Commanditaire : P. Talec (DIREN Basse Normandie).....33

Figure 10: Location and map of the study area on the Chausey archipelago showing the study area and the three experimental plots. Middle: position of recruit traps (triangles = pelagic traps, circles = benthic traps and cylinders = epibenthic trap).

Traps were placed in a regular pattern, but the order of trap type was randomly chosen. Bottom: diagram of recruit trap designs and associated transport types. 45

Figure 11: Secondary migrations of benthic bivalve recruits for the five dominant taxa over the sampling period (June to October 2014). Meiofauna recruit abundances are presented in the left panels, benthic turnover in the middle panels, and pelagic turnover in the right panels. Lines are mean ± SE; letters indicate significant temporal differences ($P \leq 0.1$). 53

Figure 12: Relationships between fall velocity and volume or shell length for actives recruits of the four species and mussel recruits producing byssus thread. Lines are logarithmic regression curves (Ws = a x ln(Size) + b) with their respective coefficients of determination (R^2), the solid lines relate to the size range of the individuals studied for each species and the dashed lines correspond to an extension of the regression outside this range. 78

Figure 13: Aspect ratios for recruits of 1mm of the four studied species, thickness/length ratio as a function of the width/length ratio. 79

Figure 14: Time-series of maximum length of potentially resuspended active recruits for the four species and *M. edulis* active recruits producing byssus thread during 5 months of the recruitment season 2014. Five-days moving average. 81

Figure 15: Experimental design. See text for description 94

Figure 16: Schematic drawing of the benthic flume ‘’Hycobenthos’’ with a focus on the experimental section. Recruits are deposited in the source zone located at the center of the experimental section. The sediment type disposed in the target areas is randomly drawn at the rate of two zones of each type: coarse or fine sediment..... 97

Figure 17: Total lipids concentrations for each treatment at juvenile stage ($p = 0.011$, mean ± SD, n = 3). B. TAG concentration for each treatment at juvenile stage ($p < 0.001$, mean ± SD, n = 3). Different letters indicate significant differences (Tukey’s test). 99

Figure 18: Non-metric MultiDimensional Scaling (n-MDS) on neutral fatty acid profiles for four rearing conditions and three developmental stage. Data are square root transformed, and the similarity matrix is based on the Bray-Curtis index. Dotted ellipses distinguish the three different diets (T, C and TC) as shown by permanova analyzes. 100

Figure 19: Non-metric MultiDimensional Scaling (n-MDS) on polar fatty acid profiles for four rearing conditions and three developmental stage. Data were square root transformed, and the similarity matrix is based on the Bray-Curtis index. Dotted ellipses distinguish the three different diets (T, C and TC) and dotted curve indicate the effect of the metamorphosis of polar fatty acid profiles as shown by permanova analyzes. 101

Figure 20: Relationships between fall velocity and recruit's volume for passive recruits (light gray) and active recruits (dark gray) of each treatment. Doted and continuous lines correspond respectively to regressions of passives and for recruits. 103

Figure 21: Relationship between fall velocity and recruit's volume for passive recruits and active recruits of two size classes ("small" and "large") of C20 condition. Doted and continuous curves correspond respectively to regressions of passives and for recruits and vertical dotted line correspond to med the median size of C20 (0.16 mm^3) 104

Figure 22: Relationship between Δ passive/active of all treatments as a function of TAG concentration of each replicates. ($n = 12$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.849$). 105

Figure 23: Retention rate of TC20 and T20 according to the sediment type of the source zone. 1000 recruits from each treatment at each experiment. Three replicates per type of sediment ($p < 0.001$). Different letters indicate significant differences (Tukey's test). 106

Figure 24 : Schéma conceptuel des migrations secondaires chez la praire *V. verrucosa* et la moule bleue *M. edulis* (TST : « *Trophic Settlement Trigger* », TMT : « *Trophic Migration Trigger* », DBP : Dérive Bysso Pélagique, TAG : Triacylglycérols) 121

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Dans les zones tempérées côtières, près de 70 % des invertébrés marins benthiques possèdent un cycle de vie bentho-pélagique qui inclut une phase de vie larvaire dans la colonne d'eau suivie ensuite d'une phase de vie benthique pour les juvéniles et adultes (Thorson 1950). Le recrutement est un terme particulièrement complexe à définir. En halieutique, il désigne les mécanismes influençant l'abondance d'individus atteignant une classe d'âge déterminée (souvent en fonction des tailles de capture) alors que les généticiens considèrent plutôt qu'un individu est recruté quand il est capable de se reproduire et ainsi de transmettre son patrimoine génétique. Nous adoptons dans ce projet de recherche une vision plutôt écologique et définissons ici le recrutement comme l'ensemble des processus qui vont mener au passage de la vie pélagique à la vie benthique. Ainsi, il englobe aussi bien les différents mécanismes larvaires menant au premier contact avec le substrat que ceux de retour dans la colonne d'eau après cette première fixation et qui aboutissent à la sédentarisation, l'organisme entamant alors une vie benthique stricte. Par conséquent, le recrutement n'est pas un événement biologique précis comme le passage d'un stade de développement à un autre, mais un terme opérationnel qui comprend tous les mécanismes permettant la colonisation durable du substrat par les premiers stades de vie (larves, post-larves et juvéniles). Le recrutement peut être divisé en deux grandes phases pré et postfixation (*pre-* et *post-settlement*) autrement dit une phase prélude à la colonisation du substrat et une phase postérieure à celle-ci. Pineda et al. (2009) décrit quatre processus se succédant pour détailler le déterminisme du recrutement : les deux premiers sont la quantité de larves disponibles et le transport larvaire pour la phase préfixation qui sont à la bases du « *larval supply ecology* » puis la colonisation du substrat et enfin les processus post-fixation (Figure 1). Les termes « fixation » et « colonisation » sont utilisés ici comme une traduction du terme anglais « *settlement* ».

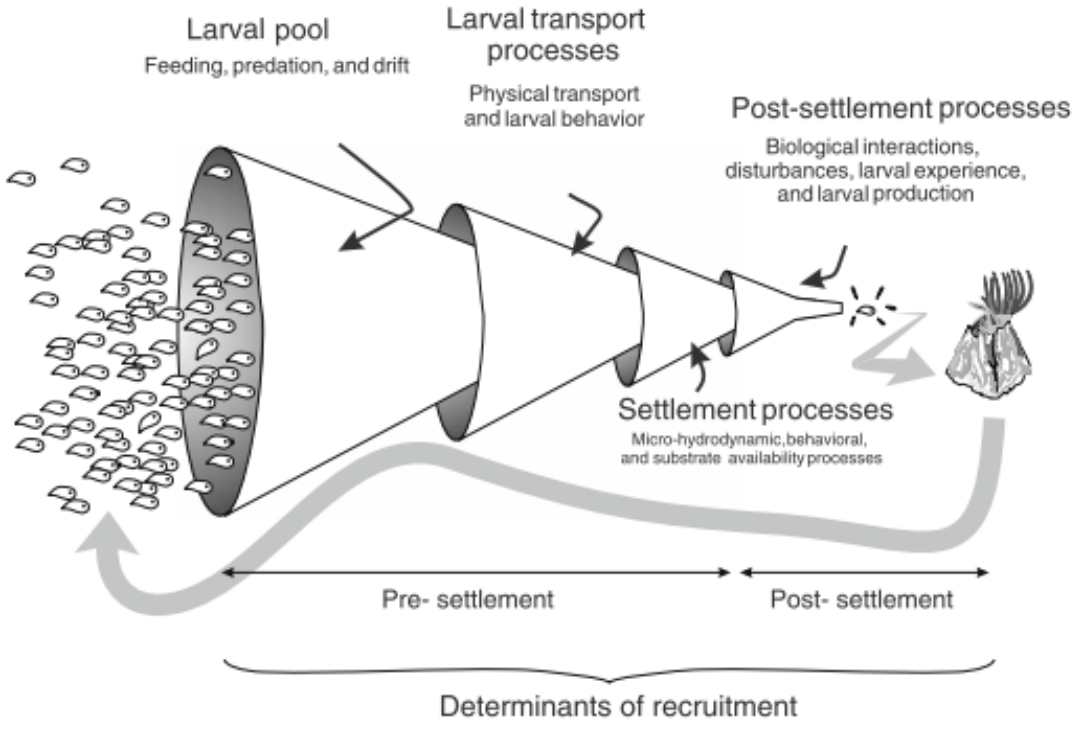


Figure 1 : Composantes du recrutement des invertébrés marins à cycle de vie bentho-pélagique et facteurs influant le recrutement (Pineda et al. 2009)

LA PHASE PREFIXATION

C'est en amont de la phase larvaire pélagique qu'ont lieu la fécondation et l'embryogenèse, premières étapes du cycle de développement des invertébrés à cycle de vie bentho pélagique (Figure 2). La reproduction des bivalves a, et fait, encore l'objet de très nombreuses études. Très brièvement, celle-ci est influencée par des facteurs exogènes telles la température, la nourriture, la salinité ou encore la lumière, mais également par des facteurs endogènes comme les cycles hormonaux et les paramètres génétiques (Gosling 2015). La reproduction inclut une phase de gamétogénèse, qui peut durer plusieurs mois, suivie d'une ou plusieurs pontes souvent ponctuelles (Seed et Suchanek 1992). La plupart des bivalves marins des régions tempérées ont une fécondation externe, les gamètes mâles et femelles étant relâchées directement dans le milieu marin à l'exception de certaines espèces couveuses (« *brooding species* ») chez qui la fécondation est interne. Après la

libération des gamètes et la fécondation, les différents stades larvaires se succèdent dans l'ordre suivant : l'embryon cilié, la larve trochophore, la larve D-véligère, la larve umbovéligère et la larve pédivéligère, dernier stade avant la métamorphose, puis la post-larve métamorphosée. Après de multiples modifications morphologiques au cours de stades successifs, la larve devient compétente (Gosling 2015), c'est-à-dire, apte à se fixer et à se métamorphoser. Le vélum, organe permettant à la larve de se nourrir et de contrôler sa position verticale dans la colonne d'eau durant son développement larvaire apparait au stade véligère. La coquille prend ensuite une forme bombée caractéristique du stade umbovéligère. Enfin, au dernier stade pélagique pédivéligère, les dernières modifications morphologiques importantes permettent d'identifier le stade compétent ; c'est notamment l'apparition du pied qui jouera un rôle essentiel dans la prospection du substrat et dans la production du byssus (Lane et Nott, 2009). La compétence est acquise au stade pédivéligère a une taille moyenne comprise entre 200 et 300 µm selon les espèces (Carriker 1961, Baynel 1976, Gosling 2015). Les retards de métamorphose, qui seront détaillés plus loin dans ce document, peuvent moduler grandement cette notion de taille à la métamorphose.

Tout au long de la phase larvaire, les larves sont transportées au gré des courants (Incze 2000). Les larves peuvent, dans une certaine mesure, contrôler leur position verticale dans la colonne d'eau, et réaliser notamment des migrations en surface la nuit pour se nourrir (Raby et al. 1994). De multiples études ont été menées sur la dispersion et le transport des larves durant leur phase pélagique (Alexander et Roughgarden 1996, Epifanio et Garvine 2001, Thomas et al. 2012) utilisant notamment des modèles numériques de dispersion couplés à des modèles hydrodynamiques (Hare et al. 1999, North et al. 2008, Christensen et al. 2008). Les larves peuvent ainsi être transportées jusqu'à plusieurs centaines de kilomètres (Levin 2006) bien qu'en réalité pour de nombreuses espèces la dispersion se limite à moins d'un kilomètre (Shanks 2009). La dispersion larvaire a des implications très importantes sur la génétique des populations d'invertébrés marins à cycle de vie bentho pélagique (Hedgecock 1986, Ibrahim et al. 1996, Luttikhuizen et al. 2003), mais également sur les notions de connectivité entre habitats et/ou populations (Levin 2006, Thorrold et al. 2007, Le Corre 2013).

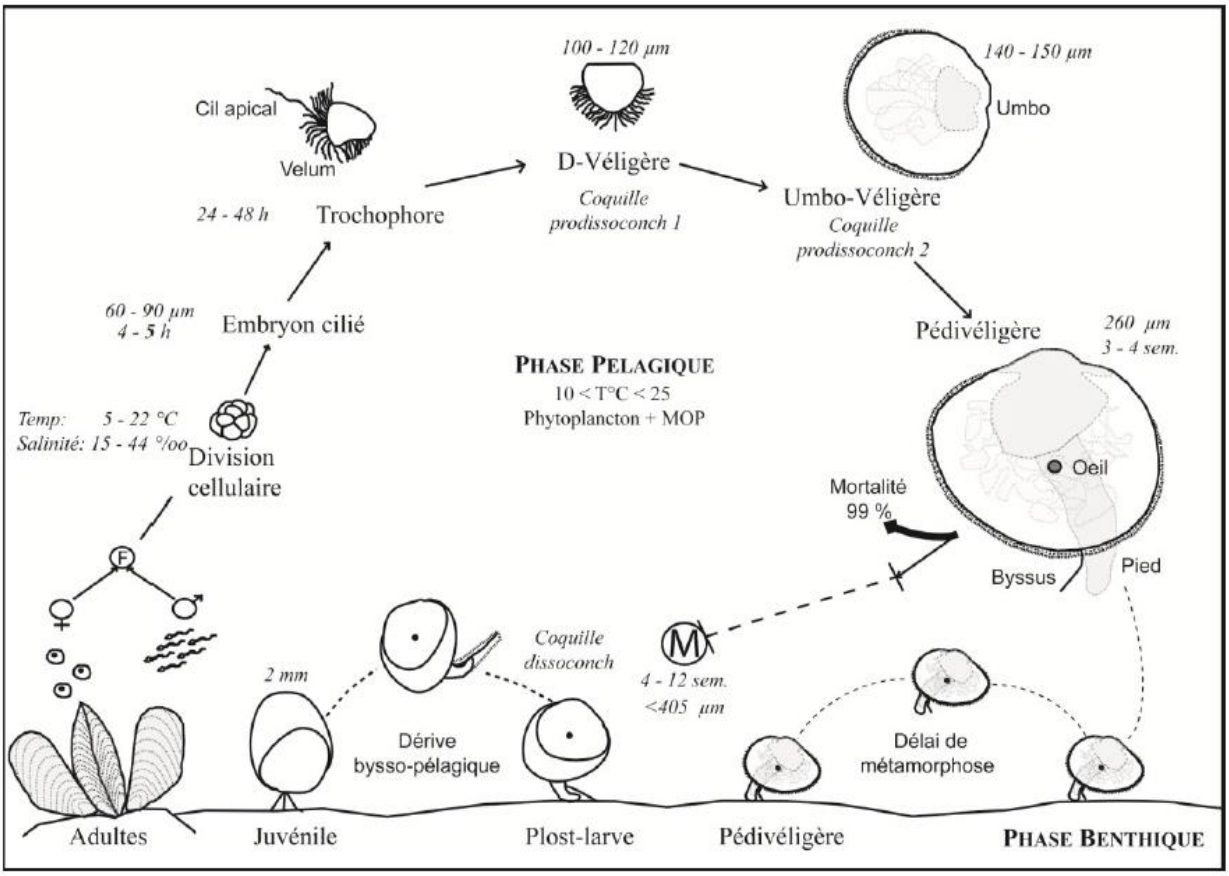


Figure 2 : Cycle de développement de la moule bleue *Mytilus edulis*. F : fécondation et M : métamorphose. (extrait de Toupoint (2012))

Si une quantité importante de larves dans le milieu ou *larval supply* est un pré requis quasi impératif pour assurer le recrutement (Roughgarden et al. 1985), le succès de celui-ci est loin de dépendre uniquement de ce paramètre. En réalité il est observé une déconnexion ou un découplage significatif entre la quantité de larves durant la phase larvaire et la quantité de juvéniles recrutés (Miron et al. 1995, Olivier et al. 2000, Pineda 2000). En effet, le succès du recrutement dépend de cette quantité de larves disponibles, elle-même dépendante du succès de la reproduction, mais également du succès de la phase de fixation.

COLONISATION, FIXATION ET METAMORPHOSE

L'étape de colonisation ou de fixation correspond au passage des larves des compartiments pélagiques à benthiques au cours duquel des mécanismes comportementaux interviennent et permettent la prospection du substrat puis la fixation primaire. Cette phase est suivie, voire confondue, avec la métamorphose qui est une transformation de la larve en post-larve accompagnée de nombreux changements morphologiques et anatomiques qui vont permettre à l'individu d'entamer plus ou moins progressivement une vie benthique sédentaire juvénile puis adulte. De nombreux facteurs vont influencer cette étape par des phénomènes d'interaction entre ceux-ci et cela à différentes échelles spatiales et temporelles (Lindsay 2012), en voici les principaux.

Une fois la compétence acquise la larve gagne le compartiment suprabenthique comprenant le substrat en lui-même, l'interface eau-sédiment, mais également la couche limite benthique (*Benthic Boudary Layer*, BBL) caractérisée par des conditions hydrodynamiques particulières. Cette BBL influence directement tous les mécanismes hydrosédimentaires, mais également biogéochimiques et biologiques dans ce compartiment. D'un point de vue hydrodynamique, cette couche limite benthique est caractérisée par un profil de vitesse particulier (Soulsby 1997). L'intensité du courant diminue à proximité du fond en raison des forces de frottement et de friction des masses d'eau sur le fond (Figure 3). La structure de la BBL (épaisseur, profil) est influencée par la nature du fond (rugosité, texture, structures biogéniques), mais également par les caractéristiques des masses d'eau (viscosité, température, vitesse, etc…). L'existence de cette couche, dans laquelle les vitesses des courants horizontaux et verticaux sont limitées, facilite les possibilités de prospection de l'habitat par les larves et les migrations secondaires. Les travaux de Koehl (Koehl et Reidenbach 2007, Koehl et Hadfield 2010) passent en revue l'influence du régime hydrodynamique sur les processus de recrutement, notamment en termes de direction et force du courant, turbulences, forces de frottement, etc (Butman 1987). D'une manière générale, la plupart des larves compétentes de bivalves entament leur phase de sélection du substrat quand les conditions hydrodynamiques sont

plus calmes (Crimaldi et al. 2002). Cependant, certaines espèces, dont les moules, ont des capacités particulières à coloniser des habitats dans lesquels les conditions hydrodynamiques sont particulièrement intenses. En effet, une certaine agitation au niveau de la BBL favoriserait la fixation des larves de moules (Eyster et Pechenik 1988, Pernet et al. 2003a) qui ont ainsi la capacité de coloniser des systèmes caractérisés par des fortes turbulences, comme ceux soumis à la houle par exemple (Fuchs et al. 2007, Fuchs et DiBacco 2011).

Une fois en contact avec le fond la larve teste activement la qualité du substrat avec son pied en rampant dessus (Bayne 1965, Lane et Nott 1975, Bourget et al. 1994, Toonen et Tyre 2007). Trois scénarios différents de sélection du substrat ont été décrit par André et al. (1993) (Figure 3) : le dépôt passif, les bonds successifs dans la BBL aussi appelé le comportement « ping-pong » et enfin la dérive. La sélection d'un site de fixation se fait alors de manière moins directe, moins active, en colonisant les substrats au hasard par migrations successives jusqu'à trouver un habitat favorable (Huxham et Richards, 2003).

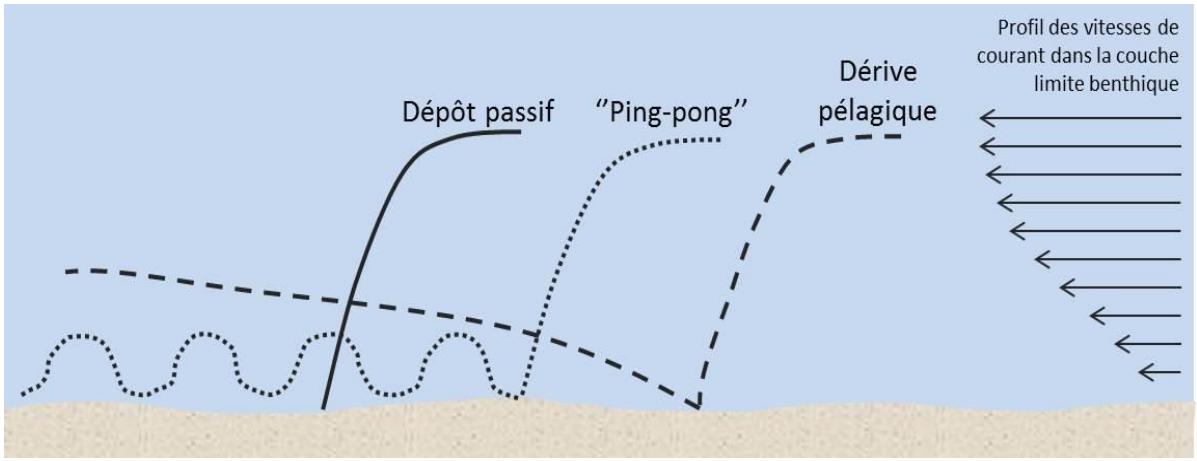


Figure 3 : Mécanismes de sélection du substrat ; déposition passive, bonds successifs ou comportement « ping-pong » et la dérive pélagique (adapté de Andre et al., 1993).

Les larves de bivalves colonisent une multitude de substrats différents, en fonction des préférences de chaque espèce. Ainsi, les larves de moules se fixent sur des substrats durs essentiellement rocheux plus ou moins rugueux, des algues filamenteuses ou encore des cordes de fibres utilisées pour le captage de naissain en aquaculture (Bayne 1965,

Caceres Martinez et al. 1994, Ramirez et Caceres-Martinez 1999, Dobretsov et Miron 2001). Les palourdes sélectionnent préférentiellement des substrats meubles (Crisp 1974). D'autres espèces sont « épiphytes », se fixant sur d'autres organismes comme des macroalgues ou de la macrofaune (Shumway et Parsons 2006). Minchin (1992) a identifié près d'une cinquantaine d'espèces de macroalgues pouvant servir de support de fixation à la coquille Saint-Jacques, *Pecten maximus*. La microtopographie des substrats c'est-à-dire la structure du substrat à petite échelle (de l'ordre du millimètre) influence également les mécanismes de fixation (Butman 1987, Gribben et al. 2011, Carl et al. 2012). Parfois, la reconnaissance de signaux chimiques (chimiotactisme positif ou négatif), souvent en lien avec des biofilms bactériens, conditionne le choix des sites de fixation larvaire (Hadfield 2011a, Toupoint et al. 2012b). Parmi les substances chimiques de natures diverses déclenchant la métamorphose des larves (Cooper 1982, Bao et al. 2007), les neurotransmetteurs, l'ammoniac ou le chlorure de potassium ont été identifiés (Urrutia et al. 1996, Wassnig et Southgate 2012, Fang et al. 2012, Grant et al. 2013).

En outre de nombreuses interactions biotiques peuvent stimuler la fixation des larves, notamment à proximité des adultes (Pawlik 1992). Pour ce type de fixation impliquant des reconnaissances intraspécifiques, les mécanismes relèvent à la fois du chimiotactisme (Hadfield et Paul 2001, Tamburri et al. 2008, Grant et al. 2013) ou des conditions hydro-sédimentaires en BBL telle la stabilisation du sédiment par des fortes densités d'adultes (Donadi et al. 2014). La notion de fixation grégaire est alors évoquée lorsque la colonisation du substrat est stimulée par les adultes, ce qui permet alors d'expliquer les patrons de distribution spatiaux en tâches (*patch*) de certains invertébrés marins benthiques. A l'inverse les interactions interspécifiques peuvent limiter la fixation des larves de bivalves. Des espèces bioturbatrices comme *Arenicola marina* peuvent impacter négativement le recrutement d'autres espèces benthiques (Volkenborn et Reise 2007).

Des études récentes ont bien démontré que l'environnement trophique pélagique peut également stimuler la fixation des larves de bivalves. Toupoint et al. (2012b) ont ainsi

émis l'hypothèse d'un « déclencheur trophique de fixation » ou « *Trophic Settlement Trigger* » : des changements de composition de la ressource trophique pélagique et plus particulièrement des pics de picoeucaryotes riches en acides gras essentiels étaient synchronisés avec les pics de fixation larvaire de la moule bleue et cela indépendamment de la nature des biofilms (Toupoint et al. 2012b). Jolivet et al. (2016) ont ensuite validé en conditions expérimentales ces corrélations *in situ* et démontré que les cellules de picoeukaryotes étaient bien assimilées par les larves de cette même espèce et que le TST stimulait la fixation des larves par un lien trophique direct et non par un signal chimique plus indirect. Les relations entre physiologie et recrutement, notamment les besoins nutritionnels nécessaires à la métamorphose, sont détaillées plus loin dans ce document.

Enfin, les travaux de Jolivet et al. (2016) et Wilkens et al. (2012) ont révélé le rôle des sons sous-marins d'origine anthropique (bruits de bateaux à moteur) dans le déclenchement de la fixation larvaire de moules : ils réduisent les durées de vie pélagique tout en augmentant significativement les taux de fixation, cependant les mécanismes sensoriels permettant d'expliquer ces stimuli acoustiques restent encore inconnus. Par ailleurs, les conditions lumineuses, c'est-à-dire la photopériode, peuvent également favoriser la fixation larvaire (Carl et al. 2011).

Comme il a été décrit précédemment, les larves sont influencées par de nombreux signaux tant abiotiques que biotiques qui interviennent dans la sélection d'un habitat benthique (Kingsford et al. 2002). Le succès de la fixation larvaire est à la fois conditionné par la disponibilité de substrats favorables, selon les préférences spécifiques de la larve, mais également par le temps que la larve est capable d'investir dans la recherche d'un habitat (Toonen et Tyre 2007). Les larves de certaines espèces ont la capacité de retarder leur métamorphose de plusieurs semaines si les conditions ne sont pas favorables à leur fixation (Bayne 1964) et ainsi de retourner dans la colonne d'eau après une prospection d'habitat infructueuse (Pechenik 2006, Bishop et al. 2006b). Durant cette phase de retard de métamorphose, la larve perd progressivement sa capacité à s'alimenter et puise dans ses réserves pour assurer sa survie (Crisp 1974, Baynel 1976). Ce retard augmente le risque

d'épuisement des réserves énergétiques, alors que les dites réserves pourraient être utilisées pour le développement larvaire et la croissance post-fixation (Pechenik et al. 1998, Marshall et al. 2003). Ainsi, plus les larves pédivéligères retardent leur métamorphose, plus il devient pressant pour elles de se fixer afin de préserver leur réserve énergétique nécessaire à leur développement post-métamorphose et donc d'augmenter leur chance de survie à plus ou moins court terme (Marshall et al., 2003a; R. J. Toonen et Pawlik, 2001; Toonen et Pawlik, 1994). C'est la théorie de la « larve désespérée » proposée par Wilson (1952) et Knight-Jones (1953). Selon son passé, une larve peut ainsi être amenée à se métamorphoser et à se fixer sur un substrat défavorable afin de préserver, à court terme, ses chances de survie post-fixation associées à son état physiologique. Bishop et al. (2006) proposent deux théories supplémentaires pour expliquer les mécanismes de retard de métamorphose permettant d'allonger la période de recherche d'un substrat de fixation primaire. La théorie de la « rétention variable », version alternative de la théorie de la larve désespérée, prend en compte le mode d'alimentation pendant la phase pélagique (planctotrophe ou lécitotrophe, voir ci-après pour la définition de ces termes). Enfin, certaines espèces particulièrement sélectives ne se fixent pas et ne se métamorphosent que si les conditions favorables sont remplies allant jusqu'à risquer la mort en l'absence de telles conditions, c'est la théorie de la « mort avant le déshonneur ».

En outre, certaines moules d'eau douce possèdent des moyens de dispersion préfixation tout à fait singuliers impliquant un premier stade larvaire pélagique nommé glochidie suivi d'un second stade parasitaire (Haag et al. 1995, Hastie et Young 2001). Brièvement, ces larves se fixent sur les branchies d'un poisson (relation hôte-parasite très spécifique) pendant plusieurs semaines, voire plusieurs mois durant leur maturation. Une fois décrochée de son hôte, la larve entame la phase benthique de son cycle de vie. Ce mécanisme favorise la dispersion des individus en rivière où le flux monodirectionnel du courant est un vrai obstacle pour la colonisation des habitats situés les plus en amont des cours d'eau.

Différentes théories ont été proposées pour conceptualiser les mécanismes régulateurs du déterminisme du recrutement, concernant essentiellement les mécanismes de préfixation de la phase larvaire. Les concepts proposés se divisent en deux grands groupes incluant 1° des hypothèses dites « trophiques » qui mettent en avant le rôle de la nutrition et de la prédation sur le succès de la phase larvaire, à dominance biotique, et 2° celles dites « spatiales » liées surtout aux mécanismes de dispersion et aux conditions hydrodynamiques dominées par une composante abiotique. Si ces théories ont parfois été élaborées sur la base d'observations et d'études portant sur les relations entre l'ichtyoplancton et le zooplancton, elles peuvent généralement être transposées aux espèces à cycle de vie bentho-pélagique dans le cadre de la phase larvaire prémétamorphique.

Les premiers travaux réalisés sur le déterminisme du recrutement par Hjort (1926) soulignent le fait que le bon développement des larves durant la phase larvaire pélagique dépend de la présence ou non d'une ressource trophique en quantité suffisante dans la colonne d’eau. Cette approche sera développée ensuite dans la théorie du "Match-Mismatch" émise par Cushing (1972). Cushing propose que le succès du recrutement dépende du synchronisme entre la disponibilité de la ressource trophique et du cycle de développement des larves. La théorie du "Match-Mismatch" a longtemps été considérée uniquement en termes d'abondance (Durant et al. 2005). Les récents travaux de Toupoint et al. (2012) sur la moule bleue mettent en avant le rôle de la qualité de la ressource trophique pélagique et notamment de sa composition en acides gras essentiels.

Au milieu des années 70, Lasker (1975) émet la théorie de « l'océan stable » et fait le lien entre conditions hydrodynamiques et disponibilité de la ressource trophique. Un faible mélange de la colonne d'eau augmenterait l'agrégation de la ressource alimentaire et favoriserait ainsi la nutrition des larves en réduisant leur effort de capture. Cependant, pour éviter une limitation de la production primaire, le mélange de la colonne d'eau reste essentiel notamment pour renouveler l'apport de nutriments à partir des masses d'eaux profondes. Une alternance de stabilité et de périodes de brassage apparaitrait ainsi une condition optimale pour la nutrition des larves en développement. La théorie de « l'océan

stable » met lumière le rôle des conditions hydrodynamiques dans le déterminisme du recrutement. Ce rôle a particulièrement été développé dans les théories dites spatiales qui mettent en exergue le rôle des courants dans la dispersion et la rétention larvaire au sein d'un habitat, d'un système hydrographique. En complément, la théorie du « *member/vagrant* » (Iles et Sinclair, 1982; Sinclair et Iles, 1989; Sinclair et Tremblay, 1984) considère que l'export de larves hors de l'habitat préférentiel des adultes sous l'effet des courants, induit une perte nette pour la population de cet habitat. Le renouvellement d'une population dépendrait aussi plus de la quantité de larves qui reste dans l'habitat des reproducteurs (autorecrutement) que des processus trophiques évoqués auparavant.

PROCESSUS INTERVENANT DANS LA PHASE POST-FIXATION

Le recrutement est caractérisé par des forts taux de mortalité aussi bien durant les phases péri-métamorphiques (pré- et post-métamorphose) que pendant les toutes premières semaines de vie benthique (Pedersen et al. 2008) : les pertes d'abondance seraient de 85 et 71 % respectivement entre le nombre de larves et de post-larves et entre le nombre de post-larves et de juvéniles. Les taux de survie augmenteraient ensuite graduellement en fonction l'âge de l'individu (Gosselin et Qian 1997) jusqu'à une taille refuge face aux prédateurs. Les principaux prédateurs des juvéniles de bivalves sont les crevettes et les crabes qui peuvent être responsables d'un quart des diminutions d'abondance des recrues de la coque, *Cerastoderma edule* (Jensen et Jensen 1985, Beukema et Dekker 2005). Des facteurs abiotiques comme le stress thermique et la dessiccation sont également source de forte mortalité chez les premiers stades post-métamorphiques (Jenewein et Gosselin 2013). En outre, la survie des juvéniles dépend de l'expérience antérieure des larves pélagiques, impliquant des phénomènes d'effets latents (Pechenik 1990, 2006) qui peuvent résulter par exemple de retards de métamorphose (Bishop et al. 2006a, Martel et al. 2014) ou d'une recherche d'habitats infructueuse selon la théorie de la larve désespérée (Wilson 1953, Knight-Jones 1953). Ainsi, de mauvaises conditions de vie durant la phase larvaire, comme un manque de nourriture, n'aura pas nécessairement d'effet négatif sur la vie larvaire, mais en aura plus sur les performances biologiques post-larvaires. Les effets combinés des

processus des phases larvaire et post-larvaire impactent radicalement le renouvellement des populations de bivalves. Au total, moins de 5 % et sans doute rarement plus de 1 % des larves de bivalves arriveront au bout de l'étape du recrutement (Morgan 1995, Pedersen et al. 2008). De manière surprenante, les pertes post-fixation ont souvent été attribuées, de manière un peu hâtive, à la seule mortalité, minimisant ainsi le rôle des migrations secondaires dans le processus de recrutement (Armonies 1994a).

MIGRATIONS SECONDAIRES

Après la métamorphose et la fixation primaire, une nouvelle phase de dispersion des post-larves de bivalves peut avoir lieu, on parle alors de « migration ou de dispersion secondaire » par opposition aux migrations primaires qui se déroulent dans la colonne d'eau avant la métamorphose. Ces processus sont aussi qualifiés de migrations post-métamorphose, post-fixation ou post-settlement, ces termes désignant toute dispersion qui intervient après la métamorphose et un premier contact avec le substrat, aussi ils seront utilisés dans ce mémoire comme des synonymes. L'impact des processus post-fixation sur la dispersion des recrues et sur les patrons de distribution a longtemps été sous-estimé (Leonard et al. 1998, Connolly et al. 2013, Le Corre et al. 2013). Une rapide recherche sur « Google Scholar » donne plus de 181000 références pour les termes « larval dispersal » contre environ 15000 pour « post-larval dispersal » et « post-settlement dispersal ». La dispersion a longtemps été restreinte aux mécanismes opérant avant la métamorphose et le premier contact avec le substrat (Strathmann 1974) et les bivalves et d'autres taxons comme des polychètes par exemple étaient alors considérés, à tort, comme peu mobiles. Dans ce contexte, toute variation de densité de population était essentiellement attribuée à la mortalité et non à des mécanismes migratoires entrainant une exportation des post-larves hors de l'habitat (Armonies 1994b). Cependant la mise en évidence de migrations actives liées notamment au cycle tidal (Reise 1985, Beukema 1993) et l'observation de post-larves dans la colonne d'eau (Baggerman 1953, Butman 1987, Günther 1992a, Lagadeuc 1992, Olivier et al. 1996b) ont montré que ces phénomènes étaient beaucoup plus importants sur le plan écologique que ce qui était envisagé jusque-là. Le peu d'intérêt accordé à ces

processus de dispersion post-fixation se traduit notamment par la classification des premiers stades de vie des bivalves. La classification souvent admise, et décrite précédemment dans ce document, définit différents stades pélagiques suivis de l'étape de métamorphose/fixation primaire et d'un stade post-larvaire qui deviendra juvénile par la suite. En réalité il est possible de définir, chez certaines espèces pour qui les migrations secondaires sont courantes, comme les moules, au moins deux stades post-métamorphiques supplémentaires (Baker et Mann 1997, Navarrete et al. 2015). Le stade de post-larve planctonique, correspond à une post-larve qui reste dans le plancton ou qui est y est retournée après une fixation primaire (Sigurdsson et al. 1976), il se distingue alors du stade pédivéligère notamment par sa taille, l'absence de vélum et la présence de branchies fonctionnelles. A sa suite, le stade de post-larve dite « plantigrade » (Baynel 1976) fait référence à sa capacité à ramper sur le substrat avec son pied. Le potentiel de dispersion des post-larves plantigrades est beaucoup plus limité que celui des post-larves planctoniques et le passage d'un stade à l'autre, comme la transition du stade de plantigrade au stade de juvénile, se fait de manière très progressive et après plusieurs semaines ou mois (Baker et Mann 1997). Cette classification est davantage basée sur des critères fonctionnels, en lien avec la colonisation progressive du substrat, que sur des critères morphologiques. Et si la distinction de ces stades est complexe et difficilement applicable à de nombreuses espèces, elle a le mérite de souligner l'importance des mécanismes de dispersion secondaire dans le cycle de vie des bivalves et leur aspect graduel. En définitive, les processus post-fixation, quels qu'ils soient (dispersion, mais également mortalité, relations inter- et intraspécifiques), conditionnent le succès du recrutement au même titre que les mécanismes préfixation : leur prise en compte dans les études sur le recrutement est par conséquent essentielle.

Nous discernons deux grands types de facteurs impliqués dans les processus de migrations secondaires : les passifs qui sont associés au transport sédimentaire et à l'hydrodynamisme (Emerson et Grant, 1991; Turner et al., 1997) et les actifs, tels que les changements de comportement induisant une remise en suspension dans la colonne d'eau initiée par l'organisme (Armonies et Hellwig-Armonies, 1992; Beukema et Vlas, 1989;

Cummings et al., 1993; Martel et Chia, 1991; Sigurdsson et al., 1976), qui qualifient alors respectivement les migrations passives et les migrations actives. Qu'elles soient actives ou passives, les migrations secondaires sont la résultante d'un couplage entre des processus physiques et biologiques. La part du passif et de l'actif dans les migrations dépend essentiellement des conditions hydrodynamiques. Dans le cas de vitesses de courant modérées, les migrations actives dans la colonne d'eau pourront être initiées. Au fur et à mesure que l'intensité du courant augmente, la part des migrations actives aura tendance à diminuer jusqu'à atteindre le seuil d'érosion critique du sédiment (Figure 4). Les organismes benthiques sont alors remis en suspension, en même temps que la matrice sédimentaire est déstabilisée, quel que soit le comportement des organismes (Armonies 1994b). Il convient de noter que les migrations dites actives ne peuvent exister sans la composante passive liée à l'hydrodynamisme ; la distinction entre migrations passives et actives reste donc complexe et à faire avec discernement. Les principaux modes de transport des recrues lors de migrations secondaires (passives comme actives) sont le charriage (*bedload transport*), la saltation et l'advection. Les recrues qui se déplacent par charriage roulent sur le fond, elles sont en mouvement tout en restant en contact avec le substrat. L'advection correspond ici à la remise en suspension des recrues dans la colonne d'eau et à leur transport essentiellement horizontal dans celle-ci. Le mode de saltation est un mécanisme intermédiaire pour lequel la recrue se déplace par sauts successifs entre le substrat et la colonne d'eau et peut faire écho au comportement « ping-pong » lors de la phase de sélection du substrat.

Migrations passives

Les migrations secondaires passives correspondent aux phénomènes de dispersion postmétamorphose associés au transport sédimentaire et l'hydrodynamisme (Emerson et Grant 1991, Turner et al. 1997), mais ils sont modulés par des mécanismes comportementaux qui limitent, dans une certaine mesure, la dispersion. Quand le courant dépasse le seuil de remise en suspension du sédiment, les recrues sont érodées quel que soit leur comportement (Figure 4). Les espèces de sédiments meubles sont particulièrement

impactées par les mécanismes de dispersion passifs, car le substrat en lui-même est susceptible d'être érodé, à l'inverse des habitats de substrat dur. Elles sont donc soumises à de constantes contraintes hydrosédimentaires induisant des migrations très régulières (Lundquist et al. 2006, Valanko et al. 2015). En outre, l'érosion du sédiment peut, selon son intensité, entrainer une modification de la structure des habitats de sédiments meubles notamment, en changeant les caractéristiques granulométriques du substrat. Certains habitats vont correspondre à des zones d'érosion et d'autres à des zones d'accrétion avec des phénomènes d'import et d'export de matière sédimentaire. Or, ces paramètres granulométriques structurent en partie les assemblages d'espèces associés à ces habitats (Bloom et al. 1972, Fresi et al. 1983). Les espèces localisées dans les sédiments grossiers sont adaptées à l'instabilité chronique de ces habitats. Afin d'y résister et de limiter la dispersion passive, les bivalves ont développé des mécanismes comportementaux et morphologiques. Les recrues des bivalves en s'enfouissant plus profondément durant les périodes d'érosion sédimentaire limitent le risque de migration secondaire (Fegley 1987, Takeuchi et al. 2015). Cependant, les recrues sont plus vulnérables aux processus érosifs que les adultes de par leur taille et leur capacité d'enfouissement plus limitée (Lundquist et al. 2004, St-Onge et Miron 2007), aussi la plupart des juvéniles de bivalves, y compris les fouisseurs, produisent également des filaments de byssus qui leur permettent de s'ancrer au substrat jusqu'à ce que leur taille et leur capacité d'enfouissement leur permettent de résister suffisamment aux processus érosifs (Dolmer et Svane 1994, Baker et Mann 1997, Carriker 2001). Les jeunes palourdes gardent ainsi la capacité de s'attacher au sédiment par des brins de byssus jusqu'à une taille de 7 à 9 mm (Menzel 1989 dans Gosling 2015). Les moules ont une capacité particulière à coloniser des zones de fortes turbulences, comme des côtes rocheuses exposées aux vagues. Ainsi, en plus d'une capacité importante à produire du byssus, la morphologie des populations localisées dans ces environnements exposés est adaptée au régime hydrodynamique local (Akester et Martel 2000) : forme et épaisseur de la coquille, dent dysodonte plus importante et ligament plus développé. Ces adaptations morphologiques fourniraient ainsi à ces individus une meilleure résistance au détachement et des migrations secondaires passives restreintes. Les espèces de substrat dur comme les

huitres utilisent un genre de ciment, produit par une glande à la base de leur pied pour se fixer durablement au substrats (Burkett et al. 2010), elles sont donc peu, voire pas du tout, concernées par la dispersion post-fixation.

Migrations actives

Les migrations actives correspondent à un événement de migration déclenché par un changement de comportement de la recrue. Après une fixation primaire, la larve reprend par elle-même sa dispersion pouvant ainsi coloniser un nouvel habitat. Ces migrations peuvent s'enchainer et on peut alors parler de migrations secondaires, voire tertiaires. Si une première sélection de l'habitat est opérée lors de la phase de fixation primaire, elle concerne également l'écophase suivante lors des migrations secondaires (Armonies 1994a, 1996). Cette prospection de l'habitat secondaire combine des processus hydrodynamiques (Butman, 1987; Mullineaux et Butman, 1991) et des réponses éco-éthologiques post-larvaires qui modifient leurs caractéristiques hydrodynamiques (Sigurdsson et al. 1976, Lane et al. 1985), ce qui constitue un réel couplage physique-biologie.

Deux types de migrations actives sont distingués : les « non désirées » et les « désirées ». Les premières sont le résultat d'une réponse comportementale à une perturbation autre que l'hydrodynamisme. C'est le cas notamment de mécanismes migratoire déclenchés par un polluant (Pridmore et al. 1992, Roper et al. 1995). La contamination du sédiment par des polluants de nature variée (pesticide organochlorés et métaux lourds) induit différentes réponses comportementales de la part de recrues de bivalves comme l'enfouissement, la reptation des recrues, mais également leurs remises en suspension et dérive dans la colonne d'eau. Le type de comportement dépend du niveau de contamination, plus il est importante plus les recrues vont chercher à l'éviter. Ce n'est donc pas le polluant en lui-même qui déclenche le processus de dispersion, comme un fort courant arrachant l'individu du sédiment, mais ce sont les recrues qui, par leur comportement, quittent le substrat pollué pour échapper à la perturbation.

A l'inverse, les migrations actives « désirées » correspondent à une stratégie plus ou moins complexe et délibérée mise en place par la recrue. La recrue décide par elle-même de reprendre sa dispersion sans élément perturbateur et rejoint ensuite des zones plus adaptés à sa croissance future de juvénile puis d'adulte. De plus, parce que les migrations post-fixation constituent un réel moyen pour les recrues de bivalves de recoloniser des zones temporairement déstabilisées (Thrush et al. 1992, Beukema et al. 1999, Toupoint et al. 2016), elles constituent une composante clé de la résilience des écosystèmes benthiques. Les mécanismes de dispersion post-fixation peuvent ainsi entrainer des changements plus ou moins réguliers et importants de la composition des communautés de substrat meuble en fonction du régime hydrodynamique (Hewitt et al. 1997, Norkko et al. 2001). De même, un peu singulièrement, cette relative instabilité favorise le maintien de la diversité dans ces habitats en favorisant les échanges et donc la connectivité au sein des métacommunautés (Pilditch et al. 2015, Valanko et al. 2015) (Figure 4). Par des processus d'immigration et d'émigration interhabitats, ces mécanismes sont à la base de la régulation des peuplements des communautés benthiques, plus particulièrement en substrat meuble (Thrush et al. 2008, Pilditch et al. 2015). Les migrations secondaires surviennent à une fréquence temporelle plus élevée que les événements de dispersion larvaire, car ces derniers correspondent globalement, en milieu tempéré, au temps de génération des espèces. Toupoint et al. (2016) dans leur étude sur l'influence de la pêche à pied par ratissage, observent des recolonisations des zones ratissées par des juvéniles à la fin de la saison de reproduction à l'automne et suggèrent l'influence de transport par charriage à partir d'habitats voisins. Ainsi, sans ces hypothétiques migrations secondaires, une nouvelle cohorte de larves printanière/estivale aurait été nécessaire pour recoloniser la zone perturbée, ceci n'étant alors possible que l'année suivante. Si les processus de dispersion larvaire permettent de répondre à des perturbations à plus grande échelle spatiale, les mécanismes post-fixation peuvent intervenir à tout moment, et non pas uniquement en période de fixation primaire puisque les stades post-métamorphiques sont par définition déjà compétents et donc aptes à coloniser un habitat déstabilisé (Günther 1992a, Whitlatch et al. 1998). Dans ce cas précis,

le rôle et l'intérêt de ces processus en termes de résilience des habitats benthiques semblent évidents.

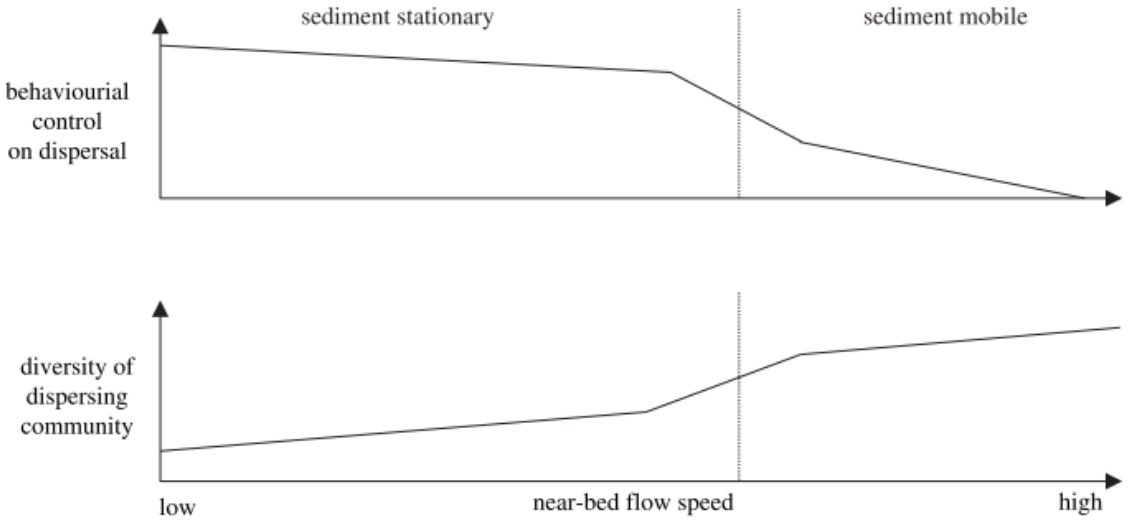


Figure 4 : Liens entre mécanismes de dispersion et diversité des communautés d'habitats benthiques. (extrait de Pilditch et al. (2015))
Le premier diagramme illustre la relation négative entre l'intensité des courants en couche limite benthique (BBL) et la capacité des recrues à contrôler leur dispersion. Le deuxième diagramme montre lui une relation positive entre les conditions hydrodynamiques et la diversité dans les habitats dispersifs. Il existe alors un effet seuil qui correspond à la remise en suspension de la matrice sédimentaire.

Mécanismes comportementaux associés aux migrations secondaires actives

Différents mécanismes comportementaux vont permettre aux recrues de se remettre en suspension dans la couche limite benthique. Le mécanisme le plus typique est la dérive byssopélagique : la production de filaments de byssus permet aux recrues de bivalves d'augmenter leur portance hydrodynamique, à la manière d'un parachute ascensionnel, et rend ainsi possible leur mise en mouvement par charriage, saltation ou advection dans la colonne d'eau, et ce même avec des faibles courants (Sigurdsson et al. 1976). Ces filaments sont différents des brins de byssus d'attachement produits pour l'ancrage au substrat. En fait, bien que leur diamètre et leur structure soient similaires, ils diffèrent par leur taille et

leur structure monofilamentaire (Lane et al. 1985) et sont produits par une glande située à la base du pied qui disparait peu après la colonisation du substrat. La capacité des recrues à réaliser ces migrations diminue donc avec la croissance des individus et disparait à partir d'une taille seuil (voir Olivier et Retière (2006) pour l'annélide *Pectinaria koreni*). Selon Sigurdsson et al. (1976), les jeunes bivalves pourraient contrôler leur dispersion, notamment via la dérive bysso-pélagique jusqu'à une taille d'environ 2.5 mm. Si ce type de dérive bysso-pélagique est surtout associée aux Mytilidae, elle concerne aussi de nombreuses autres espèces de bivalves appartenant à différents taxons (Sigurdsson et al. 1976). De façon analogue à la dérive précitée certaines espèces comme *Corbicula fluminea* et *Meretrix lusaria* sécrètent du mucus expulsé par les siphons exhalant (Prezant et Chalermwat 1984, Nakamura 2015) ce qui induit aussi une migration pélagique. Ces mécanismes ont même été décrits dans une gravure japonaise du 18e siècle inspirée d'écrits chinois datant du premier siècle avant JC (Nakamura 2015), preuve que si les mécanismes de migrations secondaires actifs sont souvent sous-estimés, ils sont connus depuis longtemps (Figure 5).

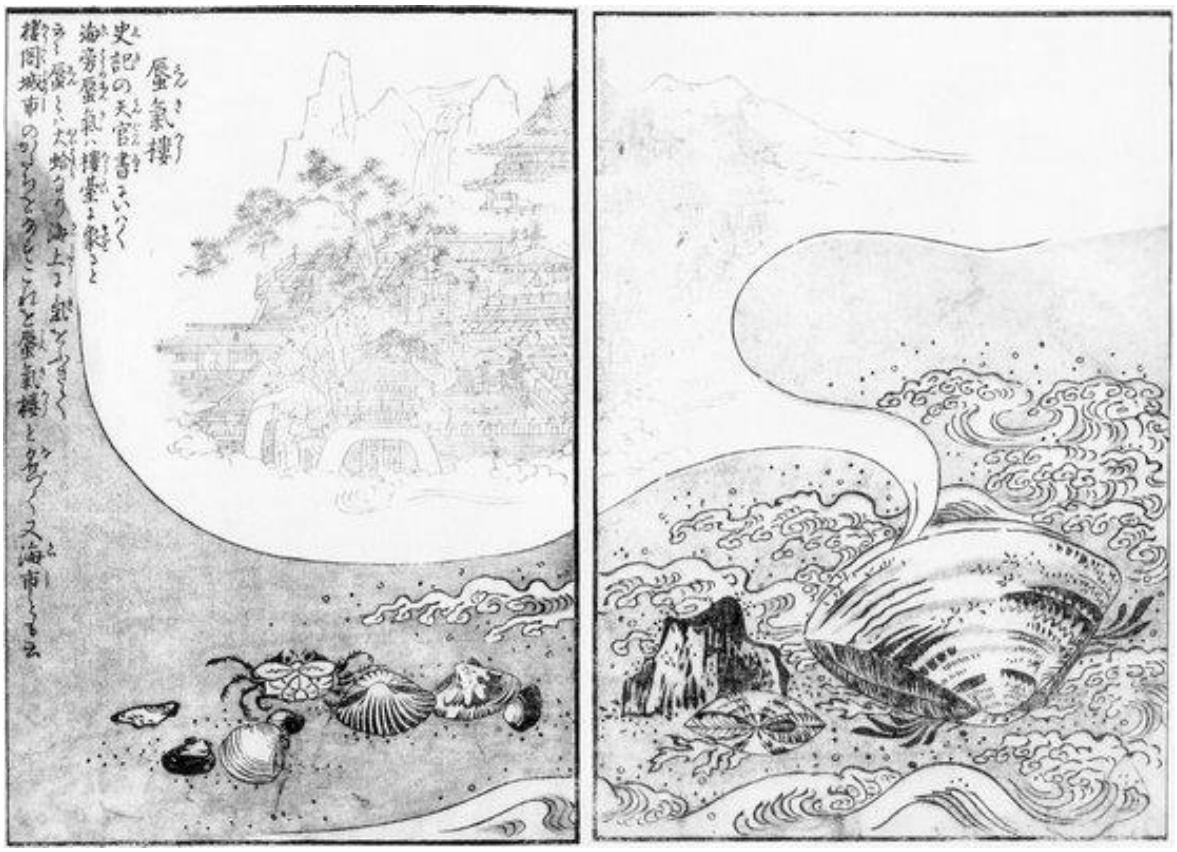


Figure 5 : «Shinkirō » ou mirage de Toriyama Sekien dans Konjaku hyakki shūi (1781), d'après les informations de (Nakamura 2015)

De telles modifications des caractéristiques hydrodynamiques de ces particules vivantes permettent de prolonger la phase de prospection de l'habitat après la première fixation (Armonies 1996, 2000). D'autres mécanismes comportementaux sont impliqués dans la dispersion post-métamorphose des recrues. Ainsi, la simple émergence des recrues à l'interface eau-sédiment, en période de fort courant, augmente les probabilités que celles-ci soit emportées par charriage (Cummings et al. 1993, Lundquist et al. 2004). Grâce à ces différents mécanismes éco-éthologiques, des post-larves de bivalves benthiques sans capacités natatoires ont déjà été échantillonnées en grand nombre dans la colonne d'eau (Olivier et al., 1996).

Estimer les échelles de dispersion de particules aussi petites est un véritable défi. Selon le type de transport, les espèces et les durées considérées, les capacités de dispersion varient de quelques centimètres à plusieurs kilomètres. Norkko et al. (2001) ont ainsi estimé que des recrues de coques pouvaient se déplacer de quelques mètres par cycle de marée. Petuha et al. (2006) ont mesuré des distances de dispersion pour *Macomona liliana* en période de vive-eau de moins de 100 mètres, pour les individus charriés sur le fond, à plus de 3,3 kilomètres pour individus en dérive pélagique. Hunt et al. (2009) ont calculé, via un modèle numérique de transport par charriage, que les recrues pouvaient se déplacer jusqu'à deux kilomètres en 30 jours, le déplacement quotidien ne dépassant pas 100 mètres. De plus, si les migrations secondaires de bivalves opèrent à des échelles de dispersion bien inférieures à celles de la phase larvaire qui peuvent atteindre plusieurs centaines de kilomètres (Levin 2006, Shanks 2009), leurs conséquences sur les patrons de distribution initiaux à petite et moyenne échelle sont radicales et correspondent d'avantage à des changements ontogéniques d'habitats qu'à des mécanismes pour coloniser de nouveaux habitats (Baker et Mann 1997).

Scénarios de migrations secondaires actives

Plusieurs théories, modèles ou schémas conceptuels ont été proposés pour expliquer les multiples scénarios de dispersion secondaire observés *in situ*. Si ces théories se complètent parfois, elles peuvent également s'opposer ce qui démontre ainsi qu'il n'existe pas de schéma type, mais qu'au contraire les patrons sont spécifiques, voire également associés à l'histoire de vie des individus étudiés et des écosystèmes considérés. Ce sont en fait des processus particulièrement complexes et diversifiés.

La première de ces théories, décrites par Bayne (1964), est celle de la « fixation primaire et secondaire » développée pour la moule bleue *Mytilus edulis*. Les larves de moules se fixent dans un premier temps sur un substrat filamenteux (fixation primaire) avant de rejoindre des zones plus adaptées au développement des adultes, comme des moulières, via la dérive byssopélagique (fixation secondaire), suggérant ainsi un

changement ontogénique d'habitat (Erlandsson et al. 2008). Cette stratégie permettrait de limiter la compétition intraspécifique entre les plus jeunes individus et les adultes et de favoriser la première fixation par la nature du substrat. De plus, les patrons de migration pourraient résulter d'interactions intraspécifiques et/ou interspécifiques négatives entre adultes et recrues. En effet, la prédation des moules adultes sur leurs propres larves (cannibalisme) serait un mécanisme permettant aux adultes de limiter l'arrivée de nouvelles recrues et donc la compétition intraspécifique (André et al. 1993, Porri et al. 2008). Des observations ont montré une compétition interspécifique de bivalves d'élevage qui consomment des larves d'autres bivalves sauvages au sein de parcs ostréicoles (Borsa et Millet 1992). Richards et al. (2002) décrivent un autre cas ; de fortes densités d'adultes de *Macoma balthica* limitent le recrutement des juvéniles de bivalves non par une relation directe entre adultes et juvéniles, mais par une interaction indirecte liée à la pression de prédation exercée par le crabe *Carcinus maenas*. En effet, la pression de prédation est plus forte dans l'habitat des adultes à cause d'une relation de densité dépendante entre les adultes et *C. maenas*. Dès lors, en sélectionnant un habitat de fixation primaire différent de celui des adultes, les larves limitent la compétition intraspécifique. Des migrations secondaires réalisées quelques mois plus tard par les jeunes recrues vers le haut estran juvénile pour rejoindre l'habitat préférentiel des adultes traduisent alors une diminution de l'intensité des mécanismes de compétition (voir ci-après pour la description de ces processus) (Beukema et de Vlas, 1989).

Caceres Martinez et al. (1994) soutiennent que ces migrations secondaires résulteraient d'avantage de mécanismes stochastiques que d'une réelle stratégie de développement et s'opposent à plusieurs théories, telle celle développée par Bayne (1964). Ainsi selon ces auteurs, la colonisation d'un substrat par des post-larves de moules se ferait indépendamment de la nécessité d'atteindre de nouvelles zones ou de recruter au sein de moulières en place. En effet, le cannibalisme des adultes sur leurs propres larves serait relativement limité (< 5 %) (Tamburri et al. 2007) et les relations intraspécifiques négatives précédemment décrites ne justifieraient pas nécessairement une séparation spatiale entre jeunes recrues et adultes. Navarrete et al. (2015) réfutent également la théorie développée

par Bayne et propose le concept de « *continous settlement relocation* » pour les habitats exposés à la houle : après la métamorphose, les recrues de moules deviendraient semi-benthiques et seraient ainsi transportées progressivement à travers la zone de déferlement des vagues pour coloniser graduellement des zones plus proches de la côte.

Les migrations intertidales du bivalve *Macoma balthica* constituent un exemple bien documenté de migration orientée correspondant à un changement ontogénique d'habitat. Les jeunes stades réalisent en effet plusieurs migrations saisonnières via la dérive byssopélagique entre le bas et le haut de l'estran en mer de Wadden (Hiddink et al. 2002) (Figure 6). Au printemps, les post-larves (groupe-0) récemment fixées migrent du bas de l'estran pour rejoindre les zones de nurseries localisées à la partie haute des vasières intertidales (Armonies et Hellwig-Armonies, 1992) par dérive byssopélagique synchronisée avec le rythme tidal (Gunther 1991, Günther 1992a). L'hiver suivant, les recrues (groupe-1) migrent depuis l'habitat de nurserie jusqu'au bas de l'estran et en zone subtidale où les plus fortes densités d'adultes sont observées (Beukema et de Vlas, 1989). Plusieurs hypothèses sont proposées pour justifier de telles migrations, incluant des causes liées à la dynamique hydrosédimentaire et à des interactions biotiques. Tout d'abord, la sensibilité des juvéniles de bivalves à l'érosion sédimentaire est plus forte dans les fonds envasés que dans des sédiments plus grossiers (St-Onge et Miron, 2007). D'autre part, chez certaines espèces la différence entre la taille des recrues et la taille des grains de sédiments serait plus favorable en substrat vaseux que dans des sables plus grossiers. De même, pour le régime hydrodynamique (Beukema de Vlas, 1989), les recrues se réfugieraient dans des zones de faible courant, dans ce cas les vasières de la zone supérieure de l'estran, pour ensuite se redistribuer via des migrations secondaires dans des secteurs à hydrodynamisme plus intense (Dobretsov et Wahl, 2008). Parmi les causes biologiques potentielles, la pression de prédation, notamment par les crabes, est plus faible dans la zone supérieure de l'estran (Connell, 1961; Reise, 1985) cela expliquerait que les recrues s'y réfugient pour en faire une zone dite de nurserie.

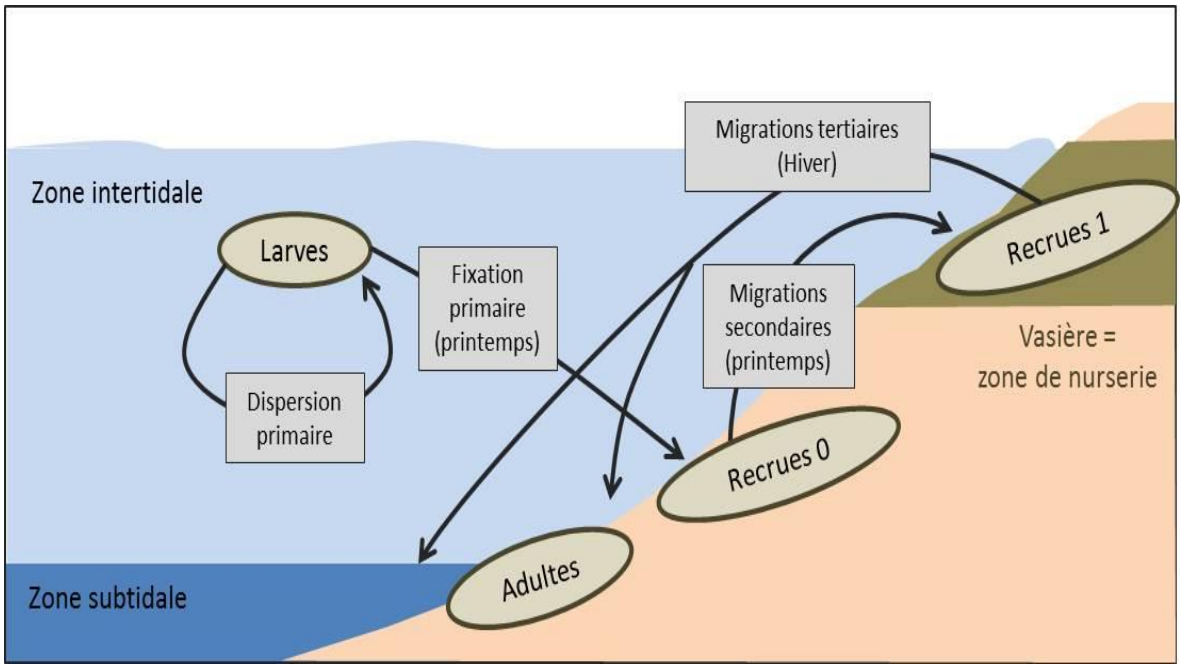


Figure 6 : Schéma conceptuel des processus dispersifs chez *Macoma balthica* en mer de Wadden. D'après les travaux d'Armonies (1996), Beukema and de Vlas (1989), Gunther (1991) et Hiddink et al. (2002).

A l'inverse, ces zones de nurseries de haut estran impliquent de faibles taux de croissance liés à un temps d'immersion plus court (périodes de filtration réduites et stress lié à l'émersion), des taux de parasitismes, des stress thermiques et de dessiccation plus élevés (Jenewein et Gosselin, 2013). Ces accroissements de stress pousseraient les recrues à redescendre plus bas sur l'estran l'hiver suivant pour rejoindre les zones plus adaptées à la vie des adultes lors des migrations tertiaires (Hiddink et Wolff, 2002).

En domaine subtidal, des migrations orientées ont également été mises en évidence chez *Pectinaria koreni* (Olivier et al. 1996b, 1996a). Les larves de cet annélide polychète se fixent dans un premier temps sur l'ensemble des habitats subtidaux de la baie de Seine orientale dont ceux, les plus externes, de sables fins défavorables aux adultes (Figure 7). Les individus s'étant fixés sur ces fonds inadéquats, rejoignent ensuite l'habitat des sédiments vaseux à *Abra alba* distribué en isolat et favorable aux adultes, via une dérive byssopélagique synchronisée avec le cycle tidal, pendant le flot. Les migrations orientées permettent ainsi d'expliquer certains patrons de distribution particuliers non aléatoires (Richards et al. 2002).

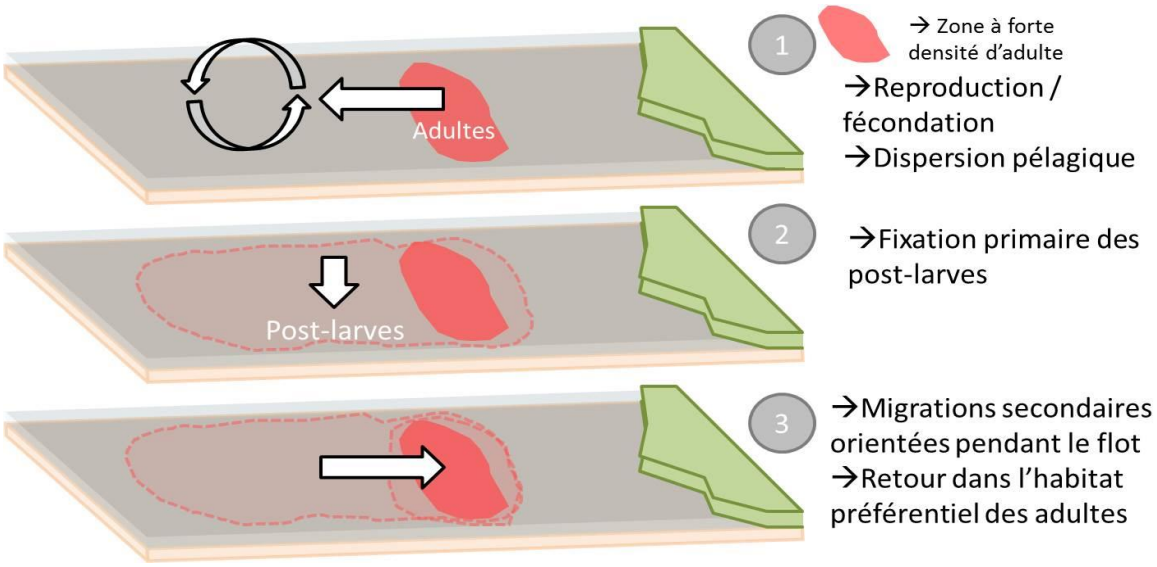


Figure 7 : Schéma conceptuel des migrations orientées de *Pectinaria koreni* en Baie de Seine d'après Olivier et al. (1996b, 1996a)

Ce type de migrations, particulièrement si elles sont orientées, permettraient à une larve, transportée initialement sur un substrat défavorable, de retrouver un environnement adapté à son développement (Pulliam 1988, Beukema 1993). Ces processus s'opposent à la théorie du « *member-vagrant* » à savoir qu'un individu exporté en dehors du système est une perte sèche pour la population d'origine. En réalité, ces émigrations fortuites hors des populations d'origine peuvent être corrigées par ces migrations secondaires orientées. Dans ce contexte, les mécanismes déjà décrits par la théorie de la « larve désespérée », peuvent

aussi agir : une larve s'étant fixée initialement sur un substrat défavorable pour préserver ses chances de survie à moyen terme (métamorphose notamment) pourrait par la suite regagner un habitat plus adapté aux stades juvéniles et adultes.

Par ailleurs, les migrations post-métamorphose constituent le seul moyen de dispersion des espèces à développement direct, c'est-à-dire sans phase de dispersion primaire pélagique ; dans ce cas, elles ne sont pas considérées comme des migrations secondaires. Les femelles du bivalve ovovivipare *Gemma gemma* couvent les jeunes individus et les libèrent au stade juvénile benthique (*brooding species*). De plus, la dispersion post-larvaire est le seul mécanisme permettant aux jeunes recrues de coloniser de nouvelles zones (Commito et al. 1995b). Si les jeunes individus se répartissent agrégativement, c'est-à-dire proches de leur mère, alors que les stades adultes ont une distribution aléatoire, signe de l'efficacité de ces migrations comme seuls processus de dispersion. Selon Grantham et al. (2003), la proportion d'espèces d'invertébrés marins benthiques sans phase de dispersion larvaire serait bien plus élevée (40-60 %) que ce que Thorson (1950) proposait, aussi pour de nombreuses espèces la dispersion relèverait uniquement des migrations post-métamorphiques.

Pour conclure cette section, la dispersion d'individus fixés sur des substrats mobiles illustre un autre mode de migration post-fixation particulièrement singulier. Le bivalve *Gaimardia trapesina* est transporté sur plusieurs centaines de kilomètres, jusqu'à 2000 km, en étant fixé à des colonies de macroalgues (kelp) à la dérive dans l'océan antarctique (Helmuth et al. 1994). Cette espèce qui n'a pas de phase larvaire pélagique, car les larves sont couvées par les femelles, a un potentiel de dispersion largement supérieur à bien des espèces à cycle de vie bentho-pélagique. Enfin, dans le contexte de l'essor du trafic maritime mondial, les bateaux, quels que soit leur taille, du supertanker au petit bateau de plaisance, participent à la dispersion post-métamorphose des bivalves. La dispersion de la moule zébrée, espèce d'eau douce invasive en Amérique du Nord, a été favorisée par la plaisance. Des individus adultes qui étaient fixés sur des bateaux transférés sur remorques

entre différents plans d'eaux ont ainsi pu coloniser des bassins versants totalement déconnectés (Johnson et al. 2001).

RECRUTEMENT ET PHYSIOLOGIE

La condition physiologique des larves de bivalves, étroitement liée à l'environnement trophique (notamment en termes de réserves énergétiques), est un paramètre fondamental du succès du recrutement. Il existe deux types de larves planctoniques, les lécithotrophes et les planctotrophes. Les premières puisent dans leurs réserves énergétiques lors de leur développement et le succès du recrutement ne dépend donc pas de la disponibilité en nourriture dans l'environnement. A l'inverse, les larves planctotrophes ne possèdent pas, ou très peu, de réserves énergétiques et s'alimentent donc dans le milieu pour survivre et se développer. Or, la majeure partie des larves d'invertébrés marins est planctotrophe (Thorson 1950) et leur bon développement dépend fortement des conditions trophiques rencontrées pendant la phase larvaire ainsi que de l'investissement maternel qui détermine l'état physiologique. Cependant, certaines espèces comme la moule bleue *Mytilus edulis*, changent de mode de développement au cours de leur ontogénie larvaire, les larves commençant par puiser le peu de réserves contenues dans l'œuf pour s'alimenter ensuite dans le milieu avec un stade intermédiaire dit « mixotrophe » (Lucas et al. 1986). La principale forme de réserves énergétiques des invertébrés marins est stockée sous forme de lipides qui se distinguent en plusieurs classes. Les deux principales sont les phospholipides et les triglycérides qui ont respectivement des rôles structuraux et énergétiques (Lee et al. 2006, Kattner et al. 2007). Les phospholipides sont l'unité de base de la bicouche lipidique des membranes cellulaires. Les triglycérides ou TAG constituent l'énergie primaire des larves (Holland 1978, Delaunay et al. 1992). Le contenu en TAG est un indicateur de la qualité larvaire définie par la quantité de réserves énergétiques (Fraser et al. 1989). Des larves ayant accumulé beaucoup de TAG auront des meilleures performances larvaires notamment en termes de succès de métamorphose, de survie (Thiyagarajan et al. 2002, Pernet et al. 2004, Tremblay et al. 2007), mais également de capacité de prospection du substrat. Pernet et al. (2003a) ont ainsi démontré que les individus aux plus forts

contenus en TAG sont d'avantage capables de retarder leur métamorphose et donc d'allonger la phase de prospection du substrat, maximisant ainsi les chances de succès d'identification d'un substrat optimal pour la fixation primaire. Si la quantité de réserves accumulée par la larve est un élément essentiel, la composition de ces réserves est également à prendre en compte. Les bivalves ont la capacité de synthétiser les acides gras saturés (AGS) et monosaturés (AGMS), mais la synthèse des acides gras polyinsaturés (AGPI) leur est très difficile. Par conséquent, ces derniers sont essentiellement issus de l'alimentation (Dalsgaard et al. 2003). Certains AGPI nécessaires au bon fonctionnement du métabolisme des bivalves sont considérés comme des acides gras essentiels (AGE, DeMoreno et al. 1976), tels les acides eicosapentanoïques (20:5 n-3, AEP), docosahexaenoïques (22:6 n-3, ADH) et arachidoniques (20 :4 n-6, AA) nécessaires à un bon développement larvaire tant au stade de l'embryogenèse, de la métamorphose, mais aussi de la fixation (Delaunay et al., 1993; Gagné et al., 2010; Pernet et al., 2005, 2004; Soudant et al., 1998). En manipulant les profils post-larvaires en AGE de post-larves de *Pecten maximus*, Gagné et al. (2012) ont réussi à moduler les capacités d'ancrage au substrat par des filaments byssaux. Cette étude suggère que l'état physiologique des recrues peut potentiellement influencer leur aptitude à résister à des mécanismes de dispersion secondaires passifs, voire éventuellement, stimuler leur capacité à réaliser une dérive byssopélagique.

À notre connaissance, très peu d'études voire aucune n'a visé à estimer les coûts énergétiques des migrations secondaires de bivalves, notamment sur l'investissement en énergie que requièrent les comportements actifs de migration telle la dérive byssopélagique. La seule estimation du coût de la production de byssus associé à cette dérive se base sur le contenu calorifique de filaments de byssus censés être composés uniquement de carbohydrates (Hiddink et al. 2002) alors que ces filaments sont en réalité composés de protéines variées comme le collagène liées entre elles par différents métaux (Harrington et al., 2010; Sagert et Waite, 2009). Chez les adultes la production de byssus représente un cout métabolique significatif. Estimé à 8 % pour *Mytilus edulis* (Hawkins et Bayne, 1985), il atteint 4 à 14 % du budget énergétique du pectinidé *Chlamys islandica*. Sur cette base,

nous pouvons supposer que les capacités de migrations via la dérive byssopélagique seraient dépendantes des réserves énergétiques accumulées par la post-larve, d'autant plus que ces phénomènes migratoires interviennent après la métamorphose, étape très consommatrice en énergie pour les larves.

OBJECTIFS, HYPOTHESES ET METHODE

Mon projet de doctorat était d'étudier les migrations secondaires des recrues de bivalves en développant une approche éco-étho-physiologique pour répondre à trois principaux objectifs :

1° Estimer le rôle potentiel des migrations secondaires dans les habitats de sédiments grossiers jusqu'à ce jour très peu étudiés ;

2° Identifier des facteurs environnementaux, et plus spécifiquement ceux de l'environnement trophique en lien avec l'hydrodynamisme, qui contrôlent ces processus de migration post-métamorphiques ;

3° Évaluer les potentielles interactions entre migrations secondaires et physiologie des recrues.

Jusqu'à ce jour, ces processus de dispersion post-fixation avaient surtout été étudiés dans des habitats de sédiments fins sur des espèces telles que *Macoma balthica* (Armonies et Hellwig-Armonies, 1992; Beukema et de Vlas, 1989; Gunther, 1991; Hiddink et al., 2002; Olivier et Retière, 1998; Olivier et al., 1996a) ou celles de substrat dur tels que les mytilidés (Navarrete et al. 2015). De façon surprenante, peu d'études ont été conduites dans les habitats de sédiments grossiers alors qu'ils dominent l'ensemble des fonds de la Manche et qu'il sont caractérisés par de fortes biomasses de bivalves (Cugier et al. 2010). La rugosité du fond étant directement reliée à la texture et aux reliefs sédimentaires, l'écoulement en couche limite benthique et donc les modalités de transport de particules inertes et vivantes (recrues) seront bien contrastés entre sédiments grossiers, sables fins, voire vases. Cependant, étudier la dispersion de jeunes recrues dans ces habitats représente

un défi de taille puisque les recrues en migrations ont des dimensions similaires aux grains de sédiments impliquant ainsi de nombreuses contraintes techniques. Nous émettons ici l'hypothèse que les migrations secondaires de bivalves sont intenses et concernent de nombreuses espèces dans les habitats de sédiments grossiers soumis à un régime mégatidal, et que ces migrations seraient majoritairement passives. En effet, les références bibliographiques synthétisées ci-devant ont principalement souligné la dominance des paramètres abiotiques, particulièrement des conditions hydrodynamiques, comme facteurs contrôlant la dispersion des recrues. Toutefois, les récents travaux démontrant le rôle de facteurs biotiques sur la fixation larvaire nous amènent à tester leur potentielle influence dans le déclenchement des migrations secondaires actives, même dans un milieu très turbulent qui, par définition, ne sont pas une réponse à la seule contrainte hydrodynamique. En d'autres termes, l'objectif est d'identifier s'il existe des stimuli jouant le rôle de déclencheur de migration de manière analogue aux signaux déclenchant la fixation primaire et la métamorphose et cela y compris dans des environnements de régime mégatidal et donc très dynamiques. Nous faisons ainsi l'hypothèse que les migrations secondaires actives de bivalves sont influencées par les conditions environnementales et plus particulièrement par des facteurs trophiques, selon notre troisième hypothèse.

Plusieurs études ont démontré le rôle de l'environnement trophique dans les mécanismes de fixation des larves (Toupoint et al. 2012a, Jolivet et al. 2016) et l'importance des mécanismes physiologiques sur le recrutement en général et particulièrement lors de la phase de prospection de l'habitat (Pernet et al. 2003b). Notre troisième hypothèse est que les migrations secondaires actives induisent un coût ou un risque énergétique et que les capacités d'une recrue à réaliser ces migrations dépendent de son état physiologique, estimé par la qualité et la quantité des réserves énergétiques (Figure 8).

Les migrations secondaires sont la résultante d'un couplage physique-biologie, produit de processus physiques modulés par le comportement des individus ou inversement produit de processus biologiques modulés par les conditions hydrodynamique, qui

conditionnent ainsi la part de l'actif et du passif dans ce type de dispersion. Au vu de la double composante de ces processus et de notre troisième objectif, nous avons développé une triple approche mêlant intimement écologie, éthologie et physiologie, afin de répondre à nos principales hypothèses. Cette approche éco-étho-physiologique nous a permis d'appréhender les migrations secondaires à différentes échelles spatiales, temporelles et biologiques.

Par un suivi *in situ* des migrations secondaires, le premier volet vise à caractériser et à quantifier ces dérives sous l'effet du couplage physique-biologie et d'identifier les éventuels éléments déclencheurs en suivant finement l'environnement pendant une saison de recrutement. L'objectif est ainsi d'observer ces processus en milieu naturel, dans un habitat de sédiments grossiers, afin d'avoir une vision la plus holistique possible pour ensuite tester plus précisément nos hypothèses en conditions expérimentales contrôlées.

Le second volet, plus expérimental, porte sur l'étude de l'influence des réponses éco-comportementales des recrues (production de byssus, ouverture des valves, etc…), et sur les notions de fenêtres temporelles de migrations secondaires dans les habitats de sédiments grossiers en régime mégatidal. Nous couplerons ici des mesures de vitesse de chute et des observations comportementales à des données de vitesse de cisaillement acquis in situ sur l'habitat de référence du premier volet.

Enfin, dans le troisième volet nous testerons le poids de l'état physiologique, relatif notamment aux réserves lipidiques, sur les capacités migratoires de recrues de praire, une espèce dominante des sédiments grossiers des mers tempérées, produites en écloserie. Ce dernier volet permettra de tester si des changements qualitatifs et quantitatifs des réserves énergétiques peuvent influencer les réponses des recrues à leur environnement hydrosédimentaire et donc leur potentiel de migration secondaire. Ainsi la synthèse de ces trois volets permettra de mieux appréhender les mécanismes de migrations secondaires des bivalves dans les habitats de sédiments grossiers, d'identifier d'éventuels nouveaux facteurs influençant les processus de migrations actives et d'estimer l'influence de la physiologie sur le potentiel de dispersion post-fixation (Tableau 1).

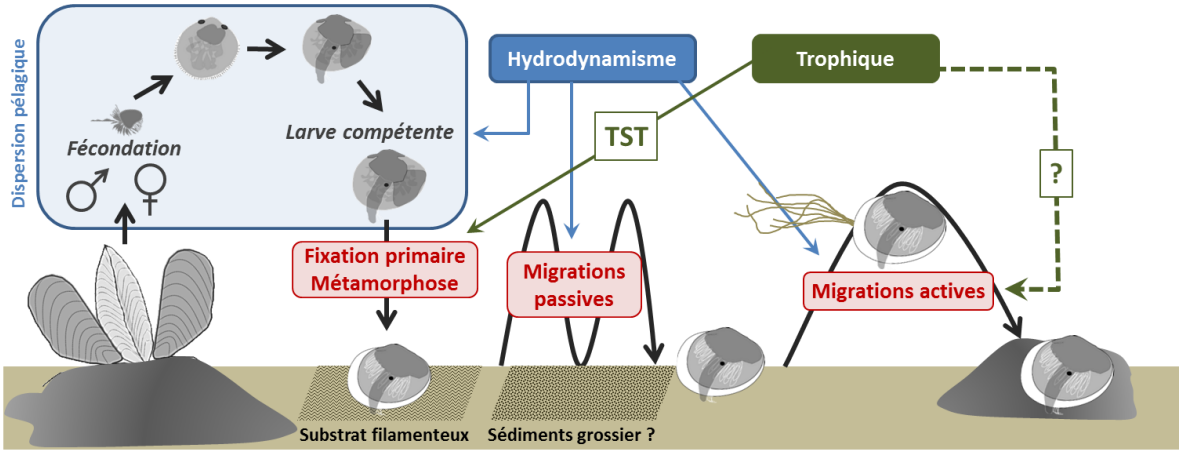


Figure 8 : Cycle de vie de *M. edulis*, quel rôle des habitats de sédiments grossiers et de l'environnement trophique dans les migrations secondaires des bivalves (Modifié de Toupoint (2012))

SITE D'ETUDE

Situé dans le golfe Normand-Breton en Manche occidentale, l'archipel de Chausey est caractérisé par un marnage de près de 14 m, soit un des plus importants au monde (Thurston et Homer, 1990). Composé de près de 350 iles et îlots à marée basse et de plus de 50 à marée haute, l'archipel de Chausey constitue, avec une superficie de plus de 5100 ha, un des plus vastes archipels d'Europe (Figure 9). Le domaine intertidal de l'archipel, particulièrement vaste (1995 ha) inclut près de 1400 ha de substrat meuble et il est fragmenté en de multiples habitats (Godet 2008). Cette dominance de substrats meubles associée à une forte diversité d'habitats fait de Chausey un point chaud de biodiversité en ce qui concerne les bivalves (près d'une centaine d'espèces répertoriées sur Chausey, (Godet 2008)) comportant de nombreuses espèces exploitées. L'activité de pêche à pied professionnelle et de loisir y est particulièrement développée. Les principales espèces exploitées sont la coque *Cerastoderma edule*, la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum* et la praire *Venus verrucosa*. L'archipel possède une haute valeur patrimoniale et il est protégé par des mesures de conservation, celui-ci étant intégré au réseau européen Natura 2000.

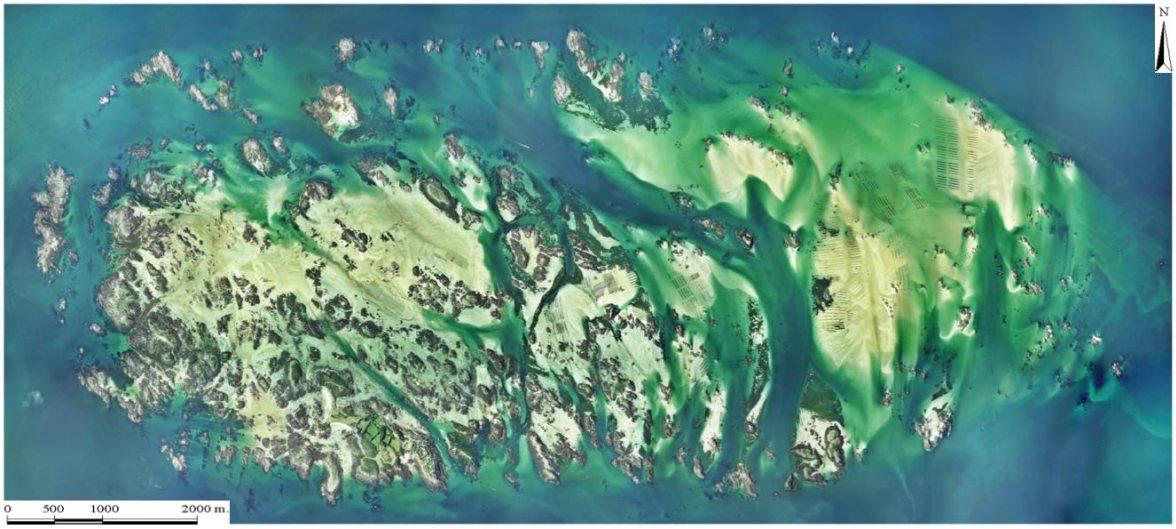


Figure 9 : Mosaïque photographique de l'archipel de Chausey. Mission DIREN/IGN FR 5539/100C 13.08.2002 16h30. Hauteur d'eau : +2.60m SHOM. Réalisation : Jérôme Fournier. Commanditaire : P. Talec (DIREN Basse Normandie)

Au cours des dernières années, des programmes de recherche ont ainsi été développés dans le but ultime de la gestion durable de la ressource halieutique. C'est dans ce contexte qu'a été initié en 2012 le projet DRIVER (Déterminisme du Recrutement de bIValves sous contraintes Environnementales et anthRopiques), suite logique de précédents projets menés sur l'archipel des îles Chausey par l'équipe Resaqua de l'UMR Borea en réponse aux attentes des gestionnaires du site qui souhaitent comprendre et hiérarchiser les fonctionnalités des habitats littoraux en relation avec la dynamique des populations de bivalves à forte valeur patrimoniale et commerciale comme la praire. Granville, dont Chausey est un quartier maritime, est le premier port de pêche coquillé de France et 57 % des captures Françaises de praires proviennent de Normandie (Comité régional des pêches). Les études de dynamiques de populations de praires réalisées ces dernières années sur l'archipel de Chausey ont déjà montré la dominance de deux principales cohortes (Gaillard 2010). Cette structure de population particulière suggère une forte variabilité interannuelle des processus de recrutement dont il convenait de comprendre les causes. Le projet DRIVER était divisé en trois volets, le premier portait sur l'étude de la variabilité du recrutement des bivalves sauvages en fonction des principaux habitats benthiques de

l'archipel de Chausey (Doctorat, Barbier 2016), le second avait pour objectif d'évaluer l'impact de la pêche à pied au râteau et de la mytiliculture sur bouchot sur le recrutement des bivalves (Post-doctorat, Toupoint et al. (2016)) et le troisième et dernier volet correspond finalement au présent projet de doctorat qui a été orienté sur les migrations secondaires après les premiers résultats des volets 1 et 2 qui suggéraient l'importance des processus post-fixations ; notamment ceux liés à la dispersion de jeunes recrues sur les patrons de distributions de bivalves.

Tableau 1 : Méthodologie du projet de doctorat et principaux objectifs

	Chapitre 1	Chapitre 2	Chapitre 3
Triple approche	Ecologie		
		Ethologie	
			Physiologie
Double méthode	In situ / Milieu naturel		
		Expérimental	
Objectif 1	Etudier les migrations secondaires de bivalves dans les habitats de sédiments grossiers		
Objectif 2	Identifier des facteurs environnementaux pouvant contrôler les processus de dispersion secondaire		
Objectif 3			Evaluer la relation entre migrations secondaires et physiologie
Outils	- Pièges à recrues - Caractérisation de l'environnement	- Tube de vitesse de chute - Courantomètres	- Ecloserie/zootechnie - Tube de vitesse de chute - Canal benthique

CHAPITRE 1
L'ENVIRONNEMENT TROPHIQUE CONTROLE LES MIGRATIONS SECONDAIRES DES RECRUES DE BIVALVES DANS UN ECOSYSTEME COTIER EN REGIME MEGA TIDAL

Ce premier article, intitulé « *Trophic cues promote secondary migrations of bivalve recruits in a highly dynamic temperate intertidal system* » fut codirigé par moi-même, les professeurs Réjean Tremblay, Tarik Meziane, Urs Neumeier, et Frédéric Olivier ainsi que mes collègues Pierrick Barbier et Eric Duvieilbourg. Soumise au journal Ecosphere en octobre 2017, la version présentée ici est en cours de révision depuis le 6 février 2018. En tant que premier auteur ma contribution à ce travail fut l'élaboration du plan d'échantillonnage, la réalisation du suivi de terrain, les analyses en laboratoire, le traitement des données et la rédaction finale de l'article. Mr Barbier a également participé à l'élaboration du plan d'échantillonnage, la réalisation du suivi de terrain, les analyses en laboratoire, le traitement des données et à la révision du manuscrit. Les professeurs R. Tremblay, T. Meziane et F. Olivier ont fourni l'idée originale et ont aidé à l'élaboration du plan d'échantillonnage ainsi qu'à la révision de l'article. Le professeur U. Neumeier s'est chargé du traitement des données de courantologie alors que Mr E. Duvieilbourg a géré l'installation et la maintenance des courantomètres durant le projet. Différents éléments de cet article ont été présentés dans plusieurs conférences nationales et internationales : « *Aquatic biodiversity and ecosystem conference* » à Liverpool (UK) en septembre 2015, les colloques annuels du réseau Ressources Aquatiques Québec (RAQ) à Québec (Canada) en novembre 2015 et 2017 ainsi qu'à la conférence de l' « *Association for the Sciences of Limnology and Oceanography* » en mars 2017 à Hawaii (USA).

1.1 RÉSUMÉ

Les dispersions post fixation sont des processus clefs du recrutement des bivalves. Afin d'estimer le rôle des migrations secondaires et d'identifier de potentiels facteurs impliqués dans le déclanchements de celles-ci, nous avons mené, durant une saison, un suivi *in situ* du recrutement des bivalves d'habitats de sédiments grossiers dans l'archipel de Chausey (Normandie, France). La dynamique des recrues remises en suspension a été étudiée grâce à trois types de piège à recrue permettant de différencier les différents modes de transport (charriage, advection dans la colonne d'eau et déposition). Nous avons également caractérisé l'environnement abiotique (conditions hydrologiques et hydrodynamiques) et trophique (composition de la communauté phytoplanctonique, composition en acide gras de la matière organique particulaire et de la matière organique sédimentaire). Cette approche a permis de discriminer les migrations passives (liées à des changement du régime hydrodynamique) des migrations actives (liées au comportement des recrues) Des migrations secondaires ont été observées chez 24 taxons de bivalves, principalement chez des Mytilidaes, des Nuculidaes, des Semelidaes, des Mactridaes et des Lucinidaes mettant en évidence l'importance de ces processus dans les communautés benthiques intertidales en régime mégatidal. De manière surprenante, l'événement massif de migrations secondaires observé à la fin de la saison de recrutement n'était pas synchronisé avec un quelconque changement des conditions hydrodynamiques mais avec un changement de la composition de la communauté phytoplanctonique et plus particulièrement un bloom de nanoeucaryotes. Cette réponse des recrues de bivalves à un signal trophique pélagique ou « déclencheur trophique de migration », pourrait être due au coût énergétique supplémentaire des comportements actifs de migration.

Mots clés :

Migrations secondaires, recrues de bivalves, environnement trophique, dispersion post-fixation, comportement.

1.2 TROPHIC CUES PROMOTE SECONDARY MIGRATIONS OF BIVALVE RECRUITS IN A HIGHLY DYNAMIC TEMPERATE INTERTIDAL SYSTEM

Authors:

Martin Forêt[1,2], Pierrick Barbier[2], Réjean Tremblay[1], Tarik Meziane[2], Urs Neumeier[1], Eric Duvieilbourg[3], Frédéric Olivier[2]

Institutions :

[1] Université du Québec à Rimouski, Institut des Sciences de la Mer, Rimouski, Canada

[2] UMR BOREA CNRS-7208/IRD-207/MNHN/UPMC/UCBN, Paris, France

[3] LEMAR, UMR 6539 UBO/CNRS/IRD/Ifremer – Institut Universitaire Européen de la Mer, Université de Bretagne Occidentale, Plouzané, France

1.3 ABSTRACT

Post-settlement dispersal is a key process in the recruitment of bivalves. To assess the role of such secondary migrations and to identify potential triggers, we conducted an in situ sampling survey on the bivalve assemblages of a coarse-sediment temperate tidal habitat in the Chausey archipelago (Normandy, France) during the summer recruitment period. The dynamics of drifters were studied using three types of settler traps (for bedload, pelagic, and sinking transports), and we monitored both the abiotic (hydrological and hydrodynamic conditions) and trophic (nano- and pico-sized particulate organic matter [POM]; fatty acid composition of POM and sediment organic matter [SOM]) environmental parameters. This approach allows the discrimination of passive migration (due to sediment erosion by tidal currents and waves) from active migration (related to recruit behavior). Secondary migrations were observed for 24 bivalve taxa, and these mainly involved decreasing abundances of Mytilidae, Nuculidae, Semelidae, Mactridae, and Lucinidae individuals on the study site, highlighting the crucial role of these processes in highly dynamic coastal benthic assemblages. Surprisingly, the intense post-settlement dispersal observed at the end of the recruitment season was not synchronized with periods of high hydrodynamic stress but to a change in the structure of phytoplanktonic assemblages, particularly the nanoeukariotic component. Such a response by bivalve recruits to a pelagic trophic cue—triggering secondary migrations—could result from an increased demand for energy required for active migratory behavior.

Key words:

Secondary migrations, bivalve recruits, trophic environment, post-settlement dispersal, behavior.

1.4 INTRODUCTION

In temperate coastal areas, most benthic marine invertebrates exhibit a bentho-pelagic life cycle with a larval stage dispersing in the water column (Thorson 1950) followed by settlement and metamorphosis into a post-larva in the benthic boundary layer (BBL). Recruitment is usually defined as the colonization of the substratum through the early stages of life, but that term does not correspond to a precise event in the life cycle (Booth and Brosnan 1995). As summarized in Pineda et al. (2009), the recruitment of benthic invertebrates is controlled by larval pool dynamics, larval transport, and settlement and post-settlement processes. Larval and settlement dynamics have been widely studied, and many reviews include descriptions of such processes (Pechenik 2006, Pineda et al. 2010, Thiyagarajan 2010). However, mechanisms explaining the high short-term variability observed in the early phase of benthic life are poorly understood. Post-settlement mechanisms correspond to the terminal phase of recruitment, and they include mortality of early juveniles due to several causes (Hunt and Scheibling 1997), particularly abiotic factors for intertidal species (Jenewein and Gosselin 2013). Another significant factor is the migration of recently metamorphosed post-larvae, also called the secondary migration (Günther 1992a, Olivier and Retière 2006), but this has been little studied in coarse-sediment habitats.

Mortality of post-larvae can be due to predation by shrimp (Beukema and Dekker 2005) or crabs, and this predation may be responsible for nearly 25 % of the decreases in post-larval cockle abundance (Jensen and Jensen 1985). Further predation may directly influence recruitment to varying degrees through the mediation of density-dependent predation (Richards et al. 2002). Abiotic factors, such as heat and desiccation, may also cause mortality of the smallest individuals, leading individuals to escape habitats with suboptimal conditions (Jenewein and Gosselin 2013). Post-settlement survival is strongly dependent on previous pelagic larval experience and involves latent effect mechanisms (Pechenik 1990, 2006), which can, for example, originate from delays in metamorphosis (Bishop et al. 2006b, Martel et al. 2014) or not finding suitable habitat according to the desperate larva theory (Wilson 1953, Knight-Jones 1953, Tremblay et al. 2007). The

combined effects of settlement and post-settlement processes drastically affect the renewal potential of bivalve populations. For example Pedersen et al. (2008) estimated losses of 85 % and 71 % in abundance between the number of larvae and post-larvae and between the number of post-larvae and adults, respectively. Surprisingly, post-settlement losses are often imprecisely attributed only to mortality, thus minimizing the role of secondary migrations in the recruitment process (Armonies 1994b). In fact, net emigration could cause juvenile mortality to be overestimated (Gosselin and Qian 1997).

Secondary migrations have been observed for many bentho-planktonic invertebrate species, including bivalves (Butman 1987), and may strongly modify initial primary settlement patterns (Olivier et al. 1996b, Olivier and Retière 1998, Huxham and Richards 2003). Secondary migrations couple both passive (i.e., related to Benthic Boundary Layer (BBL) flows) and active behavioral processes, like the production/secretion of byssus/mucus or crawling (Sigurdsson et al. 1976, Butman 1987, Caceres Martinez et al. 1994, Olivier et al. 1996a, Nakamura 2013). These mechanisms have been observed in coastal habitats with fine sediment (Beukema and de Vlas 1989, Armonies and Hellwig-Armonies 1992, Günther 1992a, Armonies 1994b, Olivier et al. 1996a, Olivier and Retière 1998, Hiddink et al. 2002) and hard substrates (Hunt and Scheibling 1996, Navarrete et al. 2008, Le Corre et al. 2013), but few studies have focused on the highly dynamic systems of coarse sediments (Hewitt et al. 1997), which are known to be dominated in biomass by bivalve species (Cugier et al. 2010). Some of these studies led to the establishment of different hypothesis describing post-settlement migration processes, such as the theory of primary-secondary settlement (Bayne 1964, Buchanan and Babcock 1997) or the continuous settlement relocation model (Navarrete et al. 2015). These hypothesis have been challenged (McGrath et al. 1988, Caceres Martinez et al. 1994, Lasiak and Barnard 1995), and evidence indicates that mechanisms of post-settlement migrations are strongly dependent on the studied environment and on life history and other traits of the species studied. As proposed by Pilditch et al. (2015), secondary migrations, via exchanges of post-settlers, could dominate connectivity between spatially distinct communities, therefore influencing the maintenance of biodiversity.

The aim of the present work was to examine secondary migrations of bivalves in a coarse-sediment habitat in a highly dynamic tidal environment using fine-scale environmental and trophic characterizations to quantify and understand these processes. We hypothesized that trophic conditions, particularly the quality of food used by settlers, is a major component explaining the post-settlement dispersal behavior of all bivalves in this habitat (greater than 20 bivalve species). The metabolic requirements of the young bivalves depend mainly on lipids accumulated from food (Webb and Chu 1983). Three major fatty acids from microalgae (eicosapentaenoic acid (20:5 n-3), docosahexaenoic acid (22:6 n-3), and arachidonic acids (20:4 n-6)), called essential fatty acids (EFA), modulate the performance and survival of young bivalves via their energetic, structural, and bioactive roles (Langdon and Waldock 1981, Delaunay et al. 1993, Bassim et al. 2015). To our knowledge, the influence of food composition and nutritional quality on secondary migration of bivalves has never been evalueted. To test this hypothesis, we simultaneously monitored i) bivalve secondary migrations dynamics, including bedload transport, resuspension, and advection transport into the water column, and ii) Study area environmentalconditions including abiotic variables (i.e., hydrodynamic stress, temperature, salinity) and pelagic and benthic trophic resources characterized by fatty acid composition and flow cytometry analyses.

1.5 MATERIALS AND METHODS

1.5.1 Study site

The Chausey Archipelago, located in the Normand-Breton Gulf in the western part of the English Channel, is a highly fragmented environment that covers an 4500 ha area including rocky shore and sand flats with a spring tidal range of ~14 m (Godet et al. 2009). Such fragmentation generates highly variable physical conditions at local spatial scales and several soft-bottom benthic habitats with high species richness (Godet et al. 2010). The Chausey tidal flats are mostly the coarse sand *Cerastoderma edule* (cockle) habitat (Godet et al. 2009), particulary in the sound's fishing reserve (48°52'49.8"N 1°49'56.6"W), where we positioned the experimental area (Figure 10) to avoid any disturbances related to recreational activities, such as hand-rake fishing. Within this area, three contiguous experimental plots (20 × 20 m), designated A, B, and C, were delineated at approximately mean neap low water, between 2.9 and 3.5 m above the chart datum.

1.5.2 Recruit traps

To collect recruits migrating by bedload transport on the sediment, drifting in suspension into the water column, or sinking from the water column, we developed benthic, pelagic, and epibenthic traps (Figure 10). Traps were deployed in the field from June to October 2014 for experimental periods that were approximately synchronized with spring tide periods (three-week intervals; 16 June, 26 June, 16 July, 9 August, 26 August, 12 September, and 10 October 2014). Four traps of each type were set in a regular pattern on each of the three experimental plots for a total of 36 traps; the order of trap type was randomly selected and they were separates by a minimum of 5 m (Figure 10). Benthic and epibenthic traps were set for 48 h and pelagic traps for 24 h for each experimental sampling period to limit desiccation and loss of plankton net contents.

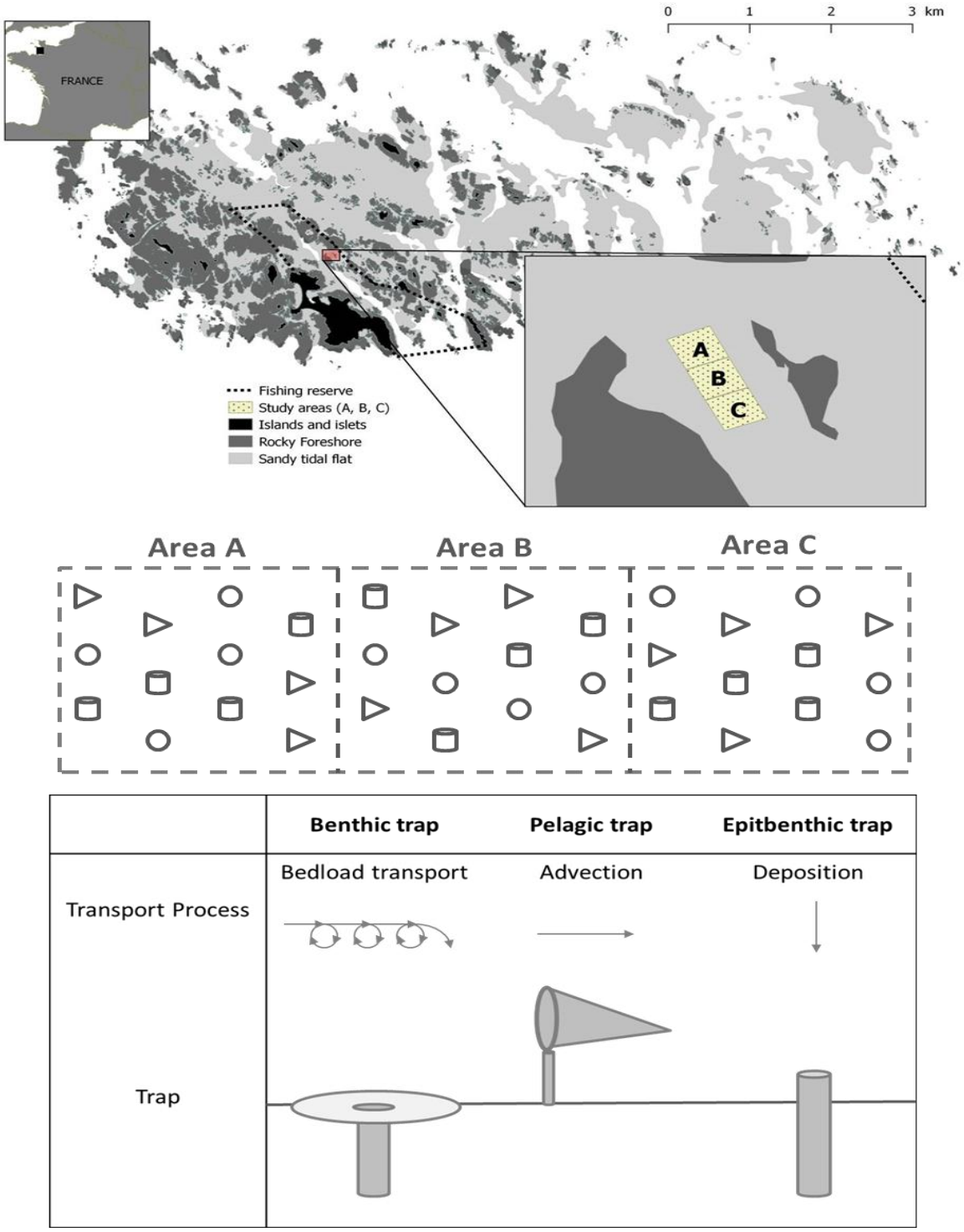


Figure 10: Location and map of the study area on the Chausey archipelago showing the study area and the three experimental plots. Middle: position of recruit traps (triangles = pelagic traps, circles = benthic traps and cylinders = epibenthic trap). Traps were placed in a regular pattern, but the order of trap type was randomly chosen. Bottom: diagram of recruit trap designs and associated transport types.

Within the BBL, benthic traps collect recruits that are moved by bedload transport as well as those sinking or drifting in the water column (Todd et al. 2006). Each trap is made of food grade PVC and includes an outer tube permanently buried into the sediment that contains an inner tube with a circular collar. The collar consists of a circular plate attached to the inlet of the inner tube (internal diameter = 8 cm, total length = 80 cm, 50.3 cm^2 opening area) to avoid sediment scouring at the opening. The resulting length/opening ratio of 10 prevents any bivalve resuspension from the tube (Butman 1987, 1990, Armonies 1994b). Outer tubes were deployed one month before the start of the experiment to avoid potential BBL disturbances related to their placement. To quantify sinking recruits from the water column to the sediment, epibenthic traps were used. These protruded 15 cm from the sediment surface and are similar to the benthic traps but with no collar on the inner tube. Pelagic traps, which collect only recruits drifting into the water column (advection transport), are similar to those used by Günther (1992) and Armonies (1994) on tidal flat of the Wadden Sea. Briefly, the plankton net has a 20 cm diameter circular opening (314.1 cm^2 opening area) rotating freely on one axis and positioned 30 cm above the bottom. The 250 µm square mesh size of the net ensures that all bivalve post-larvae whose size at metamorphosis is on average 300 µm are sampled (Bayne 1971). After 48 h or 24 h of operation, depending on trap type, trap contents were fixed in 4 % buffered formalin until laboratory analysis.

1.5.3 Bivalve recruitment dynamics

Bivalve meiofauna recruitment dynamics were monitored from June to October 2014 during each of the experimental sessions by the random sampling of eight sediment cores (5.4 cm diameter × 1 cm depth; 0.018 m^2 total surface area) within each of the experimental plots. The resulting material was sieved on 200 µm and 1000 µm square meshes to keep only the meiobenthic fraction (between 200 and 1000 µm) and fixed in 4 % buffered formalin before further processing.

1.5.4 Monitoring of environmental parameters

One YSI 6920 V2 multiparameter probe (YSI Inc., Yellow Springs, OH, USA) was deployed from May to October 2014 next to the three experimental plots at 10 cm above the seabed. This probe recorded sea temperature (°C), salinity, chlorophyll *a* concentration estimated by fluorescence ($\mu g.l^{-1}$), turbidity (NTU), and pressure for water level every 5 minutes. Due to instrument maintenance, data were not acquired between 1 and 8 August. Sediment temperature at 2 cm in the sediment was simultaneously recorded using one HOBO® Pro v2 data logger (Onset Corp., Bourne, MA, USA) per experimental plot.

Sediment grain-size distribution was determined before, during, and at the end of the season (13 May, 29 July, and 10 October 2014). Sediment samples were desalted and dried before being sieved through a sieve column (25 sieves log-spaced between 0.063 and 4 mm), and mass was determined for each fraction. Median grain size was computed with Gradistat (Blott and Pye 2001).

1.5.5 Hydrodynamic parameters

Currents were measured near the seabed with an ADV current meter (Nortek Vector) (128 s bursts at 8 Hz every 30 minutes). The ADV measured 2.6 cm^3 between 0.16 and 0.20 m above the seabed, depending on seabed elevation changes during the deployment. Waves were measured with an AWAC-AST 1 MHz (Nortek), which was looking upward from the seabed; wave bursts were recorded for 8.5 min every 30 min. The AWAC also measured current profiles every 10 minutes in 0.5 m cells with the first cell centered at 1.25 m above the seabed. Sediment transport rates ($kg.m^{-1}.s^{-1}$) and combined current-wave bed shear stresses ($N.m^{-2}$) were computed with the program Sedtrans05 using the Van Rijn method (Neumeier et al. 2008). The following parameters were used for the computation: current from the ADV (mean of each burst), waves from the AWAC-AST, salinity and temperature from the YSI multiparameter logger, and a median grain size of 0.353 mm (median of nine sediment samples). The bedform prediction by Sedtrans05 for once step was used as initial value for the next time-step.

1.5.6 Trophic environment

Four replicates of four liters of surface water were sampled 2 h after low tide at about 200 m from the study site (48°52'51.5"N 1°50'09.8"W) during each sampling period for fatty acid composition determination and for flow cytometry analyses. Water was pre-filtered through a 20 µm mesh to focus on nano- and pico-sized particulate organic matter (Moynihan et al. 2016), which are preferentially retained by early bivalve recruits (Raby et al. 1997). Samples were then filtered onto precombusted GF/F 47 mm microfiber filters (Whatman®) that were stored at -80°C until fatty acid analyses. Samples of 4.5 ml prefiltered seawater were fixed with glutaraldehyde (Sigma-Aldrich G5882) at a final concentration of 0.1 %. The samples were frozen and stored at -40°C until flow cytometry analysis.

For each of the seven sampling periods, four sediment cores (5.4 cm diameter × 1 cm depth; 0.018m² total surface area) were collected at low tide then stored individually in a Petri dish and frozen at -80°C until fatty acid composition analysis in order to quantify benthic trophic environment.

1.5.7 Laboratory procedures

To extract benthic recruits, we used the elutriation methods modified from Burgess (2001) on material originating from sediment cores and benthic traps (Toupoint et al. 2016). Briefly, sediment was mixed with a ludox® solution (HS-40) in a vial placed on a vortex for 5 min. The organic matter, including the meiofauna, was separated from the sediment by density difference. The supernatant, which contains the meiofauna, was then rinsed with pure water onto a 200 µm sieve. Bivalve recruits were sorted and identified to the lowest taxonomic level under a dissecting microscope, and only settled metamorphosed individuals were considered as recruits. For this study, post-larvae were considered as settled metamorphosed individuals, characterized by well-visible dissoconch shell and/or gills.

Flow cytometry samples (4.5 ml of prefiltered seawater fixed with glutaraldehyde) were analyzed by using an Epic Altra flow cytometer (Beckman Coulter) and v1.2b Expo32 software (Beckman Coulter). Two planktonic communities were determined according to their autofluorescent properties using a 488 nm laser (blue): eukaryotes and cyanobacteria, which fluoresce at 690 nm (red) with chlorophyll and 570 nm (orange) with phycoerythrin, respectively. Plastic microbeads were added to each sample (1 and 2 µm microspheres, plain YG Fluoresbrite, Polysciences) to distinguish size classes in each group: pico- (0.2–2 µm) and nano- (2–20 µm) plankton (Tremblay et al. 2009).

Lipids associated with sediment and water-column samples were extracted according to the modified Bligh and Dyer (1959) methods (Meziane et al. 2006). The detailed analysis method is described in Moynihan et al. (2016). Fatty acid methyl esters were quantified by gas chromatography analysis (Varian 3800) using a flame ionization detector. Fatty acid identification was performed using coupled gas chromatography mass spectrometry (Varian 450-GC; Varian 220-MS) and comparison of gas chromatography retention times with those of standards (SupelcoVR). An internal standard (23:0) was used to determine the proportion of each fatty acid. The proportion of essential fatty acids (EFA) is used as an indicator of the nutritional quality of pelagic (POM) and benthic trophic resources (SOM).

1.5.8 Statistical analyses

For each of the dominant taxa of bivalve recruits, turnover (d^{-1}) was calculated as the ratio between the number of organisms collected per surface area of the sediment trap opening for one day ($Nb.m^{-2}.d^{-1}$) and the recruit density on the sediment ($Nb.m^{-2}$) for the same period, as described in Armonies (1994b). Temporal variations in benthic and pelagic turnover were tested using repeated measures ANOVA followed by Tukey’s HSD post-hoc test once assumptions of homoscedasticity and normality had been verified with Levene and Shapiro–Wilk tests, respectively.

Environmental variables exhibiting relevant temporal variations were selected to perform linear regression analyses. These variables serve thus as proxies for four major classes of environmental parameters: the plankton assemblage structure (picoeukaryotes, nanoeukaryotes, and bacteria concentrations), the quantity and quality of the food resource (essential fatty acid [EFA] content of POM and sediment, chlorophyll *a* concentration), the abiotic environment (water temperature, turbidity, and suspended matter concentration), and the hydrodynamic stress (sedimentary transport). As expected for an off-shore archipelago with no freshwater input, salinity was found to be stable throughout the season and was therefore not used in multiple regression analyses. Several proxies were tested during preliminary analyses, and these 10 variables were selected for their relevance as environmental proxies. Moreover, since multiple regression analyses are sensitive to the correlations between the explanatory variables, particular attention was paid during the choice of these variables to limit collinearity phenomena (Annexe II). A stepwise regression model was computed to reveal variables that best explain variations in migration turnover. Linear regression analyses were performed on trap turnover for dominant species that showed significant variations of turnover migration according to repeated measures ANOVA analysis. These analyses were carried out with Minitab® v16.2.1 (Minitab Inc., www.minitab.com).

1.6 RESULTS

1.6.1 Bivalve recruit migrations

No bivalve recruits were found in the epibenthic traps for either of the experimental periods sampled (17 June and 27 August). Valanko et al. (2010) also noted that the abundance of sinking bivalve recruits is negligible compared to those of bedload and advection transports (e.g., benthic and pelagic traps). Because abundances of sinking recruits were negligible in our experiment, we do not present the results here.

Recruits of 30 bivalve taxa were identified during this survey and 5 dominant taxa (Figure 11) accounted for 74 % of the total abundances; these included Mytilidae spp.

(*Mytilus edulis* (Linnaeus, 1758), *M. galloprovincialis* (Lamarck, 1819), and their hybrids), *Abra tenuis* (Montagu, 1803), Mactridae spp., Nuculidae spp., and *Loripes orbiculatis* (Poli, 1791). The identification of young bivalve recruits based only on taxonomic criteria does not systematically allow identification to the species level. However, based on various macrobenthos inventories made on the Chausey Archipelago (Godet et al. 2010), we strongly suspect that Nuculidae spp. are dominated by *Nucula nucleus* (Linnaeus, 1758) and Mactridae spp. by *Spisula ovalis* (J. Sowerby, 1817). During the first part of the recruitment season, meiofauna recruit assemblages were dominated by Mytilidae spp., with a maximum abundance of 437 ± 109 ind.m^{-2}; this represented 50 % of the total bivalve recruit abundance in the sediment in June. After mid-August, Mactridae spp. dominated bivalve recruit assemblages, with a maximum recruit abundance of 600 ± 114 ind.m^{-2} during September, which represents half of the total number of bivalve recruits. Density of meiofaunic recruits and migration turnovers did not differ significantly among the experimental zones (Table 2, Table 3), attesting that studied processes affected the whole habitat.

Table 2: Results of the repeated measures ANOVA performed on meiofauna recruit abundance. Significant differences ($P < 0.05$) are indicated in bold.

			df	MS	F	p
Meiofauna recruits	Mytilidae spp.	Date	6	51641	3.60	**0.028**
		Zone	2	48095	3.36	0.070
		Error	12	14333		
	A. tenuis	Date	6	14375	9.81	**<0.001**
		Zone	2	141	0.1	0.908
		Error	12	1466		
	Mactridae spp.	Date	6	186905	18.91	**<0.001**
		Zone	2	13624	1.38	0.289
		Error	12	9884		
	Nuculidae spp.	Date	6	4524	1.42	0.283
		Zone	2	3342	1.05	0.379
		Error	12	3177		
	L. orbiculatus	Date	6	4918	1.82	0.210
		Zone	2	1277	0.44	0.657
		Error	12	2932		

The meiobenthic abundance of Mytilidae spp. Show a significant temporal variability (Figure 11), the minimum number of recruits (109 ± 32 ind.m^{-2}) was observed in October (Table 2). This low value occurred along with significant increases in benthic ($p < 0.001$) and pelagic ($p < 0.001$) migration turnovers, respectively, i.e., by 2.8- and 4.6-fold between September and October (Table 3, Figure 11).

Table 3: Results of the repeated measures ANOVA (A) benthic turnover, and (B) pelagic turnover. Significant differences (*P*<0.05) are indicated in bold.

			df	MS	F	p
A. Benthic turnover	Mytilidae spp.	Date	6	15.750	248.52	**<0.001**
		Zone	2	0.094	1.49	0.265
		Error	12	0.063		
	A. tenuis	Date	5	3.48	0.68	0.651
		Zone	2	8.187	1.59	0.251
		Error	10	5.147		
	Mactridae spp.	Date	6	4.950	6.82	**0.002**
		Zone	2	1.386	1.91	0.190
		Error	12	0.725		
	Nuculidae spp.	Date	6	1.186	4.32	**0.015**
		Zone	2	0.283	1.03	0.386
		Error	12	0.274		
	L. orbiculatus	Date	6	95.54	30.79	**<0.001**
		Zone	2	2.984	0.96	0.412
		Error	12	3.123		
B. Pelagic turnover	Mytilidae spp.	Date	6	0.672	27.62	**<0.001**
		Zone	2	0.005	0.20	0.825
		Error	12	0.024		
	A. tenuis	Date	5	0.043	3.57	**0.041**
		Zone	2	0.011	1.00	0.402
		Error	10	0.011		
	Mactridae spp.	Date	6	0.009	4.00	**0.020**
		Zone	2	0.002	1.00	0.397
		Error	12	0.002		
	Nuculidae spp.	Date	6	0.406	6.20	**0.004**
		Zone	2	0.184	2.81	0.100
		Error	12	0.065		
	L. orbiculatus	Date	5	0.005	1.00	0.465
		Zone	2	0.005	1.00	0.402
		Error	10	0.005		

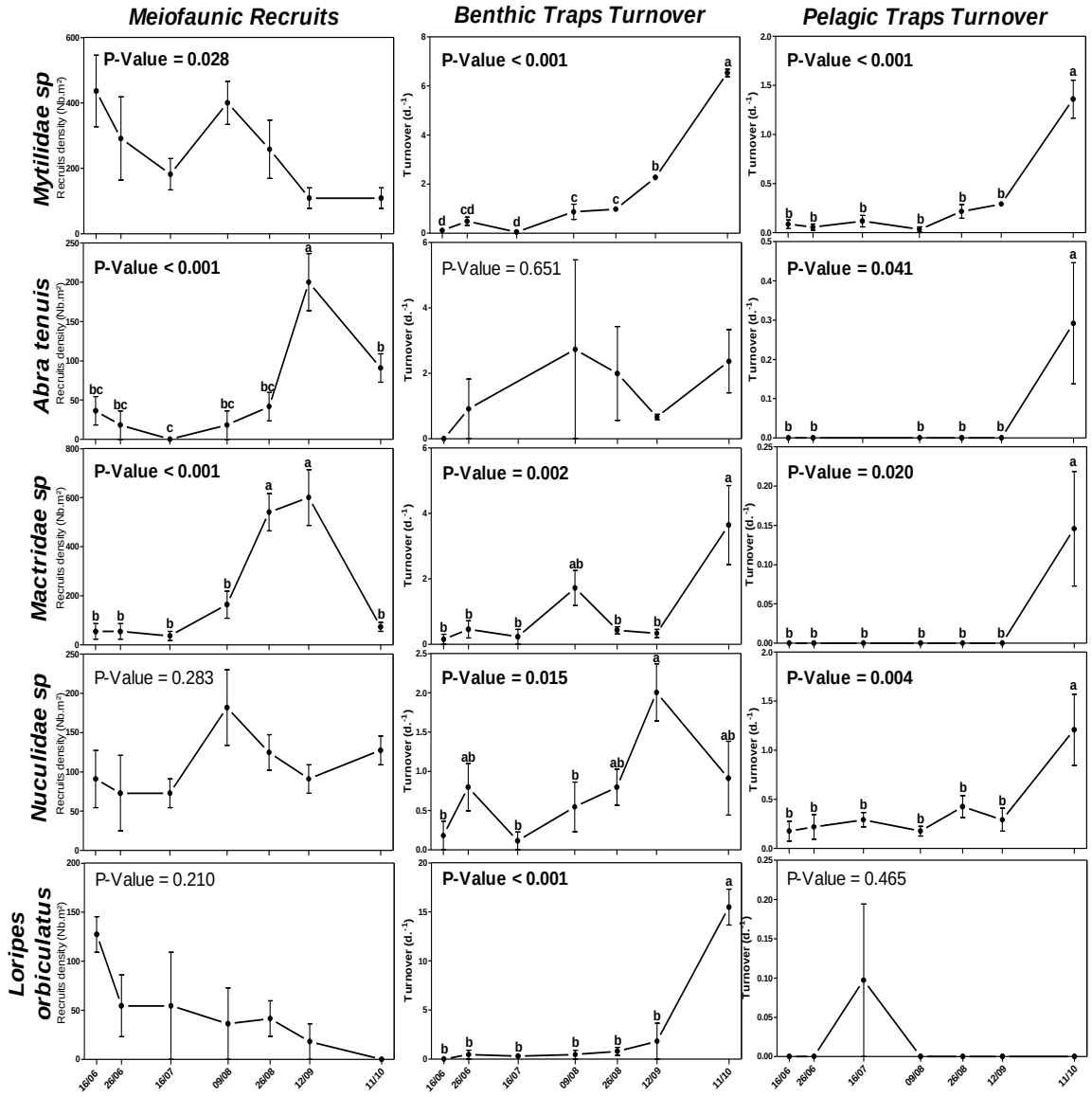


Figure 11: Secondary migrations of benthic bivalve recruits for the five dominant taxa over the sampling period (June to October 2014). Meiofauna recruit abundances are presented in the left panels, benthic turnover in the middle panels, and pelagic turnover in the right panels. Lines are mean ± SE; letters indicate significant temporal differences ($P \leq 0.1$).

The abundance of *A. tenuis* in the meiofauna showed significant temporal variation (Tableau 1), with a mean value passing from 41 ± 18 ind.m² in late August to 200 ± 36 ind.m^{-2} in September ($p < 0.001$), then a decrease of 55 % in October (Figure 11). The benthic turnover did not vary significantly for this species (Table 3), with an average value of 1.44 d^{-1}. Pelagic turnover showed significant temporal variation (Table 3), with high values in October (Figure 11). However, as also observed in *L. orbiculatis* and Mactridae spp., the pelagic turnover values were negligible (less than 10 % of benthic turnover).

As for *A. tenuis*, the meiobenthic abundance of Mactridae spp. increased significantly in late August and September (Figure 11), reaching 600 ± 114 ind.m^{-2} ($p < 0.001$), then decreased strongly (by 88 %). Again, this corresponded to a significant increase in benthic turnover, which grew by 11-fold (from 0.3 d^{-1} to 3.6 d^{-1}) between September and October (Figure 11, Table 3).

An average abundance of 109 ± 39 ind.m^{-2} of meiobenthic recruits of Nuculidae spp. was measured during the entire monitoring season (Figure 11), with a higher but non significant peak in August (188 ± 48 ind.m²) (Table 2). Benthic turnover showed significant temporal variations, with a maximum of 2.0 d^{-1} in September, while pelagic turnover significantly increased at the end of the season ($p = 0.004$), when the turnover value is multiplied by four to 1.2 d^{-1} (Table 3).

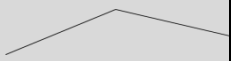
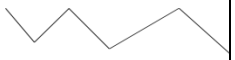
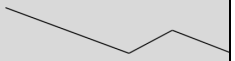
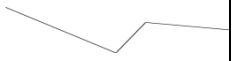
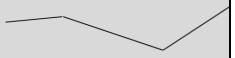
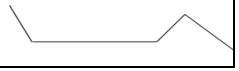
The meiofaunal abundance of *L. orbiculatus* (maximum 127 ± 18 ind.m²) showed no significant temporal variation (Table 2), although there was a gradual decrease through the season with no individuals collected in October samples (Figure 11). Benthic turnovers were lower than 2.0 d^{-1} until September and increased significantly (by 8.5 times; $p < 0.001$) in October (Figure 11). This turnover is probably underestimated since September recruit abundance was used to calculate trap turnover instead of the null abundance of *L. orbiculatus* on the sediment in October.

1.6.2 Environmental Data

The tidal currents were mainly directed to the northwest during both the flood and ebb tides since the Sound's channel is oriented along this axis. Currents were toward southeast only when the water level is less than 3 m above the experimental area. Current were fastest at high water and during spring tides. At the ADV's position (0.16–0.20 m above the seabed), the highest measured velocity was 0.46 $m.s^{-1}$, with high-water peak velocities averaging 0.35 $m.s^{-1}$ during spring tides and 0.25 $m.s^{-1}$ during neap tides. Currents are faster higher up in the water column, with surface velocities exceeding 0.70 $m.s^{-1}$. Wave heights measured during the recruitment period were moderate, with a maximum wave height value (H_{m0}) of 0.50 m; 99 % of measured H_{m0} were less than 0.27 m and H_{m0} was less than 0.10 m 90 % of the time. Wave height was strongly modulated by the tidal cycles because of the dissipation of wave energy in shallow water and the largest fetch at high tide, especially during spring tide periods. Waves were almost negligible during shallow-water periods, and no data were available for 12 % of the deployment because the AWAC emerged during spring low tides. The study habitat is thus a zone that is weakly impacted by the swell, and hydrodynamic stress is mostly controlled by tidal currents (Annexe I).

Ten environmental variables were selected as proxies of environmental conditions (Table 4) to be used as explanatory variables of secondary migrations. Sea temperature, suspended matter, and turbidity are considered as proxies of physical environmental conditions. Sediment transport rate is related to hydrodynamic conditions in the BBL during the monitoring. We selected six variables to quantitatively and qualitatively characterize the trophic environment, including several components of the planktonic assemblages (bacterial, nano-, and picoeukaryote concentrations), proportion of essential fatty acids of both benthic (SOM) and pelagic (POM), and chlorophyll *a* concentration in the water column.

Table 4: Dynamics of environmental variables. For each variable, the type of sampling (continuous recording or periodic sampling), description of the indicator, data unit, mean, standard deviation, and minimum/maximum value measured during the monitoring are indicated. Tendency indicates global data variations.(POM: Particulate Organic Matter, EFA: Essential Fatty Acid)

	Variable	Type and sampling rate	Description of the indicator	Unit	Mean	Standard deviation	Min	Max	Tendency
Environmental data	Temperature	Continuous	Mean (2 days of data)	°C	18.3	± 1.1	16.3	19.9	
	Suspended Matter	Each sample period (n=7)	Mean (n=4)	$mg.l^{-1}$	4.4	± 2.2	2.1	8.3	
	Turbidity	Continuous	Mean (2 days of data)	NTU	1.2	± 0.4	0.8	2.1	
Hydrodynamic conditions	Sediment transport	Continuous	Mean (2 days of data)	$g.m^{-2}.s^{-1}$	2.5	± 1.2	1.1	4.3	
Trophic environment	Picoeukaryotes	Each sample period (n=7)	Mean (n=4)	$nb.ml^{-1}$	15078	± 4309	9964	20201	
	Nanoeukaryotes	Each sample period (n=7)	Mean (n=4)	$nb.ml^{-1}$	4439	± 1028	3307	6264	
	Total bacteria	Each sample period (n=7)	Mean (n=4)	$nb.ml^{-1}$	975262	± 248565	986296	1283848	
	POM EFA	Each sample period (n=7)	Mean (n=4)	%	4.34	± 1.87	0.72	6.82	
	Benthos EFA	Each sample period (n=7)	Mean (n=4)	%	11.70	± 1.07	10.50	13.32	
	Chl *a*	Continuous	Mean (2 days of data)	$\mu g.l^{-1}$	3.54	± 1.34	2.00	5.75	

1.6.3 Environmental trigger of post settlement migrations

Results of multiple regression analyses are presented in Table 5. No significant correlations between the abundance of drifters and sediment transport rate were observed. In contrast, benthic and/or pelagic turnover for four out of five dominant taxa (Mytilidae spp., *L. orbiculatus*, Mactridae spp., and Nuculidae spp.) were strongly positively correlated to the concentration of nanoeukaryotes in the water column (adjusted $R^2 > 0.458$, $P < 0.05$). Benthic and pelagic turnover of Mytilidae spp. were weakly ($P = 0.057$) or significantly ($P = 0.043$) correlated to the nanoeukaryote concentration, respectively. For Mactridae spp. and *L. orbiculatus*, benthic turnovers were both correlated to nanoeukaryote concentrations ($P < 0.05$, adjusted R^2 of 0.543 and 0.539, respectively), whose variance accounts for more around 55 % of that of benthic turnovers. For Nuculidae spp., only pelagic turnover was correlated to nanoeukaryote concentrations (adjusted $R^2 = 0.529$, $P < 0.05$). However, food quality indicators used in this study (EFA and chlorophyll *a* content) showed no significant correlation with the abundance of drifters.

Table 5: Results of the forward stepwise multiple regression analyses performed on benthic and pelagic turnover as response variables and all factors as explanatory variables (n = 10). Alpha to enter = 0.15.

	Taxa	**Factors**	**Regression step**	**Source of variance**	**R^2**	**Adjusted R^2**	***P*-Value**
Benthic turnover	Mytilidae spp.	All (n=10)	1	Nanoeukaryotes	0.548	0.458	0.057
	Mactridae spp.	All (n=10)	1	Nanoeukaryotes	0.620	0.543	**0.036**
	L. orbiculatus	All (n=10)	1	Nanoeukaryotes	0.616	0.539	**0.037**
Pelagic turnover	Mytilidae spp.	All (n=10)	1	Nanoeukaryotes	0.592	0.510	**0.043**
	Nuculidae spp.	All (n=10)	1	Nanoeukaryotes	0.607	0.529	**0.039**

1.7 DISCUSSION

For the first time in a highly dynamic coarse-sediment habitat, we highlighted the major role of secondary migrations that is controlled mainly by trophic factors rather than passive hydrodynamics. We thus validate the hypothesis that bivalve post-settlement migrations depend on the trophic environment and that for several species. However, this trophic trigger does not seem to be related to food quality as estimated by the sum of essential fatty acids and/or chlorophyll *a* content, but mostly to the microalgal composition of the seston. Increases in nanoeukaryote concentrations in the seston stimulated secondary migration behaviors. Thus, the less digestible picoeukaryote species seem not to be an optimal food for young bivalve stages. In oyster larvae (*Crassostrea gigas*), two picoplankton species (*Nannochloris atomus* and *Stichoccocus bacillaris*), with mean cell size of about 2 µm, are easily ingested but poorly digested, resulting in poor larval development (Robert 1998).

The trophic composition changes related to an increase of nanoeukaryote species could be linked to an increase of food quality that was not explained by higher essential fatty acids content, but by an increase in the microalga species that are more easily assimilated by bivalve settlers. Pelagic trophic characteristics associated to the concentration of nanoeukaryotes in the water column and secondary migration dynamics were closely related and independent of hydrodynamic variations. We therefore propose the concept of a "trophic migration trigger" that is analogous to the “trophic settlement trigger” introduced by Toupoint et al. (2012) for larvae and validated through laboratory experiments by Jolivet et al. (2016): the settlement and recruitment success of *M. edulis* is promoted by a good quality of the trophic resource in accordance with the match/mismatch theory of Cushing (1990).

Recruitment success of marine invertebrates relies on the synchronization between larval development and food availability (Philippart et al. 2003, Bos et al. 2006, Ouellet et al. 2007). Successful metamorphosis and biological performance of juvenile marine invertebrates are strongly related to accumulated energy reserves directly controlled by trophic conditions (Phillips 2002, Wacker and Elert 2002, Phillips 2004, Thiyagarajan et al. 2005, Pechenik 2006). Thus, both the trophic environment and physiological state strongly influence the survival rates and biological performance of young recruits and hence recruitment success (Gosselin and Qian 1997). We hypothesized that active migration behavior, as bysso-pelagic drift, mucus production, and crawling, could constitute a significant energetic cost for recently metamorphosed post-larvae. By producing byssal threads (Sigurdsson et al. 1976) or mucus (Nakamura 2015), post-larvae increase their drag and thus increase their drift, allowing an active control of the dispersal via resuspension even under low current conditions (Lundquist et al. 2004). To our knowledge, the energy costs of these behaviors have never been assessed. If drifting threads differ by their single filament structure, they are similar in diameter and structure to attachment threads (Lane et al. 1985, Gosling 2015) and are secreted by a specific gland that disappears during ontogeny. The energy expenditure of byssal-thread secretion should be similar to that already estimated for attachment byssal threads, which represents up to 15 % of the total energy budget of bivalve adults (Griffiths and King 1979, Hawkins and Bayne 1985). With regards to this expected energy cost, the induction of active behavior leading to post-settlement migrations should directly relate to the pelagic trophic environment. Nanoeukaryotes can constitute more than 75 % of the bivalve diet, as demonstrated by Lindeque et al. (2014) in the western English Channel. Sonier et al. (2016) also observed retention rates for nanoeukaryotes of up to 60 %, and Strohmeier et al. (2012) calculated retention rates up to 90 % for particles with a mean size of 20 μm. In addition, the ratio of eicosapentaenoic acid (EPA) and docosahexaenoic acid (DHA), two essential fatty acids, is an indicator of the relative amount of diatoms and dinoflagellates in the water column (Nelson et al. 2001, Phleger et al. 2002). This ratio remained stable throughout the experimental period (June through October) (1.8 ± 0.4), including the time of the major secondary migration event. Thus it can be concluded that only a variation in the amount of

nanoplankton in the water column and the group of microalgae will induce migration mechanisms. All these studies show the ability for bivalves to assimilate nanoeukaryotes at the post-larval/juvenile stageand to use these as fuel for energy-consuming drifting. Recruits thus should migrate when their main food sources are dominant in the environment to limit the energetic risk associated with this behavior.

1.7.1 Massive migration event

The dominant species associated with the coarse-sediment habitats are able to disperse mostly through bedload transport at the post-larval stage, i.e., mussels (Mytilidae spp.), surf clam (Mactridae spp.), nut clam (Nuculidae spp.), and *Loripes orbiculatus*. They show massive migrations during autumn, as attested by the huge increases in benthic and, to a lesser extent, pelagic turnovers, and can thus be considered as migratory species. The maximum turnover values observed here (15.5 day^{-1} or 108.5 $week^{-1}$) are up to 10 times greater than those assessed by Armonies (1994b) in the fine-mud tidal flats of the Wadden Sea (11 $week^{-1}$). Although it is difficult to compare benthic and pelagic turnover data due to the differences in trap efficiencies, only Mytilidae spp. and Nuculidae spp. exhibited high pelagic turnover ratios compared to the other dominant species collected. The benthic turnover values were much higher than pelagic values, suggesting that migrations mainly resulted from bedload transport, with the exception of Mytilidae spp. and Nuculidae spp., which likely also use saltation and resuspension migration strategies.

The massive autumnal migration coincides with a drastic decrease in recruit abundance in the sediment, which could originate from three sources: cohort growth, mortality, and/or emigration. The five dominant migratory species are not associated with the studied habitat (*Cerastoderma edule* coarse sands) and are not found in the macrofaunal assemblages at this site (Godet et al. 2010, Toupoint et al. 2016). We can therefore exclude cohort growth as a potential source of the observed meiobenthic abundance decrease, and we thus considered only mortality and migration. In the same habitat, Toupoint et al. (2016) showed great differences in spatio-temporal patterns of meio- and macrofaunal fractions for several taxa by comparing control areas with those disturbed by recreational hand-rake fishing. These authors suggested large recolonization events on disturbed areas through secondary migrations. In addition, because local dispersal is probably more important than mortality to explain spatial and temporal patterns in bivalve abundance (Norkko et al. 2001), we suggest that most decreases in recruit abundance observed on the seabed should result from emigration out of the study habitat that is not compensated by the new recruit settlement rather than from mortality. Furthermore, 75 % of the bivalve species collected in this habitat, representing more than 95 % of the total benthic recruit, were migrating either by bedload or pelagic transport during the recruitment period, attesting to the almost universal nature of secondary migrations for bivalves belonging to coarse sediment habitats and their crucial impact on recruitment dynamics.

Adult-recruits interactions can greatly influence local recruitment as shown by Thrush et al. (2000) on the intertidal bivalve *Macomona liliana* due to increased mortality and/or secondary migrations and by Olivier et al. (1996a). Although macrobenthic assemblages associated to our studied site were not characterized during this study, Godet (2008) described finely the associated intertidal *Cerastoderma edule* coarse sands found on the Chausey Archipelago. Such low diversified assemblage (Species Richness = 27, Shannon index = 1.4) is dominated, in term of abundance, by polychaete species mainly belonging to the Cirratulidae family (*Caulleriella* sp. and *Cirriformia tentaculata*, ≈ 2000 ind.m^{-2}) and by oligochaetes (≈ 1000 ind.m^{-2}) whereas abundances of the dominating bivalve species *C. edule* were low at ≈ 10 ind.m^{-2}. As dominant migratory taxa belong to

either low (*G. glycymeris* coarse sands) or high (*Abra tenuis* muddy fine sands) intertidal areas, we exclude the impact of intraspecific competition on migration dynamics but consider that interspecific adult-recruits interactions could occur. Flach (1992) and Volkenborn and Reise (2007) clearly have emphasized that bioturbating engineer species such as the lugworm *Arenicola marina* destabilize the sediment with subsequent negatively impacts on the recruits' abundances, so we cannot exclude potential influence of the deposit-feeding Cirratulids or oligochaetes on recruits' migrations. However, due to the very low abundances of large species as *A. marina* and *C. edule* on this habitat as well as the suddenness of the secondary migration event observed here, we consider that post-settlement migrations should not be primarily attributable to interspecific interactions but to pelagic trophic influence.

1.7.2 Active post-settlement migrations

Because megatidal conditions generate strong tidal currents, we expected a major role of BBL flows in secondary bivalve migrations. As already emphasized by Bouma et al. (2001) on exposed tidal flats, the initial patterns of recruitment as well as the resuspension of recruits are strongly influenced by the hydrodynamic stress. The number of drifters is related to shear stress kinetics, proving the importance of passive migration processes in such environments (Emerson and Grant 1991, Turner et al. 1997, Olivier and Retière 1998). Because coarser sediments have a higher shear stress level, due to wave exposures and/or to tidal currents, we also expected a greater dominant role of passive vs. active (due to behavior) migrations. Surprisingly, our work shows a strong decoupling between the dynamics of bivalve post-settlement dispersal and those of sediment transport. Commito et al. (1995) and Turner et al. (1997) also observed a weak correlation between passive sediment transport and *Maconoma liliana* dispersal, with higher numbers of migrating recruits than expected according to hydrodynamic stress. According to Norkko et al. (2001), such field results could result from some particular behavior allowing the bivalve recruits to control their own dispersal in a coarse sediment habitat. However, there is a shear stress threshold above which any behavior has no effect on the control of the

migration, especially during windy periods or storms, when all the surficial sediment can be eroded (Emerson and Grant 1991, Hunt and Scheibling 1996). Although swell is the dominant factor in the morphodynamic evolution of soft intertidal sediment areas (Le Hir et al. 2007), our study site was quite protected from waves, and that could explain why passive migration is quite limited.

1.7.3 Ecological roles of active secondary migrations

According to Godet et al. (2009), the dominant migratory species in our study originate from areas other than the local *C. edule* habitat. In the Chausey islands, mytilids colonize the rocky shores, and sandy mussel beds are rare and restricted to mussel farming zones in the eastern part of the archipelago (Godet et al. 2009). *Nucula nucleus* and *Spisula ovalis* are associated with coarse and heterogeneous sediments of the lower intertidal and shallow subtidal zones (Bensettiti et al. 2004, Godet et al. 2009, 2010). *Loripes orbiculatus* is a typical inhabitant of fine sands colonized by *Zostera marina* seagrass located in the low intertidal and the shallow subtidal zone of the Chausey islands (Bensettiti et al. 2004, Godet et al. 2008). Considering the high rates of benthic turnover observed *in situ*, we hypothesize that after an initial settlement in the *C. edule* habitat, all these migratory species undergo massive secondary dispersal during autumn to return to habitats preferred by adult populations. Validation of this hypothesis would require the simultaneous monitoring of secondary settlement during autumn on the adult habitats. The coarse sediments of the *C. edule* beds should thus constitute a primary settlement habitat, validating the hypothesis of primary-secondary settlement developed by Bayne (1964): mussel larvae initially settle on filamentous substrates and post-larvae would reach the adult mussel beds of the rocky shores by bysso-pelagic drifting. However, we broaden the original hypothesis to include mytilids on soft-bottom habitats as suitable areas for the primary mussel settlement. Settlement on the soft substrat rather than on filamentous or rocky substrate must then represent a significant fitness gain for recruits to justify the cost of active secondary migration and the risk of not finding rocky substrate at the time of secondary settlement. Several advantages can be proposed to explain this primary colonization of soft-bottoms by

hard-bottom species that are associated with the possibility of burial into the sediment, decreasing the predation risk (Ens et al. 1996, Griffiths and Richardson 2006), and the occurrence of natural biofilms than can act as settlement cues (Bao et al. 2007, Hadfield 2011b) or as a source of food (Yeager et al. 1994). Even if secondary settlement on hard substrates was not studied here, the nearby presence of mussel beds (Godet 2008, Fournier et al. 2012) might indicate that mussel post-larvae originating from soft tidal sediments can sustain local mussel populations through secondary dispersal.

Spisula spp. and *Nucula nucleus*, which normally inhabit the lower tidal and subtidal areas, colonize a much shallower habitat at the larval stage. Mechanisms for the seasonal dispersal of *Macoma balthica*, especially autumnal and winter migrations, have been well known for three decades (Beukema and de Vlas 1989, Gunther 1991), with the primary settled post-larvae migrating from their nursery zone in shallow levels of the low intertidal flats. According to Beukema and Vlas (1989), various factors could explain such secondary settlement on the lower zone, including lower growth rates associated with shorter filtration times and immersion stress, higher rates of parasite infection at the upper end of the foreshore, and lower survival at higher levels. Desiccation and heat may also induce recruits to migrate to the lower intertidal zone (Jenewein and Gosselin 2013). Conversely, areas of higher bathymetric levels could constitute preferred primary settlement zones due to lower densities of predators (Reise 1985) and to more suitable hydrodynamic conditions. Larvae would thus initially settle preferentially in calm high tidal flats and redistribute through secondary migrations to more dynamic zones in deeper habitats (Dobretsov and Wahl 2008).

Migrating patterns observed in *A. tenuis* contrast with previously described species: the moderate and highly variable benthic turnovers (1.5 d^{-1}) suggest more diffuse and non-oriented transport processes. In fact, this species is aplanic—it has direct development, i.e., a very short or absent primary pelagic dispersal phase (Holmes et al. 2004)—and colonizes high muddy tidal flats located at the interface with the *C. edule* habitat. Resuspension mechanisms of *A. tenuis* recruits would therefore not correspond to a secondary migration

but rather to a primary dispersal mechanism to extend the areal distribution. Hence these migrations would not be necessarily oriented or controlled by any trigger.

While passive secondary migrations result from abiotic disturbance, i.e., hydrodynamic stress, especially during sediment erosion conditions, active migrations occur to prevent contact with predators (Frid 1989), desiccation stress (Jenewein and Gosselin 2013), and anthropogenic factors such as the presence of pollutants (Pridmore et al. 1991, 1992) or fishing activity (Toupoint et al. 2016). Post-settlement migrations may also provide ecological strategies with no direct response to a disturbance. As described by the desperate larva hypothesis (Wilson 1952, Knight-Jones 1953, Marshall and Keough 2003, Botello and Krug 2006, Elkin and Marshall 2007), larvae of some species have the ability to delay their metamorphosis by several weeks if conditions are not advantageous to their settlement and may thus re-enter the water column after a first contact with unsuitable substratum. The duration of such a metamorphosis delay is limited by the energy reserves needed for metamorphosis and post-settlement development. According to this hypothesis, after a delay of metamorphosis and an unsuccessful substrate search, a larva can metamorphose and settle on unsuitable substrata to preserve its survival chances during the post-settlement phase. Secondary migrations would then be a way for these larvae recruiting on unsuitable habitats to find more advantageous areas for their further development. This hypothesis contradicts the "member / vagrant" concept proposed by Sinclair (1988), who considers that if larvae are exported outside a system, it constitutes a loss for the indigenous populations. Thus, the viability of a cohort depends mainly on the number of larvae retained within the system (Iles and Sinclair 1982) and not on the trophic environment.

Our work, focusing on secondary migrations in bivalves, strongly suggests a role of soft-bottom nursery habitats for rocky-shore species. Various factors may justify the role of nursery habitat based on seasonal migrations between high and low intertidal zones and on factors such as predation, hydrodynamics, and parasitism (Beukema and Vlas 1989). Moreover, the nature of the substratum of particular habitats, such as filamentous substrata (Eyster and Pechenik 1988, Dobretsov and Wahl 2001) or bacterial biofilms (Satuito et al.

1995, Bao et al. 2007), promotes larval settlement by providing more accessible and adapted food resources for young stages. Microphytobenthos are important food sources for bivalves, particularly for juveniles and in estuarine intertidal mudflats (Sauriau and Kang 2000). The relationship between individual size and filtration rate of the youngest stages would explain the differences observed in balances between the phytoplankton and microphytobenthos diets (Herman et al. 2000), and therefore different habitat preferences that could explain secondary migrations from nursery areas.

Spatial segregation between young recruits and adults could also originate from intraspecific interactions such as competition or cannibalism. For example, ingestion of bivalve larvae by adults significantly reduces pelagic larva abundances (Borsa and Millet 1992, André et al. 1993, Lehane and Davenport 2004). Nursery recruitment areas distant from adult populations could therefore limit intraspecific competition and increase recruitment. Conversely, cannibalism may be an adult strategy to limit competition by controlling the arrival of new recruits and the expansion of the mussel band (Porri et al. 2008).

1.8 CONCLUSION

We highlight here the crucial role of active secondary migrations in coarse-sediment benthic assemblages for several bivalve species. We also show the ability of bivalves to undergo active migrations independently of hydrodynamic stress. We suggest that such migrations result from ontogenic changes in the habitat preference of recruits—switching from initial nursery zones to those of adult populations—and represent a crucial source of connectivity between natural habitats. Moreover, we validated the hypothesis that these active and controlled processes depend on the trophic environment, more specifically on peak abundances of nanoeukaryotes in the water column. Such temporal synchronization between secondary migrations and trophic resource dynamics could originate from energy expenditures associated with active migratory behavior as bysso-pelagic drift.

1.9 ACKNOWLEDGEMENTS

This study is a part of the HEIMa (Habitats, species and marine interactions) action program, integrated within the DRIVER workpackage (Determinism of bivalves recruitment under environmental and anthropic constraints). This research was sustained by the Conservatoire de l'Espace Littoral (CEL) and the Syndicat Mixte des Espaces Littoraux de la Manche (SyMEL), and funded by the Agence de l'Eau Seine Normandie (AESN), the Fondation Total, the Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement (DREAL) de Basse-Normandie and the Conseil de Recherches en Sciences Naturelles et en Génie du Canada (CRSNG). The present experimentation was supported by the Ressources Aquatiques du Québec (RAQ) network. We thank the Centre de Recherche et d'Enseignement sur les Systèmes Côtiers (CRESCO, MNHN, Dinard, France), for all the technical and logistic supports. We address special thanks to the littoral guards Pierre Scolan and Arnaud Guigny and project managers (SyMEL, France) for their help with sampling and to Laure Devine for English revisions. Finally, we thank two anonymous reviewers for their relevant comments that greatly improved the initial manuscript.

CHAPITRE 2
VARIATION TEMPORELLE DU POTENTIEL DE MIGRATIONS SECONDAIRES : CONCEPT DE FENETRE TEMPORELLE CHEZ QUATRE ESPECES DE BIVALVES EXPLOITEES

Ce deuxième article, intitulé « Temporal variation of secondary migrations potential: concept of temporal windows in four commercial bivalve species » fut corédigé par moi-même et les professeurs Réjean Tremblay, Urs Neumeier, et Frédéric Olivier. Soumise au journal « *Aquatic living ressources* » en décembre 2017, la version présentée ici est en cours de révision. En tant que premier auteur ma contribution à ce travail fut la proposition de l'idée originale, l'élaboration du plan d'expérimentation, la réalisation des expériences, le traitement des données et la rédaction finale de l'article. Les professeurs Réjean Tremblay et Frédéric Olivier ont également participé à la proposition de l'idée originale, l'élaboration du plan d'expérimentation, la réalisation des expériences et la révision du manuscrit. Le professeur U. Neumeier s'est chargé du traitement des données de courantologie. Différents éléments de cet article ont été présentés dans plusieurs conférences nationales et internationales : « *Aquatic biodiversity and ecosystem conference* » à Liverpool (UK) en septembre 2015 et le colloque annuel du réseau Ressources Aquatiques Québec (RAQ) à Québec (Canada) en novembre 2015.

2.1 RÉSUMÉ

Le potentiel de dispersion post-fixation de différentes espèces de bivalves exploitées (*Mytilus edulis, Pecten maximus, Venus verrucosa and Ruditapes philippinarum*) a été étudié en mesurant des vitesses de chute de recrues dans un tube de vitesse de cinq mètres de haut. En parallèle, les conditions hydrodynamiques d'un habitat benthique de sédiment grossier dans lequel sont présentes ces espèces ont été caractérisées durant 5 mois. En couplant ces données, nous proposons, pour la première fois, une estimation des fenêtres temporelles de migrations pour ces quatre espèces. Ces recherches ont révélé des différences interspécifiques de potentiel de migration liées à la forme des coquilles mais également au comportement des recrues, notamment des mécanismes de dérive bysso-bélagique. Le potentiel de migration post-fixation actif et passif apparait comme fortement lié au la synchronisme entre la période d'arrivée de la larve sur le sédiment et le cycle tidal (mortes-eaux ou vives-eaux) mais il est également lié aux taux de croissance post-larvaire. La présente étude confirme que les patrons de migrations secondaires des recrues de bivalves résultent d'un étroit couplage physico-biologique impliquant l'hydrodynamisme en couche limite benthique, la morphologie des coquilles mais aussi des réponses éco-éthologiques aux conditions environnementales modulées par la dynamique de croissance jusqu'à un seuil à partir duquel des processus de dispersion de ne sont plus possibles.

Mots clés :

Recrues de bivalves, migrations secondaires, fenêtre temporelle, dérive

2.2 TEMPORAL VARIATION OF SECONDARY MIGRATIONS POTENTIAL: CONCEPT OF TEMPORAL WINDOWS IN FOUR COMMERCIAL BIVALVE SPECIES

Authors:

Martin Forêt[1,2], Réjean Tremblay[1], Urs Neumeier[1], Frédéric Olivier[2]

Institutions :

[1] Université du Québec à Rimouski, Institut des Sciences de la Mer, Rimouski, Canada

[2] UMR BOREA CNRS-7208/IRD-207/MNHN/UPMC/UCBN, Paris, France

2.3 ABSTRACT

Post-settlement dispersal potential of four commercial bivalve species (*Mytilus edulis*, *Pecten maximus*, *Venus verrucosa* and *Ruditapes philippinarum*) was studied through the assessment of recruits' sinking velocities by using a fall velocity tube of five meters height. In parallel, dynamics of shear stress was monitored for 5 months on a tidal habitat characterized by the presence and the dispersal of the four species. By coupling both datasets we propose first theoretical estimates of temporal windows of secondary migrations. These experiments revealed interspecific differences in migrations potential related to shell shapes but also to behavior, especially to secretion of byssal threads. The sensitivity to passive and active post-settlement migrations seems to relate on the synchronicity between the arrival on the sediment and the tidal regime (spring tide, neap tide), but also the rate of growth of the recruits. The present study confirms that patterns of secondary migrations of bivalve recruits result from a close physical-biological coupling involving BBL hydrodynamics and shell morphology as well as eco-ethological responses to environmental conditions but clearly modulated by the growth dynamics until a threshold size when drifting is no more possible.

Key words:

Bivalves recruits, secondary migrations, temporal windows, drifting

2.4 INTRODUCTION

Recruitment is a key mechanism of many bivalve species showing a bentho-pelagic life cycle. It involves both pre-settlement (larval pool and pelagic transport) and post-settlement processes, as secondary migrations (Pineda 2000). Such migrations taking place after the settlement/metamorphosis phase can be either passive and sudden, i.e. linked to the local hydrosedimentary conditions (Emerson and Grant 1991, Turner et al. 1997), or active (Beukema and Vlas 1989, Martel and Chia 1991, Armonies 1992) and then resulting from a strategy of an ontogenetic habitat change (Baker and Mann 1997). Although post-settlement dispersal occurs at smaller spatial scales than pelagic primary dispersal (Günther 1992a, Olivier and Retière 2006), it remains a key mechanism of the recruitment process as it can significantly change initial settlement patterns by redistributing recruits to small and medium scale (Armonies 1996, Olivier and Retière 1998, Pilditch et al. 2015). For bivalves' species, recruits can to a certain extent limit or initiate their transport within the benthic boundary layer (BBL) by either burying themselves into the sediment to avoid passive resuspension (Fegley 1987) or by emerging at the sediment surface to promote bedload transport and/or resuspension into the water column. Recruits can also secrete byssus threads that increase the drag force and thus their drifting ability to disperse even at low flow velocities, what is called bysso-pelagic drifting (Lundquist et al. 2004). In fact, secondary migrations result from the coupling of physical and biological mechanisms, including behavior. Although the ecological role of such migrations is more and more highlighted by previous work, few studies have focused on spatial scales and even less on the dynamics of such processes and on the related time scales involved (Pilditch et al. 2015). More generally fewer studies focus on early juvenile than on larval migrations (Allen et al. 2018).

Within that context, the objectives of the present work were 1) to assess and compare the fall velocities of passive vs active recruits of four commercial bivalve species 2) to compare their theoretical threshold size of migration, and its temporal variability, along a natural period of recruitment in a temperate coastal site. We used an experimental tube to measure fall velocities of cultivated recruits of various size (living or dead) and to produce the related size/W_s diagrams. In a second step, we monitored during five months the dynamics of shear stress on a tidal habitat of the Chausey archipelago characterized by the presence and the dispersal of the four species (Forêt et al. under review in Ecosphère). By coupling both datasets we propose first theoretical estimates of temporal patterns of the threshold size for each species recruit to be resuspended into the water column i.e. ‘‘*temporal windows of secondary migrations*”.

2.5 MATERIEL AND METHODS

2.5.1 Sinking velocity

Experiments were carried out at the CRESCO Center (Dinard, France) in June 2015 on recruits from four bivalve species: blue mussel (*Mytilus edulis)*, Manila clam (*Ruditapes philippinarum*), great scallop (*Pecten maximus*) and the warty venus (*Venus verrucosa*). *M. edulis* (1.44 ± 0.43 mm) was obtained the 9 June 2014 from the ‘’La Vivière’’ mussel farm company located in the bay of Mont-Saint Michel (Normandy, France). *R. philippinarum* (2.61 ± 0.40 mm) and *P. maximus* (1.85 ± 0.35 mm) originate from two commercial hatcheries as ‘’Satmar’’ (Marennes, France) and ‘’Ecloserie du Tinduff’’ (Plougastel Daoulas, France), *V. verrucosa* (0.80 ± 0.15 mm) were obtained from the experimental hatchery of the IFREMER (Plouzané, France).

Sinking velocities were measured by using an original fall velocity tube consisting of a Plexiglas cylinder of 5 meters height and 50 cm width filled with filtered sea water (20.9°C and 34.8 psu). These dimensions make it possible to limit wall effects and turbulences associated with falling of particles and to facilitate the observation of recruits over a great distance. Two sections can be distinguished: the first (1.72 m length) is

dedicated to the acceleration and acclimatization period, the second just below (2 m long) to the measurement of fall durations. For each trial, one single individual was firstly measured (width, length, thickness) then maintained in individual Petri dish with seawater sample from the fall velocity tube before being introduced. One recruit was introduced within a pipette in the water at the top center of the tube; one observer started the chronometer (precision 1/10 s) at the beginning of the second section and noted transit time at the end of second section. During the fall, types of trajectory (right, spiral, random), orientation (dorso-ventral, anterior-posterior, left-right) and recruit's behavior (byssus production, valve opening, foot or siphons emergence) were recorded. Trials were done with either alive (active) or dead (passive) recruits, fixed with 4.5 % formaldehyde during 2 minutes, in order to further estimate the impact of behavior on fall velocities. Trials involves at least 60 individuals alive or dead of each four species (total = 480) but when recruits came closer to the tubes' wall, we considered that there could be potential bias due to influence of lateral BBL decreasing locally fall of recruits and thus excluded such measurements from the dataset.

In order to assess hydrodynamics conditions within the tube, especially potential influence of wall effect, we measured sinking velocity of plastic spheres (2.44 mm) and compared $W_{experimental}$ of this spheres to $W_{theoritical}$ according to the methods described in Olivier and Retière (2006). Because no significant differences in sinking velocities between theoretical and experimental were observed, we consider that the wall effect was negligible at the center of the tube.

2.5.2 Natural hydrodynamic conditions

Hydrodynamic conditions have been monitored during one full season of bivalve recruitment from 1st may to 4th October 2014 in the Chausey archipelago (Normandy, France) where a high diversity of bivalve species (> 100) can be found (Godet et al. 2010). The study site, submitted to a strong megatidal regime (tidal range of 14 m during spring tides), is located on tidal flats of the Sound channel (48°52.868'N 1°49.995'W). Flow data were recorded at 16 to 20 cm from the seabed (depending on changes in the bed elevation due to sediment accretion or erosion) with an ADV current meter (Nortek Vector) during 128 s bursts at 8 Hz every 30 minutes. Waves were measured by using an AWAC-AST 1 MHz (Nortek), which was looking upward from the bed and wave bursts were recorded every 30 minutes during 8.5 minutes. Further details of the recording design can be found in (Forêt et al. under review in Ecosphère).

2.5.3 Data analysis

Fall velocity data

The behavior of a passive particle moving into a fluid is related to its volume, density and shape. However, to facilitate interpretation and link to literature, diagrams of sinking velocity data were also plotted in relation with total length (anterior / posterior shell length) (Figure 12). The fall times over 2 meters were transformed into velocity fall. Fall velocity and volume data were linearized by an inverse transformation (1/x) and covariance analyzes (ANCOVA) were performed in order to test the potential differences in fall rates 1) for passive individuals between each species 2) for active vs passive individuals for each species and 3) between *M. edulis* active recruits producing or not byssus threads. The volume of each individual was used as the covariate. Statistical analysis was performed with the software Minitab (Minitab 16).

Calculation of field u_*

Combined current-wave bed shear stress were computed with the Sedtrans05 program using Grant and Madsen (1986) boundary layer theory (Neumeier et al. 2008). Following parameters were used for the computation: current from the ADV, waves from the AWAC-AST, salinity and temperature from the YSI multiparameter logger, and median grain-size of 0.353 mm (median of 9 samples). Bedform predictions by Sedtrans05 for one time-step were used as initial value for the next time-step.

Theoretical threshold size of resuspension and temporal dynamics

Several indexes can be used to determine when transport of a single particle, usually a sediment grain, is initiated as a function of the forces acting on it (bed shear stress). The dimensionless parameters of Shields (1936) used to produce the Shields diagram or the simplified version of Soulsby (1997) are used to determine motion thresholds as a function of the dimensionless diameter (D*) defined from physical characteristics of the particle. However, such parameters do not make it possible to take into account in a simple way the influence of the behavior on these thresholds of setting in motion, such as for example the production of byssus or valves opening. However, one simple dimensionless ratio (u_*/W_s) where u_* is the horizontal shear velocity and W_s is vertical fall velocity of particles can be applied to bivalves' recruit. According to Migniot (1989), the transport under the action of a current becomes dominant as soon as $u_*/W_s > 1.7$ to 2. Butman (1987) refers to Smith and Hopkins (1972) which define that a particle is resuspended when $W_s/\kappa u_* < 0.8$, i.e. $u_*/W_s > 1.25/\kappa$ (with $\kappa = 0.4$, the Von Karman constant). We take into account the least restrictive value $u^*/Ws > 1.7$ in order to estimate from which threshold the recruits start, even only partially, to set in motion. From the field data of combined current-wave u_*, we calculated for each day the maximum daily u_* values and the maximum W_s of particles that would be resuspended by that u_*. By using the experimental based size/W_s diagrams, we then estimate the related shell length of resuspension for each species. This daily threshold of resuspension value, which corresponds to the maximum length of resuspension recruits, has been smoothed with a five-day moving average to bring out the big trends

2.6 RESULTS

2.6.1 Sinking velocity

Length and volume are strongly correlated (Linear regression, $r^2 > 0.96$) for each species. The relationships between the approximate volume of passive recruits and sinking velocity are significantly different between each of the four species (ANCOVA analysis, $p < 0.001$) and fit with a logarithmic curve (Table 6). In fact, size/fall velocity curves were close between *V. verrucosa* and *P. philippinarum* and were globally at a higher level than the other species (Figure 12). Contrastingly, recruits of mussels secreting byssus threads show the slowest sinking velocity values, just below *P. maximus* recruits. Finally, size/fall velocity curves associated to *M. edulis* without byssus were intermediate between the other curves. For example, a bysso-pelagic drift *M. edulis* of 1 mm fall at a speed of 1.3 $cm.s^{-1}$ comparatively to 3.6 $cm.s^{-1}$ for alive *R. philippinarum* individual of similar size.

Table 6: Results of Ancova analyses performed on fall velocity between passive batches of the 4 species, between active and passive batches for each of the 4 species and between active mussel recruits producing or not byssus, with individual volume as cofactor.

Species		df	MS	F	P
All (x4)	4 passives species	3	0.52481	219.56	**<0.001**
	Error	202	0.00239		
M. edulis	Active vs passive	1	0.00079	0.64	0.426
	Error	98	0.00124		
	Active vs byssus	1	1.2907	53.71	**<0.001**
	Error	64	0.0240		
P. maximus	Active vs passive	1	0.00230	4.44	**0.038**
	Error	78	0.00052		
V. verrucosa	Active vs passive	1	0.00160	0.59	0.444
	Error	118	0.00272		
R. philippinarum	Active vs passive	1	0.0005557	4.35	**0.041**
	Error	57	0.0001277		

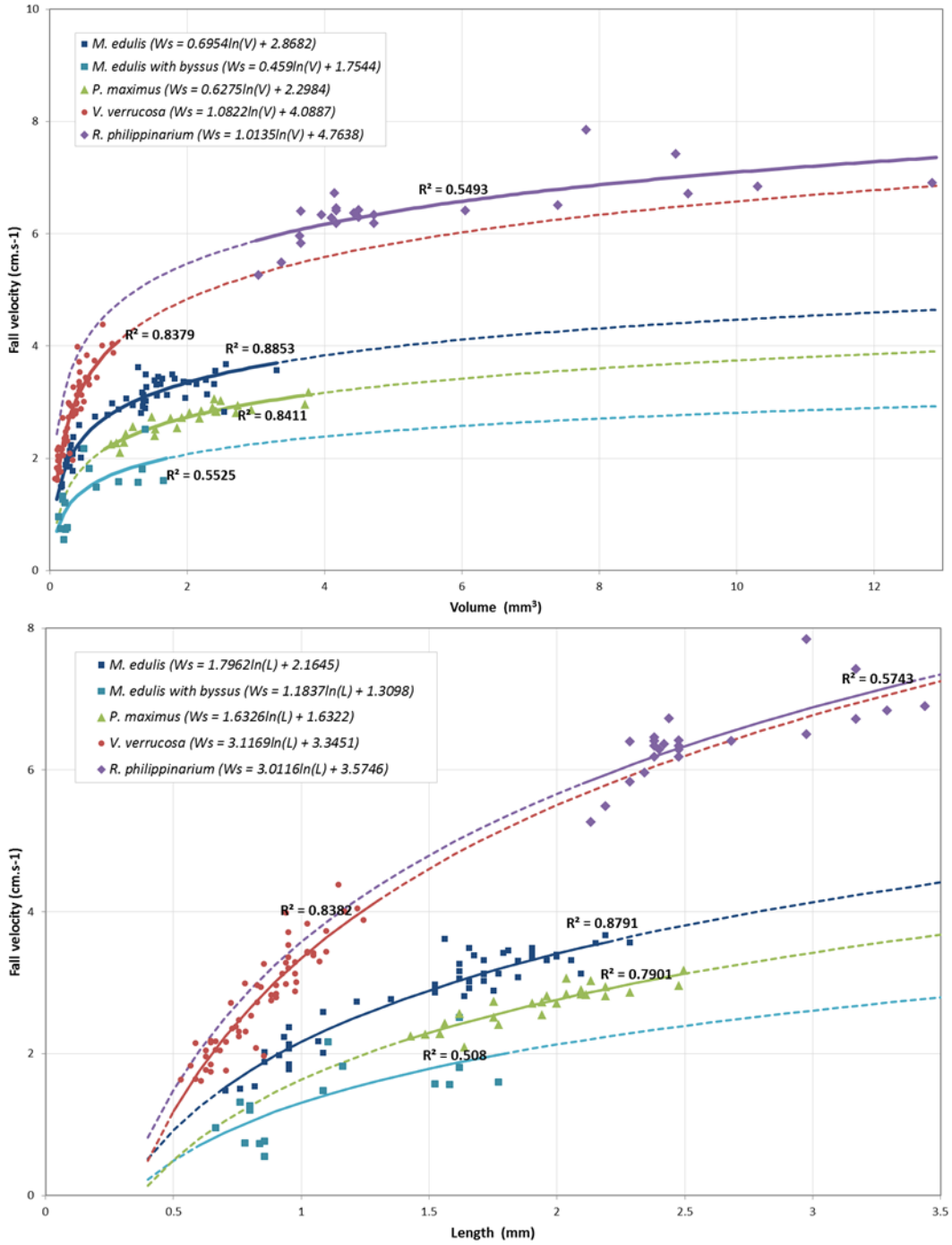


Figure 12: Relationships between fall velocity and volume or shell length for actives recruits of the four species and mussel recruits producing byssus thread. Lines are logarithmic regression curves (Ws = a x ln(Size) + b) with their respective coefficients of determination (R^2), the solid lines relate to the size range of the individuals studied for each species and the dashed lines correspond to an extension of the regression outside this range.

The specific differences in fall rates and thus potential dispersal abilities can be explained in part by the morphological variation in both shell form and density as illustrated in Figure 13 by the aspect ratios. The mussel recruits have a relatively elongated and thin shell as well as low width on length and thickness on length ratios, their shell shape is close to a cylinder. Shells of *R. philippinarum* and *V. verrucosa*'s recruits have more balanced proportions with a thickness/length ratio ranging between 0.4 and 0.6 and a width/length ratio ranging between 0.8 and 0.9, the shape of their shell is closest to a sphere. The shells of *P. maximus* recruits are rather thin with a width close to the maximum length, which corresponds to a flat shape close to the airplane wing.

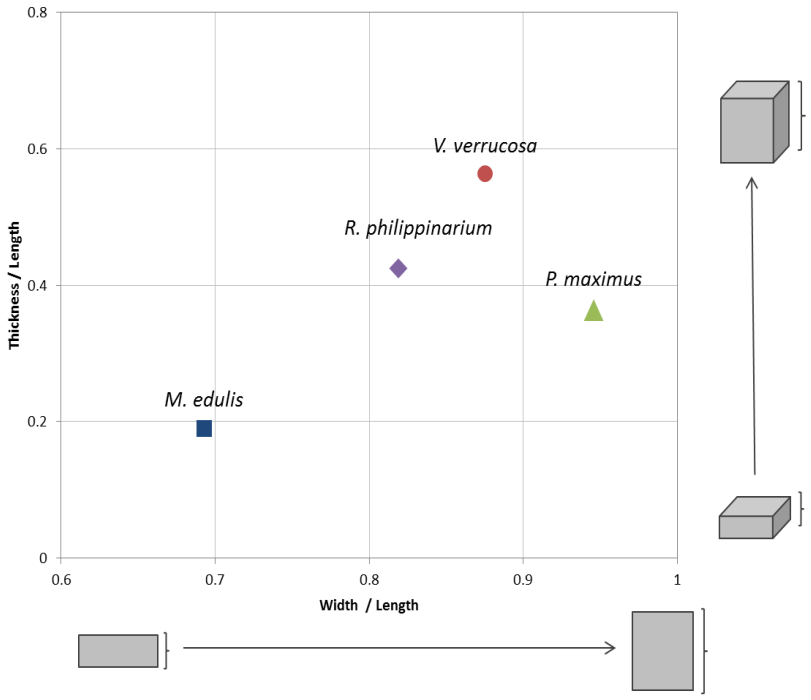


Figure 13: Aspect ratios for recruits of 1mm of the four studied species, thickness/length ratio as a function of the width/length ratio.

All species have not the same behavioral ability to modulate their fall velocity (Table 6) as evidenced by similar values between active and passive batches of *M. edulis* without byssal thread production and active vs passive *V. verrucosa* (respectively $p = 0.426$ and $p = 0.444$). Moreover, mussels producing byssus thread fall significantly slower than the others by around 40 % ($p < 0.001$). Active recruits of *P. maximus* and *R. philippinarum* fall also significantly more slowly than the related passive recruits ($p = 0.038$ and $p = 0.041$, respectively).

2.6.2 Resuspension threshold potential dynamics

Temporal patterns of the maximum length of recruits to be potentially resuspended into the water column for each species and for mussels producing byssus are shown in Figure 14. The strong variability of resuspension thresholds results from the tidal cycle with neap and spring tides. The hierarchy between the species observed for the sinking velocities is logically preserved here. These results suggest firstly that the lowest resuspension threshold is related to *R. philippinarum* recruits and is close to 0.4 mm, which corresponds to a limit size related to the regressions of fall velocities as a function of recruit size (Figure 12). This limit is close to the average size at the settlement and metamorphosis stage of larvae bivalve (Bayne 1966, McGrath et al. 1988, Martel et al. 2001). Mussel recruits producing byssus have the largest resuspensed shell length with a maximum of 1.85 mm and a minimum of 0.84 mm, a variation of 120 % between the lowest neap-tide value and the highest spring-tide value.

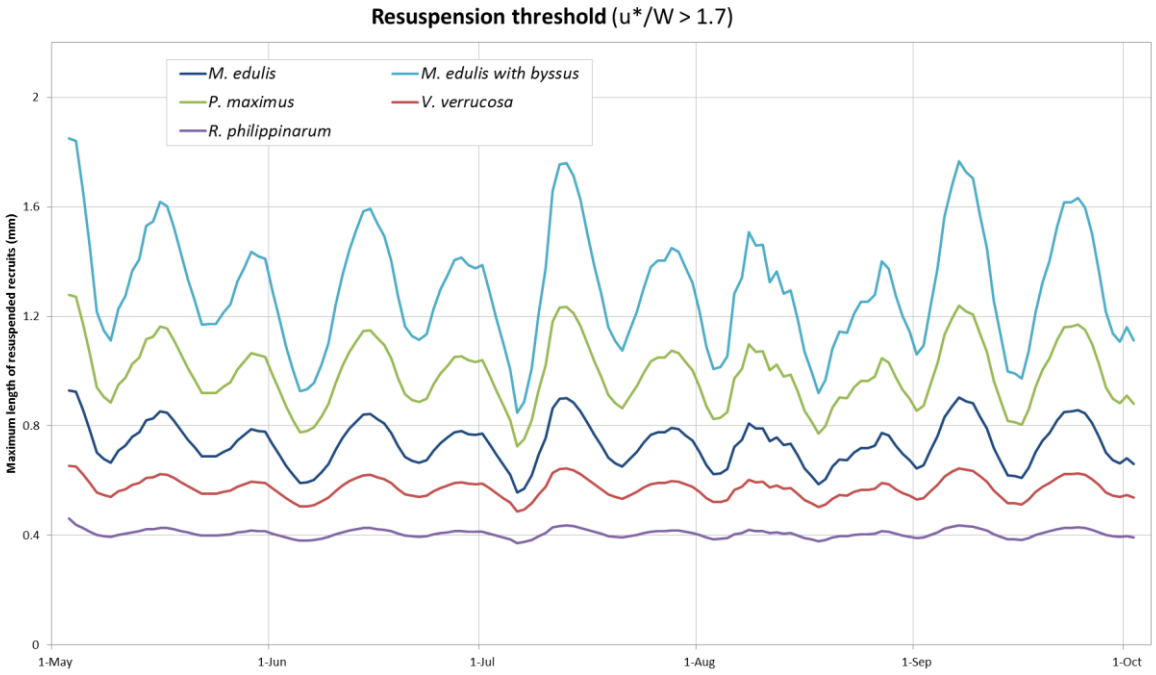


Figure 14: Time-series of maximum length of potentially resuspended active recruits for the four species and *M. edulis* active recruits producing byssus thread during 5 months of the recruitment season 2014. Five-days moving average.

2.7 DISCUSSION

The strong cyclicality in the temporal dynamics of resuspension thresholds corresponds to the natural tidal rhythms with alternating periods of spring and neap tides. Thus, secondary dispersal potential (duration and intensity), passive as active, will be strongly dependent on the synchronicity between arrival of post-larvae onto the sediment and the tidal cycle. Tidal cycle has a deep impact on bivalve secondary migrations as already seen in the bay of Seine by Olivier et al. (1996b). In fact, the arrival of post-larvae at the beginning of a spring tide, during which the resuspension thresholds are the most important, will primarily favor passive but also promote active secondary migrations increasing the spatial and temporal scales of dispersal. Consequently, oriented migrations of recruits will relate on daily tidal cycle (Beukema 1993) and can explain, in the example of *Macoma balthica*, post-larval exchanges between low and high bathymetric levels on tidal flats on a seasonal basis (Beukema and de Vlas 1989, Armonies and Hellwig-Armonies 1992, Hiddink 2003).

Furthermore, because the increase of recruit's size is not linear during the season, mainly dependent on food availability and temperature, and because shear stress dynamics relate on both tidal cycle and wave influence, the potential temporal and spatial scales of secondary migrations will be highly variable especially between species.

Interspecific variations in sinking velocity imply differences in the resuspension thresholds and on subsequent durations of potential periods when recruits can potentially undergo active or passive secondary migration (Table 7). Obviously, size at metamorphosis varies according to species and to environmental conditions (delay of metamorphosis), but for bivalves a mean value of 300 µm is relevant based on several previous studies (Bayne 1966, McGrath et al. 1988, Martel et al. 2001). Moreover, when considering the post-larval growth rates which also vary in function of species and environmental conditions, the estimated values found in the literature range between 12.5 µm.day^{-1} for *V. verrucosa* (), 22 to 29 µm.day^{-1} (Satuito et al. 1994, Bownes and McQuaid 2009) for *M. edulis*, higher than 22 µm.day^{-1} for *R. philippinarum* (Zhang and Yan 2006) and up to 32 µm.day^{-1} for *P. maximus* (Gagné et al. 2010). Considering the maximum value of resuspension threshold size (calculated with smoothed data) and a mean size of 300 µm during primary settlement, we can provide estimates of the temporal windows of potential secondary migrations i.e. the maximum duration of the period during which secondary migrations may occur. Maximum potential periods of secondary migrations range from 16 to 155 days for recruits of *R. philippinarum* and *M. edulis* producing byssus respectively with a fixed growth rate of 10 µm.day^{-1}. Increasing growth rate to 30 µm.day^{-1} decreases the durations to 5 to 52 days respectively (Table 7). The high interspecific variability observed could result from contrasting ecological strategies especially linked to ontogenetic habitat shifts. Furthermore, the use of byssal threads, allows to multiply by 2.5 the duration of the maximum temporal window of secondary migration, and thus could justify the cost of these mechanisms by a significant fitness gain i.e. much longer active secondary migration duration allowing to reach suitable new habitats (Pilditch et al. 2015).

Table 7: Theoretical maximum temporal windows of secondary migration for the 4 species and mussels' recruits producing byssus. Three different growth rates are considered and a size at metamorphosis and arrival on the sediment of 300 µm. Smoothed maximum length of resuspension data have been used (five days moving average). Values in bold correspond to pertinent growth rates of each species according to the literature.

	Days to reach seasonal maximum length of resuspension (day)				
Mean growth rate	*M. edulis*	*M. edulis* with byssus	*P. maximus*	*V. verrucosa*	*R. philippinarum*
10 µm.day^{-1}	63	155	98	**35**	16
20 µm.day^{-1}	**31**	**78**	49	18	**8**
30 µm.day^{-1}	**21**	**52**	**33**	12	**5**
Maximum length of resuspension	928 µm	1851 µm	1278 µm	655 µm	462 µm

Temporal windows of secondary migrations will depend on the synchronicity between the arrival on the sediment, the tidal regime (spring tide, neap tide), and also the rate of growth of the recruits. However, during periods or for species characterized by high growth rates, the resuspension thresholds size will be reached faster and passive secondary migration will be limited even if active mechanisms can extend migrations especially for the blue mussel. Conversely, for periods or species exhibiting low growth rates, recruits should be more vulnerable to passive resuspension but could also have more time to perform active secondary migrations. As previously mentioned, bivalve growth is mainly under the control of temperature and food quality and availability which could thus impact temporal and spatial scales of dispersal as already highlighted by Forêt et al. (under review in Ecosphère) for the trophic environment. The occurrence of a new cohort when growth conditions are suitable (abundant food of quality and optimal temperature) will *de facto* reduce the temporal window of both active and passive migrations. Notion of synchronicity between tidal cycles and the date of arrival on the sediment modulated by the growth rates themselves mainly influenced by the availability of the trophic resource and sea water temperature will also be reflected at the seasonal and interannual level.

The present work highlights that post-settlement dispersal relates on hydrodynamic conditions but is also modulated by both behavioral responses of recruits and their growth during the first weeks following settlement. However, many other factors can influence such temporal windows of secondary migrations including: abiotic such as the nature of the substrate (Armonies 1994b, Olivier et al. 1996a, Hiddink 2003), biotic such as predation (Frid 1989) and anthropogenic factors (Pridmore et al. 1992, Toupoint et al. 2016). Moreover, the life history of recruits linked for example to delay of metamorphosis (Bishop et al. 2006b) or process of ‘’desperate larvae’’ (Marshall and Keough 2003, Botello and Krug 2006, Elkin and Marshall 2007) may also influence such processes. On the other hand, we hypothesize that interspecific differences in temporal windows of secondary migrations could result in contrasting ecological strategies, as ontogenic change of habitat (Baker and Mann 1997, Erlandsson et al. 2008), or from the primary/secondary settlement hypothesis described for *M. edulis* (Bayne 1964, Buchanan and Babcock 1997). In fact, species with longer temporal windows of secondary migrations, due to passive (shell morphology) or active (behavior) biological traits would be more able to develop post-settlement ontogenic strategies based on dispersal mechanisms.

Differences in the shell morphology were clear for the four commercial species tested, some exhibiting either a sphere-shaped (*R. philipinarum*, *V. verrucosa*), cylindrical (*M. edulis*) or a flat shell (*P. maximus*) in a decreasing order of sinking speed. These results agree with Vogel (1983) who describes differences in drag coefficient between these 3 forms; the sphere having the lowest drag potential, the cylinder an intermediate one and the flat shape the highest one. Ecological differences also exist between these species including adult habitat preferences as described by Stanley (1968). Byssally attached species as mytilidae of exposed shores are more elongate, decreasing their fall velocity in order to better support swell turbulence (Akester and Martel 2000) and so have a strong ability to colonize habitats exposed to waves. Pectinids which are usually moving or even swimming species (Joll 1989, Cheng and DeMont 1996) have thin shells and large umbonal angle giving them a gliding shape which facilitate the post-settlement dispersal. Strongly ornamented shells such as the warty venus, characterized by very marked concentric ridges

(Tebble 1966), is considered as an adaptation for shallow burrowers to increase stability close to the sediment interface (Stanley 1970). Therefore, this ability to burrow and stay in the sediment represent an advantage to avoid passive secondary migrations processes (St-Onge et al. 2007, Takeuchi et al. 2015).

The influence of behavior also strongly varies between species. Firstly, for *V. verrucosa* no differences was observed between passive and active recruits, suggesting that this species have a very limited ability to control its post-settlement dispersal maybe due to the density of shells (Tebble 1966). Conversely, *P. maximus* and *R. philippinarum* recruits can modulate their fall rates, probably by protruding their feet to increase drag as already described by Prezant and Chalermwat (1984) and Sörlin (1988). Moreover, this ability to influence their dispersal does not only reflect the effect of vertical sinking velocity but also some ability to move on a horizontal plan. In fact, whether 22 % of passive recruits of *P. maximus* and *R. philippinarum* recruits reached the tube wall, nearby 50 % of active recruits did the same attesting some ability to also move horizontally during the fall by using their foot as a rudder. Whereas, it was difficult to observe valve opening for small recruits, we suspect particularly for *P. maximus* that movements of valves could be a way to modify trajectories in order to control post-settlement dispersal similarly to the mechanism described for adults (Soo and Todd 2014).

Our study highlights the remarkable impact of using bysso-pelagic drift as observed for 25 % of mussel recruits with a size range between 0.67 and 1.77 mm. This production of byssus makes it possible to drastically reduce fall speeds (40 %) and by cascade increase by about 1.7 the resuspension size thresholds and by 2.6 the duration of the maximum temporal window of secondary migration. Such results are in accordance with the work of Petuha et al. (2006) who observed that the production of byssus filaments reduces sinking velocity by 30 %. These filaments, although similar to the attachment filaments, differ in size and filament structure and are secreted by a glance disappearing with age (Lane et al. 1982), so the bysso-pelagic drifting capacity disappear when recruits grow up. In the present study, we only detected bysso-pelagic fall for *M. edulis*, but we cannot exclude the

possibility that the three other species can also migrate through this way, this type of mechanism has already been reported in at least 20 species (Sigurdsson et al. 1976) including *P. maximus* (Beaumont and Barnes 1992).

To conclude, the present study confirms that patterns of secondary migrations of bivalve recruits result from a close physical-biological coupling involving BBL hydrodynamics and shell morphology as well as eco-ethological responses to environmental conditions but clearly modulated by the growth dynamics until a threshold size when drifting is no more possible.

2.8 ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank Mr F. Salardaine from ‘’La Vivière’’, Mr J.F. Auvray from Satmar and Mr F. Breton from Tinduff hatchery for providing spat of the different species. Our thanks also go to the CRESCO staff for logistical support.

CHAPITRE 3
INFLUENCE DE LA CONDITION PHYSIOLOGIQUE DES RECRUES DE BIVALVES SUR LEUR POTENTIEL DE DISPERSION POST-FIXATION

Ce troisième article, intitulé « Influence of the physiological condition of bivalve recruits on their post-settlement dispersal potential » a été corédigé par moi-même, les professeurs Frédéric Olivier et Réjean Tremblay ainsi que mes collègues Philippe Miner et Jean Bruno Nadalini. La version présentée ici sera soumise prochainement au journal « *Journal of Experimental Biology* ». En tant que premier auteur ma contribution à ce travail fut l'élaboration du plan d'expérimentation, la participation à l'élevage larvaire et post-larvaire, les expérimentations en tube de vitesse de chute et en canal hydrodynamique, les analyses en laboratoire, le traitement des données et la rédaction finale de l'article. Les professeurs Réjean Tremblay et Frédéric Olivier ont proposé l'idée originale et ont participé à l'élaboration du plan d'expérimentation et à la révision du manuscrit. Monsieur P. Miner a participé à l'élaboration du plan d'expérimentation, à l'élevage larvaire et post-larvaire ainsi qu'aux analyses en laboratoire. Enfin Mr J.B. Nadalini a contribué aux expérimentations en tube de vitesse de chute et en canal hydrodynamique ainsi qu'aux analyses en laboratoire. Différents éléments de cet article ont été présentés dans plusieurs conférences nationales et internationales : La conférence « Physiomar » en septembre 2017 à Cambridge (UK) et le colloque annuel du réseau Ressources Aquatiques Québec (RAQ) à Québec (Canada) en Novembre 2016.

3.1 RÉSUMÉ

Les migrations secondaires des bivalves correspondent aux mécanismes de dispersion interviennent après la métamorphose. Ce sont des processus clés du recrutement qui peuvent changer radicalement les schémas de fixation primaire, en particulier par le biais de migrations actives liées au comportement des recrues telles que la dérive bysso pélagique. Nous faisons l'hypothèse que ces migrations actives impliquent un coût énergétique pour les recrues et que leur capacité à réaliser de telles migrations dépendrait de leur profil physiologique (quantité et qualité des réserves énergétiques). Premièrement, nous avons produit en écloseries quatre lots de recrues de praire, *Venus verrucosa*, avec différents profils physiologiques en faisant varier la température d'élevage et la composition des régimes alimentaires. Nous avons ensuite fait chuter ces recrues dans un tube de vitesse de chute de cinq mètres de haut pour estimer leur vitesse de chute verticale, qui est un proxy de leur potentiel de dispersion. La capacité des recrues à contrôler leur dispersion par leur comportement est directement corrélée avec la teneur en triglycérides. Les recrues avec le plus de réserves d'énergie avaient la plus grande capacité d'augmenter leur potentiel de dispersion. Enfin, nous avons également utilisé un canal benthique pour tester les capacités de sélection des substrats des recrues en fonction de leur profil physiologique. Bien que nous n'ayons pas observé de différences entre des lots physiologiquement différents, nous avons cependant démontré une préférence des recrues de *V. verrucosa* pour les sédiments fins, contrairement aux adultes qui colonisent principalement les habitats sédimentaires grossiers. Une telle différence dans la préférence du substrat suggère d'importants mécanismes de migrations secondaires ontogénétiques pour cette espèce.

Mots clés :

Migrations secondaires, physiologie, comportement, réserves énergétiques, recrues de bivalves, *Venus verrucosa*.

3.2 INFLUENCE OF THE PHYSIOLOGICAL CONDITION OF BIVALVE RECRUITS ON THEIR POST-SETTLEMENT DISPERSAL POTENTIAL

Authors :

Martin Forêt[1,2], Frédéric Olivier[2], Philippe Miner[3], Jean-Bruno Nadalini[1], Réjean Tremblay[1].

Institutions :

[1] Institut des Sciences de la Mer, Université du Québec à Rimouski.

[2] UMR BOREA, MNHN, CNRS-7208, IRD-207, Sorbonne Université, UCN, UA

[3] Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin (LEMAR UMR 6539 UBO/CNRS/IRD/Ifremer), Centre Bretagne, Ifremer, Plouzané, France

3.3 ABSTRACT

Secondary migrations of bivalves correspond to dispersal mechanisms that occur after metamorphosis. These are key recruiting processes that can radically change patterns of primary settlement, particularly through active migrations related to the behavior of recruits such as bysso-pelagic drift. We hypothesize that these active migrations represent an energy cost for recruits and that this ability to achieve such active migrations will therefore be dependent on its physiological profile (quantity and quality of energy reserves). Firstly, we hatched four batches of recruits of *Venus verrucosa* with different physiological profiles by varying rearing temperature and diet composition. We then used this recruits in a fall velocity tube of five meters high to estimate their vertical fall velocity, which is a proxy of their dispersal potential. The ability of recruits to control their dispersal by their behavior is correlated with triglycerides content. Recruits with the highest energy reserves had the higher capacity to increase their dispersal potential. Finally, we also used a benthic flume to test the substrate selection abilities of recruits depending of their physiological profile. Although we did not observe differences between physiologically different batches, we showed however a preference of *V. verrucosa* recruits for fine sediments, unlike adults which colonize mainly coarse sediment habitats. Such difference in substrate preference suggests important mechanisms of ontogenetic secondary migration for this species.

Keyword:

Secondary migrations, physiology, behavior, energetic reserves, bivalve recruits, *Venus verrucosa*.

3.4 INTRODUCTION

In temperate marine systems, a large majority of benthic marine invertebrate species, including bivalves, exhibit a bentho-planktonic life cycle with a pelagic phase preceding a benthic adult life (Thorson 1950). For all species, the renewal of populations is strongly linked to the success of recruitment, which will itself relates on several pre- and post-settlement processes (Pineda 2000). The importance of recruitment on population structure of benthic invertebrates is strongly related to higher susceptibility of larvae and newly settled juveniles to stressful conditions and predation (Hunt and Mullineaux 2002, Qiu et al. 2002, Rayssac et al. 2010, Jenewein and Gosselin 2013). Recruitment can be influenced by several biotic factors, such as food availability, biological interactions, but also abiotic factors related for example to hydrodynamics or substratum characteristics (Hunt and Scheibling 1997, Olivier and Retière 1998, Pineda et al. 2009). Post-settlement processes include migrations, also known as secondary migrations, as opposed to pelagic primary larval dispersal phase. When migrations are totally passive and related to hydrosedimentary dynamics, the dispersal of recruits is uncontrolled and also unwanted in case of high sediment erosion (Emerson and Grant 1991, Armonies and Hellwig-Armonies 1992). By contrast, active migrations are triggered by a behavioral change involving mainly, for bivalves, byssus filament secretion which increases recruit's buoyancy and drag and induce resuspension in the water column and subsequent bysso-pelagic drifting even at low shear stress velocities (Sigurdsson et al. 1976, Lundquist et al. 2004). Although the role of hydrodynamic stress within the benthic boundary layer (BBL) on post-settlement dispersal is now better understood, few studies have focused on biotic factors involved in active secondary migrations. In fact, recent studies have highlighted the crucial role of the trophic environment (quality and quantity) on the recruitment process of benthic marine invertebrates, particularly the performance of larvae (growth and survival), the larval release timing or, and trigger for settlement (González-Araya et al. 2012, Toupoint et al. 2012a, Kasten and Flores 2013, Jolivet et al. 2016). Moreover, Forêt et al. (under review in Ecosphere) showed recently that for several bivalves, recruit turnover, a proxy for secondary migrations (Armonies 1994a), was correlated with nanoeukaryotes abundance in

the water column and they proposed a new concept of “trophic migration trigger”. Such synchronization would constitute a strategy to ensure the energetic costs of bysso-pelagic drifting. However, as growth performances of young recruits relate, at least in part, on food availability and quality, Forêt et al. (under review in Aquatic Living Ressources) assessed in laboratory the potential duration of the temporal migration windows for each species studied. They further suggest that the trophic dynamics and temperature could have a critical influence on spatial scales of secondary migrations by modulating the bivalve growth rates which are also dependent on their physiological state.

The present study to assesses the potential influence of bivalve recruits physiology on secondary migrations of a dominant species of the Chausey archipelago, the warty venus, *Venus verrocosa*. We tested the hypothesis that the physiological status of newly-metamorphosed juveniles, in terms of energy reserves and tissues essential fatty acid (EFA) composition, supports active secondary migration behaviors. Webb and Chu (1983) reviewed the role of biochemical components supporting bivalve larval development and concluded that lipids were the most important, particularly some polyunsaturated fatty acids identified as essentials for larvae growth and survival (see review of Glencross (2009)). First, we experimentally produced different batches of recruits with contrasting total fatty acids (TFA) accumulation and EFA profiles by varying diets and temperature conditions during larval and post-larval development. The resulting four batches of recruits with different lipids characteristics were then used for two sets of experiments involving either a fall velocity tube or a benthic flume. We were thus able to i) assess recruits’ ability to influence their dispersal potential by their behavior as a function of their physiological status (fall velocity measurements) and ii) study their potential for sediment habitat selection in relation to their physiology status during post-settlement dispersal through flume experiments.

3.5 MATERIEL AND METHOD

3.5.1 Larval and post-larval rearing

Larval and post-larval rearings were carried out at the IFREMER experimental hatchery (Plouzané, France). About 60 adults of *Venus verrucosa* mature were collected in the Chausey Archipelago (Normandy, France) (48°52'29.69"N, 1°48'58.59"O) in July 2015 and were used for spawning induced by thermal shock and food addition (Gruffydd and Beaumont 1970). The different experimental conditions described below were applied two days after fertilization (dpf) when D-stage larvae were collected on a 45 µm square mesh screen. Larvae were reared in 150-liter cylindro-conical tanks at an initial density of about 5 larvae per ml with filtered (5 µm) and UV treated seawater maintained at constant temperature. Water was renewed and tanks were cleaned every two days and sieved larvae were screened to eliminate moribund individuals to limit the mortality risk events related to potential bacterial developments. Larvae were fed once a day with *Chaetoceros gracilis* or *Tisochrysis lutea* or a mix of both species. The daily ration was equivalent in volume to 40 cells μl^{-1} of *T. lutea* or ~1 ng μl^{-1} dry weight. The volume of *T. lutea* and *C. gracilis* were equal to 42 μm^3 and 73 μm^3 respectively (Robert et al. 2004) and the ration was adjusted to take into account this difference.

After 21 or 27 days, dpf depending on the rearing treatment, competent larvae (evidenced by the appearance of eyespot and fooy) were observed over 50 % of the population and were transferred on several downweller units (2m x 0.5m x 0.12m with a 100 µm sieve) for metamorphosis and post-larval rearing. Density was about 500 000 individuals per downweller which was placed in a semi-opening system with partially renewal of recycled water, coupled with continuous food intake via a peristaltic pump from a reserve tank filled every two days. Food intake was increased during post-larval rearing to 100 cells μl^{-1} day^{-1} of equivalent *T. lutea*. Sieve size was increased steadily during the rearing until sieve of 2 µm. Microalgae were produced at 18°C in filtered seawater enriched with Conway medium and silicate (40 mg L^{-1}) for diatoms and maintained under

continuous illumination from cool-white fluorescence lights at an intensity of 1500 lux and mixed with aeration (air:CO_2 = 98.5:1.5 %). T-Lutea was produced continuously while *Chaetoceros gracilis* was produced by batch.

3.5.2 Experimental design

To produce batches of recruits with contrasting physiological states, we manipulated diet and temperature rearing conditions (Figure 15). Three different diets were used at 20°C by different mix of *T. lutea* (T) and *C. gracilis* (C) named TC20, and two monospecific diet regimes with either one of the same two microalgal species named T20 or C20. Finally, the last batch was produced with the same previously described mixed diet but at 15°C (TC15). The four different treatments were triplicated for a total of 12 tanks.

After post-larvae rearing, juveniles were transferred to CRESCO/MNHN marine Station (Dinard, France) for the fall velocity tube and benthic flume experiments, As seawater temperature could not be controlled in the experimental hall, the different batches were progressively reduced or increased to 18°C (room temperature), depending of the rearing condition (15°C or 20°C), during the last 5 days of post larval rearing (55 dpf to 60 dpf). The rearing was completed at 60 dpf and replicates of each rearing condition were pooled and transferred to the CRESCO.

T°C	Diet	Replicate	Metamorphosis	Rearing end	Fall velocity tube	Benthic flumes
15°C	TC →	(x3) →	27 dpf →	60 dpf →	2x60 recruits (Passive and active)	/
20°C →	T →	(x3) →	21 dpf →	60 dpf →	2x60 recruits (Passive and active) →	2x3x1000 recruits (2 sediments x 3 replicates x 1000 recruits)
	C →	(x3) →	21 dpf →	60 dpf →	2x60 recruits (Passive and active)	/
	TC →	(x3) →	21 dpf →	60 dpf →	2x60 recruits (Passive an active) →	2x3x1000 recruits (2 sediments x 3 replicates x 1000 recruits)

Figure 15: Experimental design. See text for description

3.5.3 Biochemical analysis

Larvae were sampled before metamorphosis (19 or 25 dpf), post-larvae after metamorphosis (23 or 29 dpf) and juveniles at 60 dpf (just before pooling replicates) for lipid analyzes. Lipid analyzes were performed to characterize quantitatively and qualitatively the physiological status of the individuals reared under different conditions. Lipids were extracted by Folch et al., (1957) procedure on dichloromethane–methanol as modified by Parrish (1987) and separated into neutral (including triglycerides, free fatty acids, and sterols) and polar (including mainly phospholipids) fractions by the methods developed by Marty et al. (1992). Briefly, silica gel hydrated with 6 % water were used and eluted with 10 ml of chloroform:methanol (98:2 v/v) for neutral lipids followed by 20 ml of methanol for polar lipids. All fatty acid methyl esters (FAMEs) were prepared as described in Lepage and Roy (1984) and analyzed in MSMS scan mode on a Polaris Q ion trap coupled to a Trace GC (Thermo Finnigan, Mississauga, ON, CA), as described in Gendron et al. (2013). All FAME were identified by comparison of retention times with known standards (37 component FAME Mix, PUFA-3, BAME, and menhaden oil; Supelco Bellefonte, Pennsylvania, USA) and quantified with tricosanoic acid (23:0) as internal standards. Chromatograms were analyzed using integration Xcalibur version 1.3 software (Thermo Scientific, Mississauga, Ontario, Canada).

3.5.4 Fall velocity tube

The experimental tool is detailed in Forêt et al. (under review in Aquatic Living Ressources), but briefly, a Plexiglas tube of 5 meters high and 0.5 meters in diameter was used to measure fall velocities of bivalve recruits get from the 4 rearing conditions. For each trial, a single recruit, previously measured (length, width, thickness), was introduced at the top of the tube in 18°C seawater. Once the acceleration section passed (1.72 m), time needed to cover 2 m was measured (precision 0.1s) and fall velocity calculated. Recruit behavior during the fall velocity measurements was noted (opening of the valves, foot’s and/ or siphons’ protruding...). Individuals were either introduced alive (active individuals)

or dead after being immersed for two minutes in 4 % formalin (passive individuals) in order to assess the impact of behavior on fall velocity. About 60 active and 60 passive individuals were used for each rearing condition (total of 489 trials). As recruits size at 60 dpf varied between each condition, we selected recruits to standardize and maximize the size range tested; we dropped individuals with a size between 431 µm and 1244 µm.

3.5.5 Benthic flume

The HYCOBENTHOS flume was used to estimate the habitat selection abilities of recruits for sediment preference under BBL flows (Olivier et al. 1996a, De Montaudouin et al. 2003, Olivier and Retière 2006, Gagné et al. 2012). This racetrack benthic flume (10 x 2.45 m) has a developed length of 23 m and a section of 0.5 m width (Figure 16). Flow is generated by the friction of 14 rotating disks immersed in the water and connected to a continuous electric engine. Such solution was primary chosen to avoid any damages on small organisms when passing through the flow generating system as pumps. An experimental section of 1 m long located at the opposite of the driving system was filled with 5 rectangular trays of 1 m length by 0.1 m width and 0.05 m depth. The central tray is considered as the source zone where recruits were allowed to burrow at the beginning of each experiment. The other four trays, considered as target zones can only be colonized by migrating recruits (but see details in Olivier et al. 1996b and Figure 16). One medium (< 1 mm) and one coarse sediment treatments (> 2mm) were tested in triplicates in the source zone (total of 6 experiments). The different sediments used were collected from the preferential habitat of warty Venus adults (Chausey Archipelago, Normandie, France) (48°52'29.69"N, 1°48'58.59"O) and were sieved to obtain 2 fractions (< 1 mm and > 2 mm) and then defaunated (by air drying).

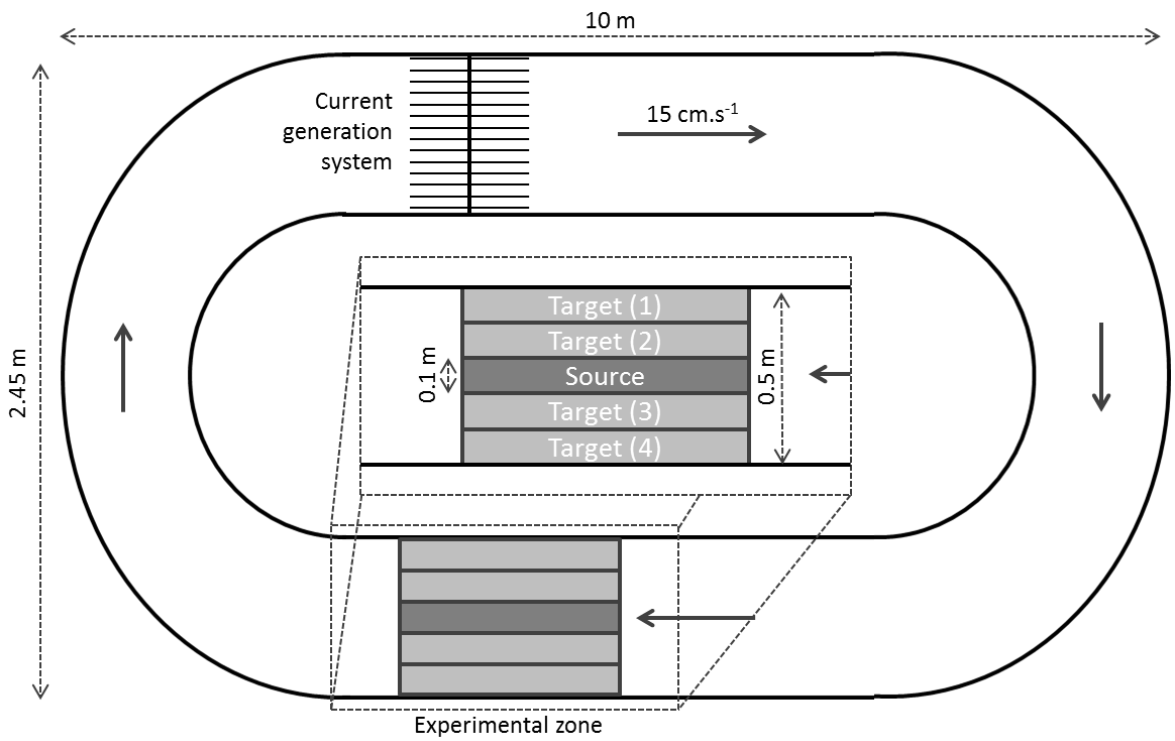


Figure 16: Schematic drawing of the benthic flume ‘’Hycobenthos’’ with a focus on the experimental section. Recruits are deposited in the source zone located at the center of the experimental section. The sediment type disposed in the target areas is randomly drawn at the rate of two zones of each type: coarse or fine sediment.

For each experiment, the central source tray was filled with the sediment to be tested while the lateral target trays were randomly filled with either the medium or the coarse sediment treatment (2 zones for each type). Once the flume filled with filtered seawater at 18°C, recruits were gently introduced at the surface of the sediment of the central tray with a pipette and then left seven hours without any flow to limit potential stress effect after handling and to allow them to burrow into the substratum. Recruits were then submitted during 14h30 under natural light to an unidirectional turbulent flow $U_{free\ stream} = 15$ cm s^{-1} ($u^* = 0.544$ cm.s^{-1}) to allow active resuspension without any sediment erosion and thus passive emigration. At the end of the experiment, the driving system was stopped, the flume was gently emptied and the surficial sediment each tray was recovered and fixed with 3.5% formaldehyde. Such material was then directly sorted by the elutriation

ludox methods of Burgess (2001), modified by Toupoint et al. (2016), in order to collect bivalve recruits from the sediment under a dissecting microscope.

To assess the role of physiological state on sediment habitat selection, we used 1000 recruits of either TC20 or T20 rearing conditions which were labelled and mixed before being introduced onto the source zone. We used calceine labelling alternatively on one of the two batches according to methods detailed in Thébault et al. (2006). Briefly, recruits were immersed for four hours in a solution of 150 mg l^{-1} of calceine, then introduced in the flume. At the end of the experiment, sorted recruits were observed under a fluorescence microscope (Olympus BX51) equipped with the FITC filter (emission excitation wavelength 495/515 nm) to distinguish calceine labelled vs non labelled individuals.

3.5.6 Statistical analyses

ANOVA analyzes were used after assumptions of homoscedasticity and normality had been verified by Levene and Anderson-Darling tests, respectively. Differences in total lipids and TAG concentrations were tested using a one-way ANOVA followed by Tukey's post-hoc test. The matrix of fatty acid relative abundances from three bivalve stages (pediveliger larva, post-larva and juvenile) and four conditions were used to create a matrix based on Bray-Curtis similarity distances used to produce Non-metric Multidimensional Scaling (n-MDS) representations. A two-way PERMANOVA was then performed to test effect of development stage, rearing conditions and their interaction of fatty acid profiles.

Covariance analyses (ANCOVA) were performed to compare passives and actives fall velocity of each condition depending of recruits volume. Individual length of recruits was used as the covariate. Data of fall velocities and volume have been linearized by inverse transformation (1/x). First, we tested each of the fall velocity regressions as a function of volume, then we compared the regressions of the "live" to the "dead" batches taking into account interactions i.e. are regressions slopes equal? When regression slopes were statistically equal, differences in intercept between passive and active regression of

the four conditions were used to calculate the Δ passive/active parameter which reflect recruits ability of each condition to influence their fall velocity by their behavior.

A regression was preformed to investigate the relationships between Δ passive/active and TAG concentration. A two-way ANOVA was used on retention rate obtained in benthic flumes experiments with the rearing condition (T20 and TC20) and type of sediment (coarse and fine sediment) as factors. All the statistical analyses were carried out with the software Minitab 17 excepted n-MDS plots and PERMANOVA which were realized with PRIMER v6 software.

3.6 RESULT

3.6.1 Biochemical composition

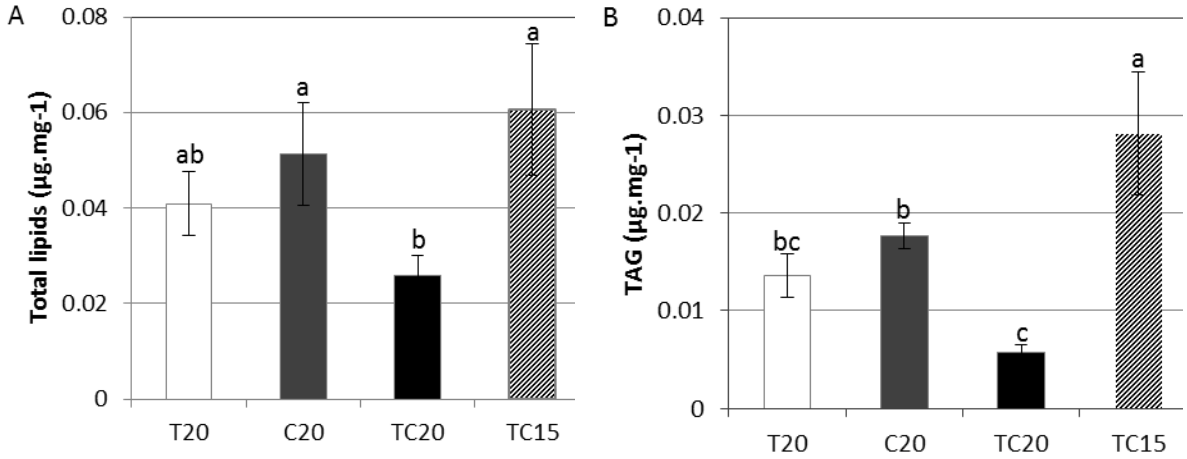


Figure 17: Total lipids concentrations for each treatment at juvenile stage ($p = 0.011$, mean ± SD, n = 3). B. TAG concentration for each treatment at juvenile stage ($p < 0.001$, mean ± SD, n = 3). Different letters indicate significant differences (Tukey's test).

As observed in Figure 17A, juveniles at 60 dpf showed significant differences in total lipid accumulation (df = 11, F = 7.25 p = 0.011), with 2 to 3 time less lipids in TC20 condition comparatively to others treatments. These results were reflected with triacylglycerol (TAG) content (df = 11, F = 22.43, $p < 0.001$) with lowest values in juveniles reared in TC20 condition and highest for TC15 condition (Figure 17B).

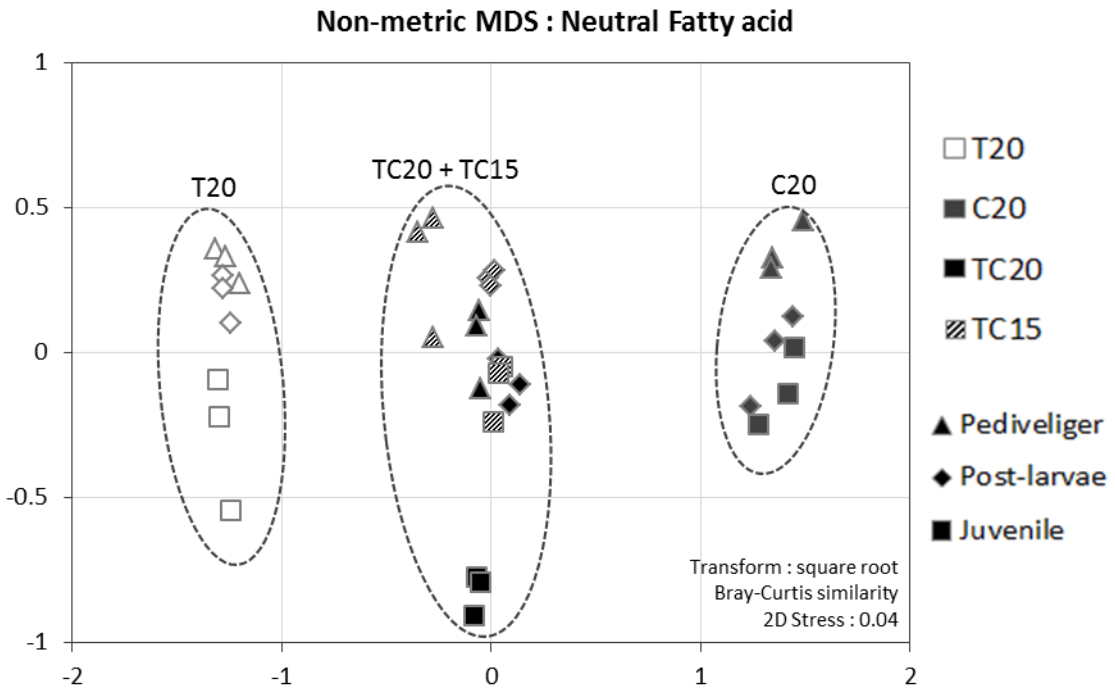


Figure 18: Non-metric MultiDimensional Scaling (n-MDS) on neutral fatty acid profiles for four rearing conditions and three developmental stage. Data are square root transformed, and the similarity matrix is based on the Bray-Curtis index. Dotted ellipses distinguish the three different diets (T, C and TC) as shown by permanova analyzes.

The n-MDS representations of dissimilarities for fatty acid profiles between different stages (pediveliger larva, post-larva and juvenile) and rearing treatment are shown according to either neutral (Figure 18) or polar lipid fractions (Figure 19). In the neutral fraction, the effect of the diet is clearly visible on fatty acids profiles of juveniles and distinguishes each of the three diets regardless of rearing temperature with mixed diets (TC20 and TC15) showing a mixture of the two mono-specific regimes (T20 and C20). Similar results were obtained in polar fraction of juveniles in addition to the distinctness of the pediveliger from post-larval and juvenile stages, suggesting a high metamorphosis effect on polar fatty acid profiles. Results of PERMANOVA analyzes showed a significant interaction effect between stages and rearing conditions on the neutral (df = 35, pseudo-F = 4.02, pseudo-p = 0.0003) and polar fatty acid profiles (df = 35, pseudo-F = 1.74, pseudo-p = 0.0455). However, the pair-wise tests were not significant.

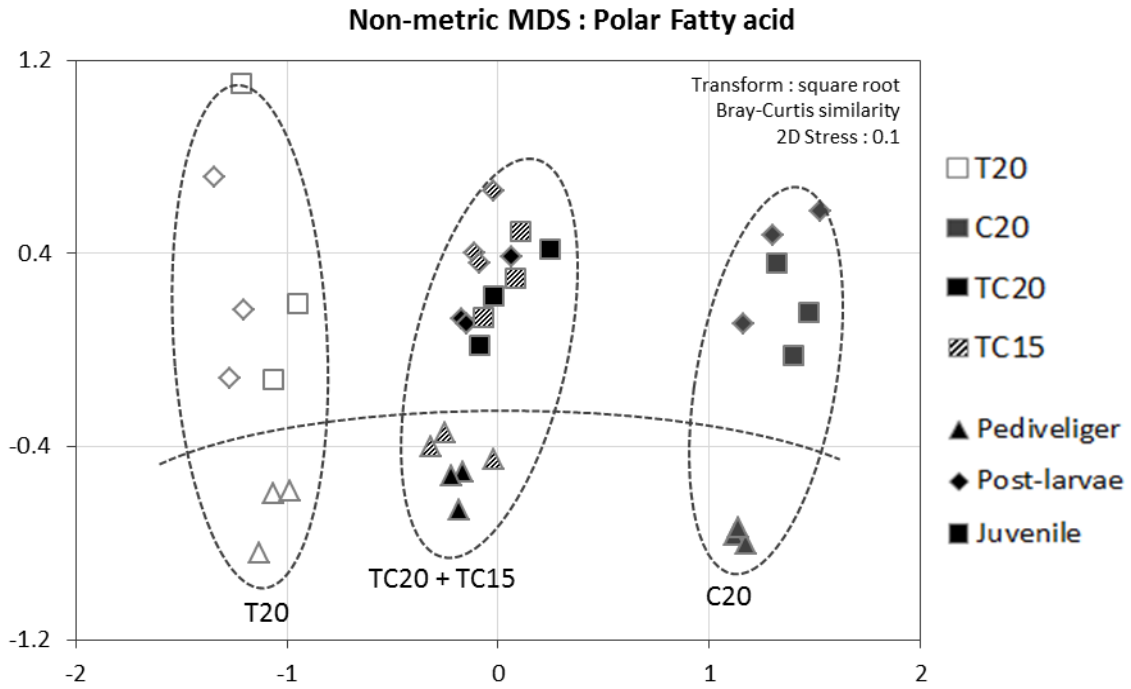


Figure 19: Non-metric MultiDimensional Scaling (n-MDS) on polar fatty acid profiles for four rearing conditions and three developmental stage. Data were square root transformed, and the similarity matrix is based on the Bray-Curtis index. Dotted ellipses distinguish the three different diets (T, C and TC) and dotted curve indicate the effect of the metamorphosis of polar fatty acid profiles as shown by permanova analyzes.

The percentages of similarity between each condition at juvenile stage are shown in Table 8 (neutral and polar fraction) which reveals that diet composition influences more fatty acids profiles than temperature rearing.

Table 8: Average similarity of fatty acid profile of each rearing conditions at juvenile stage. Polar and neutral fractions.

		T20	C20	TC20	TC15
Neutral	T20	95.48			
	C20	70.52	95.50		
	TC20	83.29	80.00	98.52	
	TC15	84.02	84.28	90.58	96.96
Polar	T20	91.81			
	C20	77.14	94.34		
	TC20	86.57	84.83	93.35	
	TC15	86.66	85.30	93.05	94.67

3.6.2 Fall velocity tube

As fall velocities are mostly dependent of the volume of one particle, the relationship between shell length and recruit's volume is shown in Annexe III. Fall velocity as a function of recruit's volume for each condition is presented in Figure 20. Regression tests were significant for each of the 8 regressions tested (four conditions and status either active or passive). There was no interaction between volume and status on fall velocities for batches T20, TC20 and TC15. ANCOVA analyzes showed that active individuals fell slower than passive individuals for T20 ($p = 0.013$) and TC15 ($p < 0.001$) conditions i.e. for these two conditions recruits were able to influence their fall velocity by their behavior.

For C20, there was a significant interaction between volume and status ($p = 0.009$); the slopes of regressions were thus not equal. So for this condition datasets were split into two subgroups (Figure 21); small and large individuals (volume less or higher than the median of 0.16 mm^3 respectively). New regression tests were then performed on transformed data (1/x). There were no more interactions between volume and status, neither for small nor large individuals. Differences in falling speeds were different between active and passive individuals only for small individuals ($p < 0.001$) while no significant effect was observed for larger individuals ($p = 0.744$). Only C20 individuals whose volume is less than 0.16 mm^3 (670 µm length) influenced their fall velocity by their behavior.

The size of recruits introduced into the fall velocity tube ranged from 431 to 1244 µm or 0.049 to 0.928 mm^3. The minimum and maximum measured fall velocities were 1.29 and 4.38 cm s^{-1} respectively. Various active behaviors were observed during the fall such as the opening of the valves or the exit, outside the shell, of structures such as the foot or siphons. However, the small size of the recruits made it difficult to observe systematically their behavior and therefore the ability of recruits to influence their speed of fall cannot be clearly linked to any particular behavior.

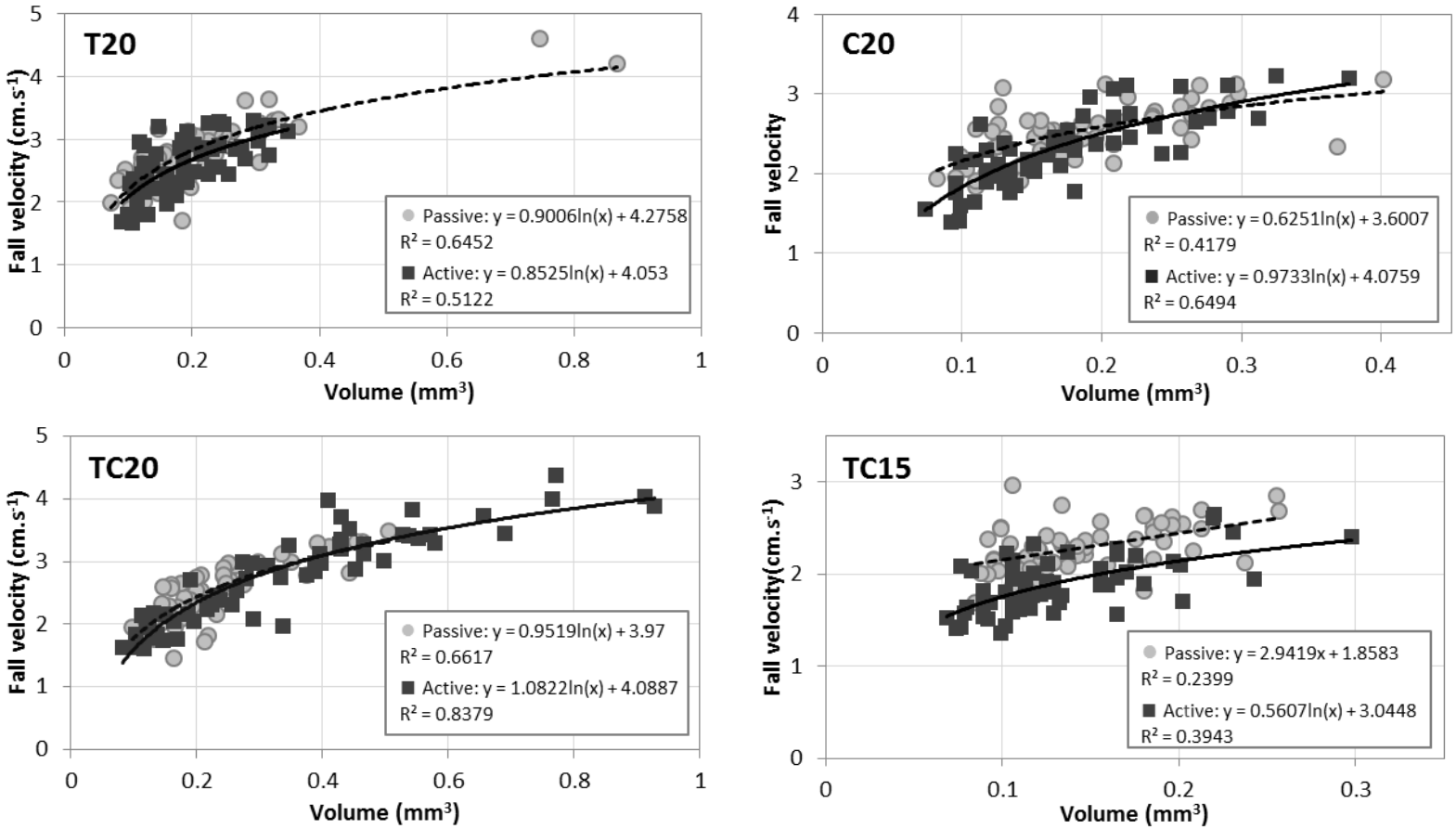


Figure 20: Relationships between fall velocity and recruit's volume for passive recruits (light gray) and active recruits (dark gray) of each treatment. Doted and continuous lines correspond respectively to regressions of passives and for recruits.

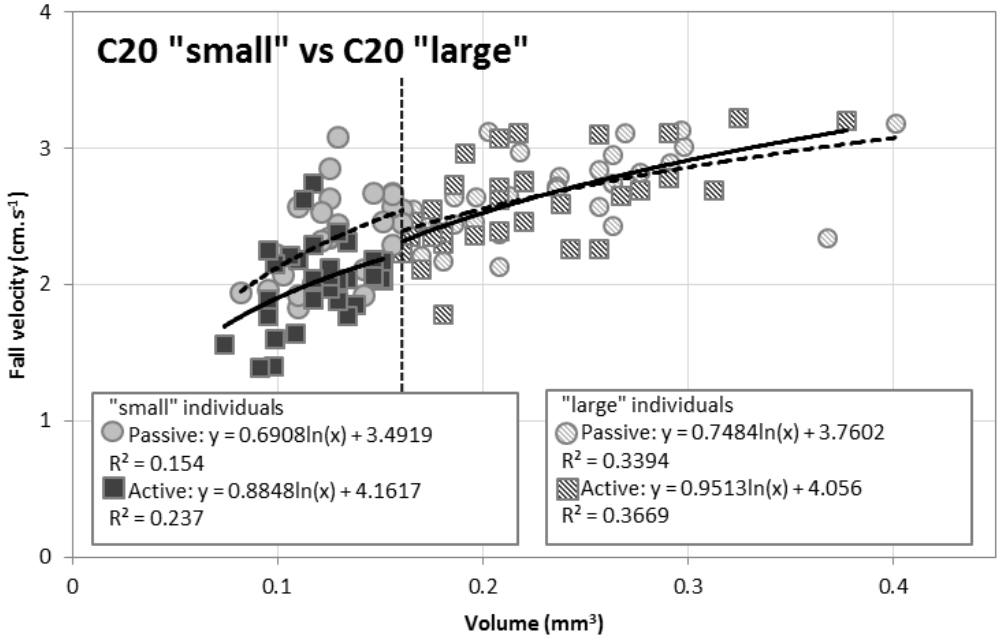


Figure 21: Relationship between fall velocity and recruit's volume for passive recruits and active recruits of two size classes ("small" and "large") of C20 condition. Doted and continuous curves correspond respectively to regressions of passives and for recruits and vertical dotted line correspond to med the median size of C20 (0.16 mm^3).

Differences of intercept between regressions of passive and active lots (Δ passive/active) make it possible to quantify the capacity of the recruits of each condition to influence their fall velocity. This parameter was calculated from the transformed data and is dimensionless. The higher the value, the more recruits are able to influence their fall velocity and thus their post-settlement dispersion potential. Δ passive/active values were 0.024, 0.0574, 0.0075 and 0.0855 respectively for T20, C20 (small individuals), TC20 (not significant) and TC15. The relationship between Δ passive/active and the TAG concentration is shown in Figure 22. The Δ passive/active is significantly correlated with the TAG concentration ($p < 0.001$, $R^2 = 0.859$).

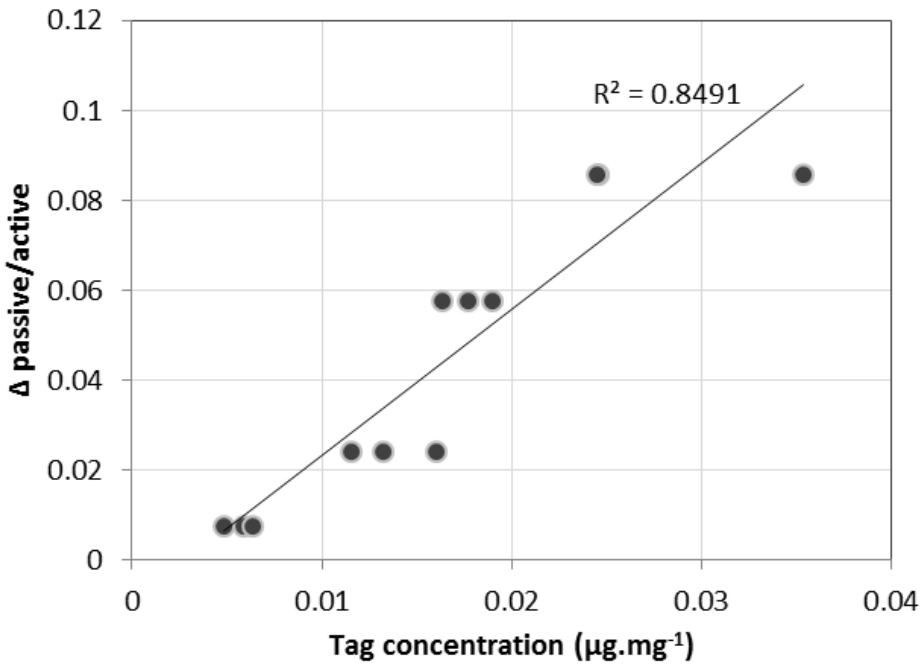


Figure 22: Relationship between Δ passive/active of all treatments as a function of TAG concentration of each replicates. ($n = 12$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.849$).

3.6.3 Benthic flume

Recruit retention rates did not significantly differ between T20 and TC20 conditions ($df = 11$, $F < 0.01$, $p = 0.988$). In contrast, the retention rate in the source zone was 6 time higher in fine than in coarse sediment treatment ($df = 11$, $F = 20.41$, $p < 0.001$) (Figure 23). The colonization rate of target zones was negligible with a maximum of 0.5 % cumulative recolonization on them.

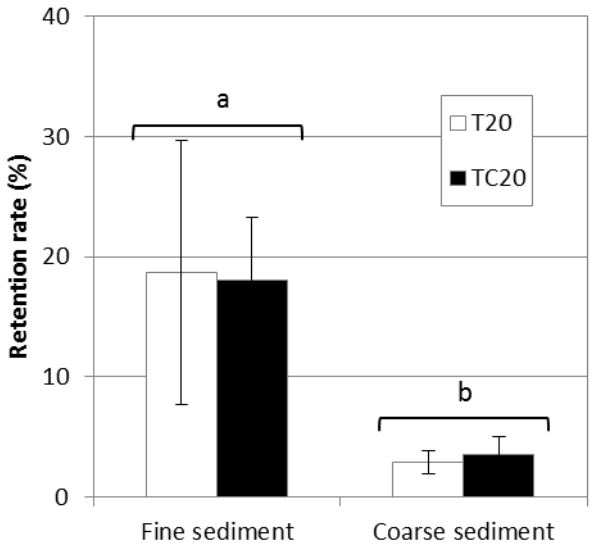


Figure 23: Retention rate of TC20 and T20 according to the sediment type of the source zone. 1000 recruits from each treatment at each experiment. Three replicates per type of sediment ($p < 0.001$). Different letters indicate significant differences (Tukey's test).

3.7 DISCUSSION

For the first time, the present study shows that post-metamorphic migratory behavior (i.e. the ability to influence fall velocity and thus dispersal potential) can relate on physiological status of young juvenile from an endobenthic bivalve species. The Δ passive/active parameter is considered here as a proxy of the ability of a recruit to modulate its fall velocity and a strong significant correlation with neutral lipids (TAG) accumulation has been observed. Thus, our hypothesis that the physiological status of newly-metamorphosed juveniles supports active secondary migration behaviors is confirmed. Juveniles accumulating more lipids are more active, showing higher potential for secondary migration. However, fatty acids composition of juveniles are not in the present study related to their secondary migration potential, but only to growth at larval and post-larval stages.

Lipids are the main source of energy for marine organisms (Bergé and Barnathan 2005). The two main classes of lipids for bivalve larvae are phospholipids and triglycerides, with structural role especially for the lipid membranes for phospholipids and energetic roles for triglycerides (Holland 1978, Gallager et al. 1986, Delaunay et al. 1992). The physiological state of bivalve's larvae and post-larvae relate essentially on the abiotic and biotic conditions to which they are submitted (Pechenik 1990, Pernet et al. 2007a). Their lipid compositions are therefore mainly influenced by their diet (Nevejan et al. 2003, Pernet et al. 2005, Gagné et al. 2010) but also by temperature (Pernet et al. 2007b, Rayssac et al. 2010, Barret et al. 2016). The influence of temperature on the accumulation of TAG varies according to the species probably and to their thermal preference. Ben Kheder et al. (2010) observed, as we did, a greater accumulation of lipid reserves at low-temperature in *Crassostrea gigas*, unlike Barret et al. (2016) who observed a greater accumulation of TAG at 20°C than at 12°C for the American lobster *Homarus americanus*. TAG content strongly influences biological performances at both larval and post-larval stages, positively correlated to survival and growth rates, but also to more efficient habitat prospection and selectivity during settlement (Thiyagarajan et al. 2002, Nevejan et al. 2003, Pernet et al. 2003b, 2004, Tremblay et al. 2007). TAG concentration is thus considered as an excellent indicator of the physiological quality of bivalves (Fraser et al., 1989). Whereas our work shows for the first time the influence of the physiological conditions on active drifting for young juveniles, Pernet et al. (2003) already showed that settlement behavior of larvae for habitat selection was directly linked to the larval TAG content. They demonstrated that individuals with higher accumulated energy content delayed their metamorphosis which could allow them to extent the phase of habitat/substratum selection and maximize post-settlement survival.

Furthermore, we observed for one monospecific diet at 20°C that smaller individuals fell slower than larger individuals. Our set of experiments do not allow to explain the origin of this difference either due to i) different TAG levels between the two size classes or ii) a same level of energy reserves for small and large recruits above a threshold volume dispersal cannot be controlled. However, these observations show that the

active dispersal potential of a recruit decreases with age, as already demonstrated for bysso-pelagic drift mechanisms (Sigurdsson et al. 1976). Indeed, mussel recruits would be able to produce byssus threads up to 2.5 mm. It might thus be suggested that, depending on the accumulated reserves (TAG content), after a threshold size/volume, the energy needed by recruits to influence their fall velocity, and therefore their dispersal, would become too great whatever the behavioral mechanism. Such threshold size/volume would therefore be related to both physiological state and to a size/volume passive effect.

In addition, Marshall et al. (2003) and Pechenik et al. (1998) have demonstrated that trophic conditions during the larval phase could have delayed impacts on post-metamorphic rather than larval life. Such "latent effect" is particularly critical in case of food deficiency (quantity and/or quality) at the larval stage by decreasing biological performance after metamorphosis. In fact, the recruits' performances (survival, growth etc…) will therefore not only reflect post-metamorphic biotic and abiotic conditions, but also previous larval conditions. On the other hand, the desperate larval hypothesis developed in the 50' (Knight-Jones 1953; Wilson 1953) argues that during the competence phase the larva consume its energy reserves until a threshold value below which its selectivity for suitable settlement sites decreases until no choice can be made. This may thus lead to a primary settlement on unsuitable habitats rather than risking death before metamorphosis (Botello and Krug 2006). Secondary migrations can allow settled post-metamorphic stages onto unsuitable sites (as in the case of the desperate larval hypothesis) to leave and reach a more favorable habitat for their development (Armonies 1994b, Olivier et al. 1996b). Moreover, older larvae, which have delayed their metamorphosis and thus have less energy contents, should exhibit also lesser abilities to undergo post-settlement migrations.

In our fall tube experiments, we were not able to systematically and clearly identify the specific behaviors of *V. verrucosa* modulating the fall velocity, as the recruits were too small for a direct observation. However, we suspect that valves' opening and to a lesser extent foot/siphons protruding could have a major role in decreasing the fall speed by increasing the shear drag in comparison to production of byssus filaments (bysso-pelagic drifting). The energy cost of bysso-pelagic drifting never has been estimated, but similar

byssus filament production can represent 15 % of the total energy budget of adults (Griffiths and King 1979, Hawkins and Bayne 1985) and even more under stress conditions (Cheung et al. 2006). Adults in poor energetic condition, invest less energy in byssogenesis with lower production of thread having lower diameter (Babarro et al. 2008, Hennebicq et al. 2013). We can thus assume that for the warty-Venus, energy costs related to bysso-pelagic drifting could be relatively high for young metamorphosed stages leading to favor valves' opening as a more energy-efficient behavioral mean of active secondary dispersal. Once said, the interpretation of the positive relationship between TAG content and active dispersal efficiency, involving such low energetic consuming behavior, is thus difficult. However, the cost of dispersal is not limited to the metabolic component of migratory behavior, but also includes temporal, risk and opportunity parts (Bonte et al. 2012). Temporal costs represent the time invested in dispersal that cannot be dedicated to other functions, such as feeding. Risk costs are related to greater probabilities of mortality during dispersal (Hiddink et al. 2002), while opportunity costs result to hazards of reaching unsuitable habitats during secondary migrations. Within that context, recruits which have not accumulated enough energy/reserves to sustain all the costs associated to post-settlement dispersal should not migrate. There is thus a tradeoff between the fitness advantage to disperse after settlement and the costs and risks that are function of the physiological state of the recruit and therefore of its life history. As an example, such mechanism has been demonstrated for fish migrations in response to seasonal changes in predation and growth (Brönmark et al. 2008). Migration mechanisms are then the result of seasonally fluctuating trade-offs between predator avoidance and foraging gains.

While adults of warty Venus preferentially inhabit in coarse soft-sediment habitats (Tebble 1966, Poppe and Goto 1993, Arneri et al. 1998), our flume results show increased recruit retention rates in fine over coarse sands. Such change in substrate preference between adults and recruits could suggest the existence of nursery areas associated to fine sands and secondary migrations once a refuge size reach to colonize the main adult populations as already demonstrated for *Macoma balthica* in the Wadden Sea (Beukema and de Vlas 1989).

Various factors may account for the existence of such primary fixation zones such as the nature of the substratum, with some species preferentially fixing on filamentous substrata (Eyster and Pechenik 1988, Dobretsov and Miron 2001). Selection of a primary settlement microsite could also be related to the diet as young bivalves are able to feed by using their foot (pedal feeding) on microphytobenthic biofilms (Gatenby et al. 1997, Beck and Neves 2003) or to chemotaxis perception of cues often associated to bacterial biofilms (Hadfield 2011b). Moreover, nursery areas could limit adult-recruits competition (Porri et al. 2008) that can lead to a decrease of settlement success due to cannibalism, competition for space or food and to the bioturbation activity of adults (André et al. 1993). Finally, several features restricted to fine sediment habitats should be sufficiently positive at the settlement / metamorphosis period to justify costs and risks of secondary migrations. Indeed, Forêt et al. (under review in Aquatic Living Ressources) showed that whereas the migration potential of *V. verrucosa* recruits was relatively low compared to other bivalve species, such disadvantage could be compensated by low post-larval growth rates that indirectly increase the temporal windows of migration. In addition, as suggested in our study, metabolically inexpensive migration behaviors (valve opening) would also limit the energy risk associated with dispersal.

To conclude, we produced four batches of warty Venus recruits with different physiological profiles by varying rearing temperature and diet composition. These four batches were particularly contrasted in terms of TAG content and to a lesser extent in terms of fatty acid profiles. Then, we used these recruits to test the influence of recruits' physiology on their ability to influence their post-settlement dispersal by their behavior and

also on their potential for sediment selection during their first weeks of life after metamorphosis. The individuals with the highest energy contents were most likely to influence their fall speed, which is a proxy for potential post-settlement dispersal. This confirms our hypothesis that the migration potential of bivalve recruits is influenced by their physiological status, more particularly by the amount of energy accumulated, and therefore by the environmental and trophic conditions encountered during the larval and post-larval stages. Although we did not observe any influence of physiology on substrate selection processes, we have, on the other hand, shown a clear preference of warty venus recruits for fine sediment, whereas adults of this species have clearly a preference for coarse sediment habitats, thus suggesting significant secondary migration mechanisms.

3.8 ACKNOWLEDGMENTS

This study is a part of the HEIMa (Habitats, species and marine interactions) action program, integrated within the DRIVER workpackage (Determinism of bivalves recruitment under environmental and anthropic constraints). This research was sustained by the Conservatoire de l’Espace Littoral (CEL) and the Syndicat Mixte des Espaces Littoraux de la Manche (SyMEL), and funded by the Agence de l’Eau Seine Normandie (AESN), the Fondation Total, the Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement (DREAL) de Basse-Normandie and the Conseil de Recherches en Sciences Naturelles et en Génie du Canada (CRSNG). The present experimentation was supported by the Ressources Aquatiques du Québec (RAQ) network. We thank the Centre de Recherche et d'Enseignement sur les Systèmes Côtiers (CRESCO, MNHN, Dinard, France), for all the technical and logistic supports. Finally, we would also like to thank Remi Chausse, Virgile Quillien, Arnaud Huvet and Pierrick Le Souchu from Ifremer for their help in animal maintenance.

SYNTHESE GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES

SYNTHESE

Ce projet de recherche consistait à étudier les migrations secondaires des recrues bivalves en développant une triple approche mêlant écologie, éthologie et physiologie, ceci afin de répondre à trois principaux objectifs qui étaient :

1° Estimer le poids potentiel des migrations secondaires dans les habitats de sédiments grossiers jusqu'à ce jour très peu étudiés ;

2° Identifier des facteurs environnementaux, et plus spécifiquement ceux de l'environnement trophique en relation avec l'hydrodynamisme, qui contrôlent ces processus

3° Évaluer les potentielles interactions entre migrations secondaires et physiologie des recrues

En combinant approches écologiques, éthologiques et physiologiques en milieu naturel et en conditions expérimentales nous avons montré l'importance des mécanismes de dispersion post-fixation chez plusieurs espèces des habitats de sédiments grossiers. De plus, à notre connaissance, ce projet de recherche constitue la première étude mettant en évidence le rôle de processus physiologiques sur les mécanismes de migrations post-fixation des recrues de bivalves et cela de différentes manières. Dans cette partie, une synthèse des résultats obtenus dans les trois chapitres sera faite afin de montrer leur complémentarité et de souligner l'importance des mécanismes physiologiques, en lien avec l'environnement trophique, sur les migrations secondaires de bivalves. Enfin, dans une dernière partie, des perspectives de recherche découlant des résultats obtenus dans ce projet seront évoquées.

Importance des migrations secondaires dans les habitats de sédiment grossier

Le suivi de la dynamique des migrations secondaires in situ a montré qu'il existe d'importants mécanismes de migrations secondaires de bivalves dans les habitats de sédiments grossiers. Ces mécanismes de dispersion post-fixation concernent 24 taxons de bivalves sur les trente identifiés dans l'habitat étudié confirmant que de nombreuses espèces réalisent de telles migrations (Sigurdsson et al. 1976), nous avons démontré cette particularité dans des habitats de sédiments grossiers ou les espèces et les conditions hydrodynamiques au niveau de la couche limite benthique diffèrent des habitats majoritairement étudiés jusque-là. Par ailleurs, certains taxons comme les pectinidae, n'ont pas été retrouvés dans les assemblages de recrues meiofauniques mais ont été échantillonné dans la colonne d'eau. Ces individus, seraient en transit entre d'autres habitats que celui étudié, signe de l'importance de la dispersion post-fixation non seulement au sein de l'habitat étudié mais aussi dans tout l'archipel de Chausey. En effet, celui-ci est un écosystème particulièrement fragmenté en termes d'habitats (Godet 2008, Godet et al. 2009), aussi les résultats de ce projet de recherche, mais également les travaux récents de Barbier (2016) suggèrent que les mécanismes de migrations entre habitats (entre zone de nurserie et zone à fortes densités d'adultes) au sein de l'archipel de Chausey sont essentiels.

Des migrations secondaires ontogéniques actives

Dans un environnement avec un régime hydrodynamique aussi intense (jusqu'à 13 mètres de marnage) nous nous attendions à observer des migrations passives en périodes de plus fortes turbulences. Or, nous n'avons pas identifié de tels événements durant les 5 mois de suivi, aussi il serait intéressant d'explorer plus en détail le rôle de la nature des sédiments grossiers sur ces processus. Est-ce que, contrairement à ce qui est suggéré, les habitats de sédiments grossiers constitueraient des zones de refuges contre la dispersion passive? Barbier et al. (2016) ont démontré le rôle de nurserie pour les recrues de bivalves de certains habitats benthiques comme les habitats de sables grossiers à amandes de mer (*Glycymeris glycymeris*) ou des bancs de crépidules (*Crepidula fornicata*). La présence

d'espèces ingénieurs modifierait le substrat en lui donnant une structure tridimensionnelle ayant pour effet principal de le stabiliser en diminuant les contraintes hydro sédimentaires proches du fond. Si l'habitat étudié est sous l'influence de forts courants de marée, il est par contre très protégé de la houle étant situé au milieu de l'archipel et protégés par de nombreux ilots et enrochements. Les turbulences liées à l'action de vague ou du vent pourraient jouer un plus grand rôle dans les migrations passives, et des zones ainsi abritées de la houle pourraient être considérées comme des zones protégées.

Un événement majeur de migrations secondaires déconnecté de la dynamique hydro-sédimentaire, a été observé à l'automne 2014. Ces migrations actives sont liées au comportement des recrues. Elles ont été observées chez 4 des 5 espèces dominantes, ce qui montre leurs importances dans les habitats de sédiment grossiers. Ces migrations pourraient correspondre à des changements ontogéniques d'habitat c'est à dire des mécanismes de dispersion permettant aux espèces de quitter leur zone de nurserie pour rejoindre leur habitat préférentiel comme cela a déjà été décrit chez *M. balthica*. En effet, parmi les nombreux taxons identifiés, dont la plupart des dominants, beaucoup ne sont pas caractéristiques l'habitat de référence. Ce dernier correspondrait alors à un habitat de fixation primaire ayant une fonction de nurserie pour ces espèces. Les assemblages de recrues étaient ainsi dominés par des mactridés mais également par de nombreuses recrues de moules habituellement fixées sur des substrats rocheux dans l'archipel de Chausey. Pour les moules, nous avons ainsi observé une fixation primaire massive sur un substrat meuble dans un écosystème ou les substrats rocheux sont présents et colonisés par des moules adultes. Dans de futures études, il serait intéressant de coupler un suivi des migrations secondaires en substrat meuble à un suivi du recrutement sur les substrats durs, pour valider la probable fixation secondaire des jeunes moules provenant d'un habitat de substrat meuble sur des rochers ou sur des moulières situés à proximité, comme cela est suspecté au vu des résultats du chapitre 1. De telles expériences permettraient de valider une version alternative de la théorie de fixation primaire/secondaire de Bayne (1964) où la fixation primaire ne se ferait pas sur un substrat filamenteux mais sur un substrat meuble grossier. Il restera à mettre en évidence les tenants et les aboutissants d'une telle stratégie. De la

manière analogue, nous avons montré en conditions expérimentales (Chapitre 3) une préférence des recrues de praires pour du sédiment fin à l'inverse des adultes qui sont reconnus pour préférer du sédiment grossier ou des bancs de maerl. Il serait également pertinent de corroborer ces observations in situ, là encore, en couplant des suivis des fixations primaires et secondaires dans plusieurs habitats à un suivi des migrations secondaires. Des méthodes de marquage et recapture pourraient également être employées pour suivre la dispersion des recrues entre plusieurs habitats benthiques (Norkko et al. 2001).

Fenêtre temporelle de migrations secondaires

La limite du potentiel de dispersion secondaire des bivalves a souvent été considérée quasi exclusivement en termes de taille. C'est-à-dire que l'on cherche habituellement à déterminer une taille seuil à partir de laquelle une recrue devient exclusivement benthique et n'est plus concernée par les processus de dispersion post-fixation. Nos résultats montrent, qu'en régime mégatidal, cette taille varie fortement et surtout très rapidement en fonction du synchronisme entre le moment d'arrivée de la larve sur le sédiment et la cyclicité du régime hydrodynamique. En effet, une larve se fixant sur le sédiment en période de vives-eaux n'aura pas les mêmes conditions hydrodynamiques et donc le même potentiel de migration qu'une larve arrivant en période de morte-eau. De plus, il est difficile des d'espèces différentes de taille similaire comme les formes et surtout les taux de croissance varient entre les espèces. Aussi, il nous est apparu qu'il serait plus judicieux de fonctionner en termes de périodes temporelles ou d'âge plutôt que de taille. Nous proposons ainsi le concept de « fenêtre temporelle de migration secondaire » période durant laquelle une recrue va être susceptible de reprendre sa dispersion après une première fixation avec le substrat. Ce concept permet de mieux appréhender la dynamique temporelle de migration notamment en lien avec la cyclicité des conditions hydrodynamiques en régime méga-tidal. Par ailleurs, elle sera fortement modulée par les taux de croissance post-larvaires influencés essentiellement par la température et les

conditions trophiques. Plus une larve grandit vite, plus sa fenêtre temporelle de migrations secondaires sera réduite.

Premières évidences de l'influence de la physiologie et de l'environnement trophique sur les migrations secondaires

A notre connaissance, ce projet de recherche constitue la première étude mettant en évidence le rôle de processus physiologiques sur les mécanismes de migrations post-fixation des recrues de bivalves et cela à différents niveaux. Le « *trophic migration trigger* » (TMT) ou « déclencheur trophique de migration » a ainsi été proposé pour conceptualiser la synchronisation entre un évènement de migrations secondaires actives et un bloom de nanoeucaryotes. Pour expliquer cela, nous faisons l'hypothèse que les recrues migreraient quand leur principale source de nourriture est abondante dans le milieu pour mieux supporter le coût supplémentaire lié aux migrations actives, notamment le coût énergétique des comportements actifs de migration comme la dérive bysso-pélagique. Le TMT fait directement écho au « *trophic settlement trigger* » (TST) ou « déclencheur trophique de fixation » développé à partir d'observations in situ par Toupoint et al. (2012) et qui a été confirmé ensuite par Barbier (2016) dans l'archipel de Chausey : la fixation primaire des recrues de bivalves est stimulée par des blooms de picoeucaryotes mais également par des changements de qualité de la ressource. Les travaux en conditions expérimentales de Jolivet et al. (2016) ont montré que pour le TST, il existe un lien trophique direct entre les picoeucaryotes et les larves de bivalves qui ingèrent et assimilent les microalgues. Si nos expériences *in situ* (chapitre 1) ne permettent pas de valider, que dans le cas du TMT, il existe un lien trophique direct entre le bloom de nanoeucaryotes et les migrations secondaires (et leur coût énergétique), nos expériences en tube de vitesse de chute (chapitre 3) vont clairement dans ce sens. Nous avons montré que plus les recrues accumulaient des réserves énergétiques, sous forme de triglycérides, plus elles étaient capables d'influencer leur vitesse de chute et donc leur dispersion. Aussi, le TMT permettrait aux recrues d'accumuler davantage de réserves énergétiques pour assurer le coût des comportements actifs de migrations secondaires voir éventuellement de

reconstituer ces réserves après un événement de migration actif. Ces résultats sont particulièrement novateurs et soulèvent donc différentes nouvelles problématiques. Premièrement, il serait intéressant de valider la notion de TMT dans d'autres écosystèmes et en conditions expérimentales. On peut également se poser la question si d'autres classes de cellules eucaryotiques peuvent également déclencher de telles migrations ou si au contraire le TMT est lié à un bloom de certaines espèces en particulier. De plus, il serait essentiel d'estimer les coûts énergétiques des différents comportements de migration secondaires comme la dérive bysso-pélagique. Des études bioénergétiques sur ces processus permettraient de valider notre hypothèse que le TMT est justement un moyen de supporter le coût de ces comportements de migrations.

Différentes stratégies migratoires post-fixations

Par ailleurs, comme décrit dans le chapitre 3, le coût de la dispersion ne se résume pas au simple coût métabolique du comportement de migration, mais inclut également les coûts temporels, « les coûts du risque » (« *Risk costs* ») et les coûts d'opportunités (Bonte et al. 2012). Les coûts temporels correspondent au temps investi dans la dispersion qui ne peut être investi dans d'autres fonctions. Les fenêtres temporelles de migration secondaires calculées à partir des vitesses de chutes font écho à ce coût temporel ; elles correspondent à proxy de celui-ci même si elles correspondent plus à la durée potentielle qu'à la durée effective des migrations secondaires. Dans le cas des migrations post-fixation le « coût du risque » correspond essentiellement au risque accru de prédation lorsque les individus sont en mouvement dans la colonne d'eau. Hiddink et al. (2002) a montré que pour limiter la prédation par les poissons, les recrues de *M. balthica* ont tendance à migrer la nuit alors que la pression de prédation est moins forte. Enfin, le coût d'opportunité correspond globalement au risque de ne pas trouver d'habitat favorable lors de la fixation secondaire. Certains mécanismes de fixations grégaires, où la présence d'adultes stimule la fixation des recrues, favoriseraient le retour des recrues dans l'habitat des géniteurs et limiteraient donc ce risque. De la gestion de ces différents coûts de migration découle des stratégies migratoires contrastées (Piersma 2014).

Au vu de nos résultats, nous proposons ici deux stratégies de migrations secondaires, pour *M. edulis* et *V. verrucosa* (Tableau 9). La praire se caractériserait par des comportements migratoires peu coûteux énergétiquement et par des fortes vitesses de chute et donc un faible potentiel de dispersion. Cependant, comme son taux de croissance est limité, sa fenêtre de migration est plus importante. Elle migrerait moins vite, mais sur une période plus longue, c'est la stratégie dite de la « tortue ». A l'inverse, la moule se caractérise par un fort potentiel de dispersion lié à son comportement de dérive bysso-pélagique au coût énergétique supposé important. Mais les forts taux de croissance post-larvaires de la moule (jusqu'à trois fois plus élevés que la praire) ont pour effet de réduire les fenêtres de migrations, c'est la stratégie du « lièvre » : migrer vite et loin, mais sur une faible période de temps. On a donc deux stratégies différentes ; la praire limitant le coût énergétique alors que la moule minimiserait plutôt le coût temporel des migrations secondaires. Cependant, contrairement à la fable de La Fontaine, l'importance des mécanismes de migrations secondaires chez les mytilidés laisserait supposer que la stratégie du lièvre pourrait être la plus efficace en termes de dispersion. De plus, les deux stratégies pourraient être retrouvées chez une seule et même espèce : des conditions trophiques et environnementales qui limiteraient les taux de croissance des recrues de moules pourraient inciter les recrues à adopter une stratégie de la « tortue » et à ne pas effectuer de dérive bysso-pélagique et donc de limiter les coûts énergétiques. Les recrues pourraient adapter leur stratégie migratoire en fonction de leur statut physiologique et donc des conditions environnementales.

En termes de processus évolutif, des tels mécanismes de compromis (« *trade-off* ») entre contenu énergétique, potentiel et mécanismes de dispersion ont été particulièrement étudiés en biologie végétale pour les mécanismes de dispersion des graines (Westoby et al. 1996). Les graines dispersées par le vent (Anémochorie) sont petites (fort potentiel de dispersion) mais raison de la distribution éolienne aléatoire (les graines sont passives contrairement aux recrues de bivalves) les pertes sont importantes (coût du risque) aussi il est nécessaire de produire de nombreuses graines pour assurer la dispersion (c'est le cas du pissenlit, *Asteraceae sp*, par exemple). A l'inverse, des espèces se dispersant par gravité

(barochorie) ont tendance à faire moins de graines, mais des plus grosses et qui vont se disperser moins loin (cas du chêne, *Fagaceae sp*). C'est un exemple, de deux stratégies de dissémination (parmi beaucoup d'autres) en lien avec la gestion des différents coûts liés à la dispersion.

Tableau 9 : Stratégies de migrations secondaires actives chez la moule bleue *M. edulis* et la praire *V. verrucosa*.

	Moule bleue	**Praire**
Migration ontogénique	Oui	Oui
Changement d'habitat	Meuble → Rocheux	Fin → Grossier
Mécanisme comportemental	Dérive bysso-pélagique	Ouverture des valves, sortie du pied ou des siphons
Potentiel de dispersion (Vitesse de chute)	+++	+
Coût énergétique	**+++**	**+**
Taux de croissance	+++	+
Fenêtre temporelle de migration	+	+++
Coût temporel	**+**	**+++**
Coût du risque (prédation)	**+/- (Migrations nocturnes) ?**	
Coût des opportunités	**+/- (Fixation grégaire) ?**	
Stratégie	« Lièvre »	« Tortue »

En effet, d'une manière générale les organismes disposent d'une quantité limitée de temps et d'énergie. Pour assurer leur bon développement, les organismes vont chercher à maximiser les ressources accumulées par l'organisme et/ou à optimiser l'utilisation de ces ressources. Des modifications adaptatives de formes (cf. formes des coquilles de moules en milieu exposé à la houle) ou de fonction (stratégie de dispersion) qui vont impliquer des compromis vont ainsi permettre aux organismes de s'adapter aux conditions particulières

de leur milieu. Ainsi les migrations secondaires résultent de compromis entre différents facteurs physiques, trophiques, éthologiques et physiologiques afin de favoriser le développement des jeunes recrues et donc le renouvellement des populations (succès du recrutement).

Les résultats présentés dans les chapitres précédents sont synthétisés dans un schéma conceptuel des migrations secondaires qui met en avant les interactions entre processus hydrodynamiques et trophiques. Nous proposons ici deux schémas de migrations secondaires, l'une pour la moule bleue réalisant la dérive bysso-pélagique et l'autre pour la praire (Figure 24).

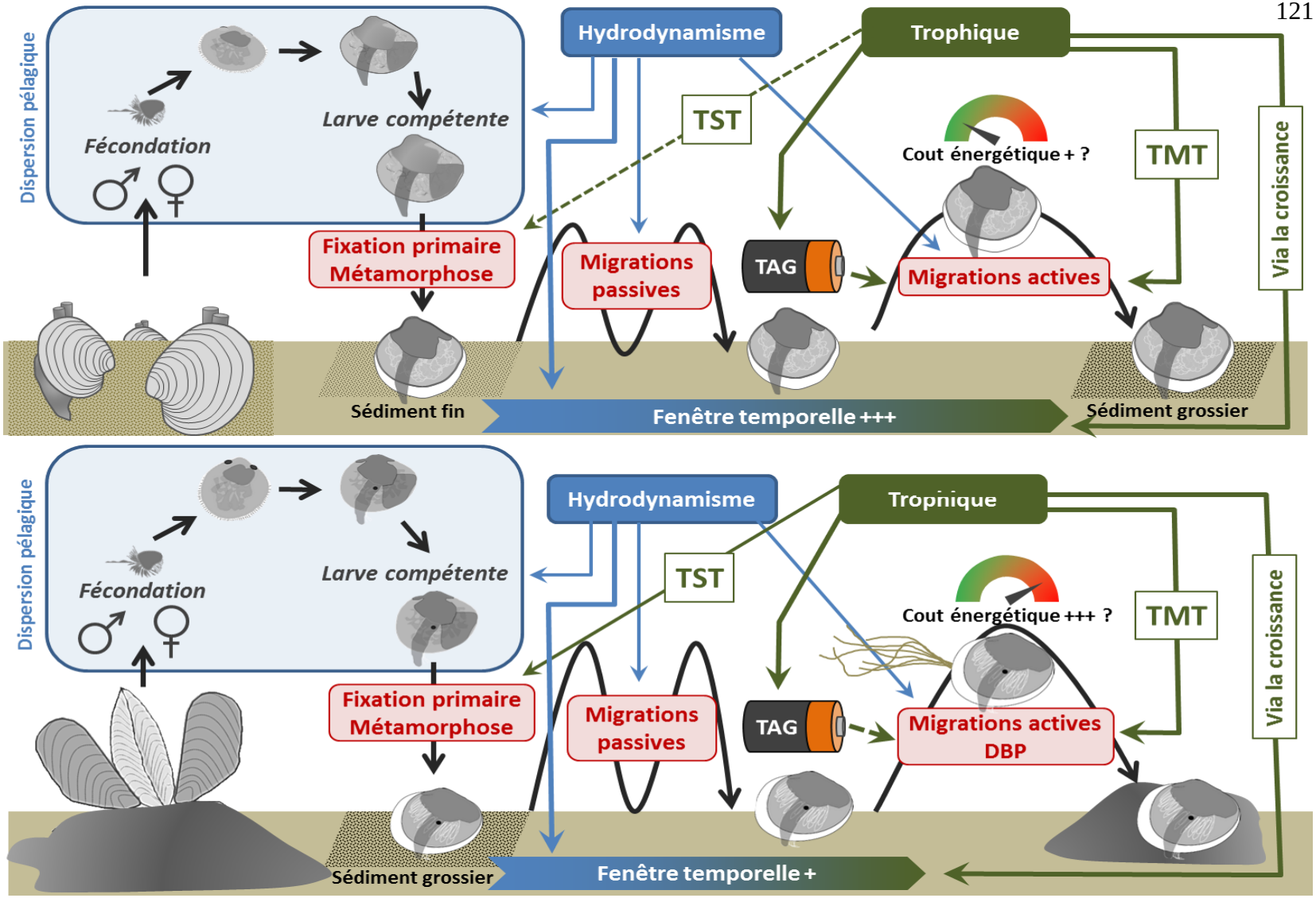


Figure 24 : Schéma conceptuel des migrations secondaires chez la praire *V. verrucosa* et la moule bleue *M. edulis* (TST : « *Trophic Settlement Trigger* », TMT : « *Trophic Migration Trigger* », DBP : Dérive Bysso Pélagique, TAG : Triacylglycérols)

PERSPECTIVES DE RECHERCHES

Le TMT dans d'autres environnements ?

Le TMT a été démontré dans un écosystème tempéré typique des environnements eutrophes. Ce sont des environnements peu limités en nutriments et définis par une ressource trophique relativement abondante et diversifiée. A l'inverse, les systèmes oligotrophes sont peu productifs et leur réseau trophique est surtout basé sur une production hétérotrophe et des rares blooms d'autotrophes qui bouleversent la dynamique trophique (Trottet et al. 2007). Le TST a d'abord été démontré dans de tels environnements et au vu de la relation entre physiologie et capacités migratoires post-fixation, nous supposons que le TMT serait d'autant plus essentiel dans des environnements peu productifs. Comme évoqué précédemment, il serait intéressant de valider le TMT dans d'autres écosystèmes comme les milieux polaires qui sont caractérisés par une faible productivité et une forte saisonnalité ou encore en milieu tropical où les invertébrés marins doivent faire face à la limitation en nourriture et à sa microrépartition (Marañón et al. 2000, Palmer et Totterdell 2001). En effet, il serait logique que dans des environnements pauvres en nourriture les événements de migrations actifs couteux en énergie seraient d'autant plus corrélés avec les blooms phytoplanctoniques que ceux-ci sont plutôt rares et furtifs.

Facteurs biotiques

Ce projet de recherche met en avant l'importance de facteurs biotiques, en l'occurrence trophiques, sur la dispersion secondaire des bivalves. Si le rôle des conditions hydrodynamiques dans ces processus est aujourd'hui relativement bien estimé, la composante biotique reste, à notre avis, encore sous-estimée. En dehors des aspects trophiques qui, comme énoncés précédemment sont à approfondir, il serait pertinent d'étudier plus en détail le rôle des interactions biotiques dans les migrations secondaires. Comme énoncer à la fois dans l'introduction et dans les différents chapitres, les relations intra et interspécifiques sont souvent énoncées ou plutôt suggérées comme étant des

facteurs importants dans des processus de migrations des recrues. Concernant les relations intraspécifiques, certains auteurs décrivent des mécanismes de fixation grégaires alors que d'autres observent plutôt une séparation entre les jeunes recrues et les adultes (voir introduction pour les références). Ces observations opposées sont-elles dues à des stratégies différentes entre les espèces et/ou à des patrons de migrations qui changent (spatialement et temporellement) en fonction des conditions du milieu, comme par exemple une forte compétition intraspécifique. Si la pression de prédation, qui est plus forte sur le bas de l'estran, a été évoquée par Beukema et de Vlas (1989) comme facteur justifiant la migration des recrues sur les vasières de la partie supérieure de l'estran, cela reste encore à confirmer. Le rôle de la macrofaune, et plus largement des relations interspécifiques, est beaucoup plus documenté pour de la fixation primaire que pour des mécanismes post-fixations. Par exemple, la présence de certains prédateurs comme des crevettes ou des copépodes inhiberait la fixation primaire de certaines espèces benthiques tels les bivalves (Dahms et al. 2004, Pillay et al. 2007). Griffiths et Richardson (2006) ont montré que lorsque des individus de *M. balthica* sont exposés à des effluents de leur principal prédateur (*C. maenas*) ceux-ci s'enfouissent deux fois plus profondément et cela sur une période de plusieurs jours. De la même manière que pour éviter un polluant les recrues commencent par s'enfouir dans le sédiment puis à initier une dérive bysso-pélagique quand la contamination devient trop forte. On peut supposer qu'en présence de prédateurs, les jeunes recrues de bivalves pourraient reprendre leur dispersion pour éviter d'être prédatés. Enfin, il pourrait également être intéressant de se pencher sur les interactions entre bioturbateurs et migrations secondaires. Des espèces de la macrofaune benthique stabilisent le sédiment, comme certains annélides tubicoles (Passarelli et al. 2012) alors que d'autres espèces, bioturbatrices, déstabilisent celui-ci (Volkenborn et Reise 2007) et pourraient potentiellement être à l'origine des migrations secondaires non désirées. Ils pourraient également justifier une exclusion des jeunes individus sensibles à la bioturbation dans les habitats à forte densité de bioturbateurs avant un retour dans ces habitats par des migrations secondaires orientées.

L’impact des effets latents sur les migrations secondaires serait également intéressant à prendre en compte. Les effets latents correspondent aux mécanismes biologiques qui s’expriment à retardement, ici on pense surtout aux conditions environnementales de la phase larvaire qui vont avoir des effets durant la phase post-larvaire (Pechenik 2006). Par exemple, un manque de nourriture durant la phase larvaire ne va pas nécessairement impacter les taux de croissance de cette phase, mais pourrait s’exprimer durant la phase post-larvaire. Au vu de nos résultats, on peut supposer que les capacités de migrations secondaires actives dépendantes des réserves énergétiques seraient liées non seulement aux conditions durant la phase post-larvaire mais également durant la phase larvaire pélagique. De même, l’investissement maternel est également un facteur pouvant influencer les mécanismes de dispersion (Fronhofer et al. 2015) particulièrement chez les espèces lecitotrophes. De plus, comme l’état physiologique des jeunes recrues dépend également de leurs caractéristiques génétiques (Innes et Haley 1977, Myrand et al. 2002), certaines différences de mécanismes migratoires pourraient être liées à des différences de patrimoines génétiques entre individus ou entre populations.

Changements climatiques

Dans le contexte actuel, on peut se poser la question de l’impact des changements globaux sur les mécanismes de migration secondaires et plus particulièrement sur le TMT. Les travaux d'Edwards et al. (2004) mettent en avant l’impact négatif des changements climatiques sur les cycles phénologiques comme les migrations. Des changements de composition ou de dynamique de la communauté phytoplanctonique pourraient mener à des asynchronies (« *mismatch* ») entre différents niveaux trophiques. En effet, le compartiment phytoplanctonique va peut-être, sous l’effet des changements climatiques être sujet à différentes évolutions comme, par exemple, une augmentation de la proportion de dinoflagellés au détriment des diatomées (Hernández-Fariñas et al. 2014, Brito et al. 2015). Le réchauffement climatique pourrait changer radicalement les régimes et dynamiques trophiques dont dépendent les communautés d’invertébrés marins benthiques. Aussi, on pourrait assister à plus ou moins long terme à des changements dans la dynamique des

blooms automnaux ou à des modifications des communautés phytoplanctonique (plus de cellules de petite taille comme du picophytoplancton) qui impacteraient le TMT. L'impact de tels processus sur le recrutement serait d'autant plus important que la fixation primaire pourrait aussi être affectée par un risque d'asynchronie du déclencheur trophique de fixation (TST).

Changements d'habitats et connectivité entre habitats

Comme énoncé précédemment nos résultats montrent d'importants mécanismes de migrations secondaires qui correspondent à des changements ontogéniques d'habitats accompagnés de changement du substrat assez radicaux comme chez la moule qui passerai d'un habitat de substrat meuble à un habitat de substrat dur. Aussi nos résultats montrent, encore une fois, l'importance des migrations secondaires dans la notion de connectivité inter habitat. Nous rejoignons ainsi les conclusions de Pilditch et al. (2015), une meilleure connaissance de la dispersion post-fixation est un élément clef pour la compréhension du fonctionnement des écosystèmes benthiques, notamment en termes de réponses aux perturbations locales et au déclin de certaines populations d'invertébrés marins benthiques. Il est nécessaire des continuer à acquérir des connaissances sur ces processus.

Perturbations anthropiques

La pression anthropique étant de plus en plus forte sur les écosystèmes marins, il serait judicieux d'appréhender les effets des perturbations anthropiques sur les migrations secondaires. Le rôle de quelques polluants dans le déclenchement de dispersion post-fixation a déjà été démontré, aussi quel est impact des nombreuses molécules retrouvées toujours plus nombreuses dans l'environnement (Kümmerer 2009) sur ces processus alors que l'influence de certaines substances, comme des composés pharmaceutiques, sur la fixation primaire a déjà été mise en évidence (Dobretsov et Qian 2003). D'autres activités humaines pourraient également influencer les migrations secondaires. Si ces dernières ont été identifiées comme des processus permettant de recoloniser des zones déstabilisées par la

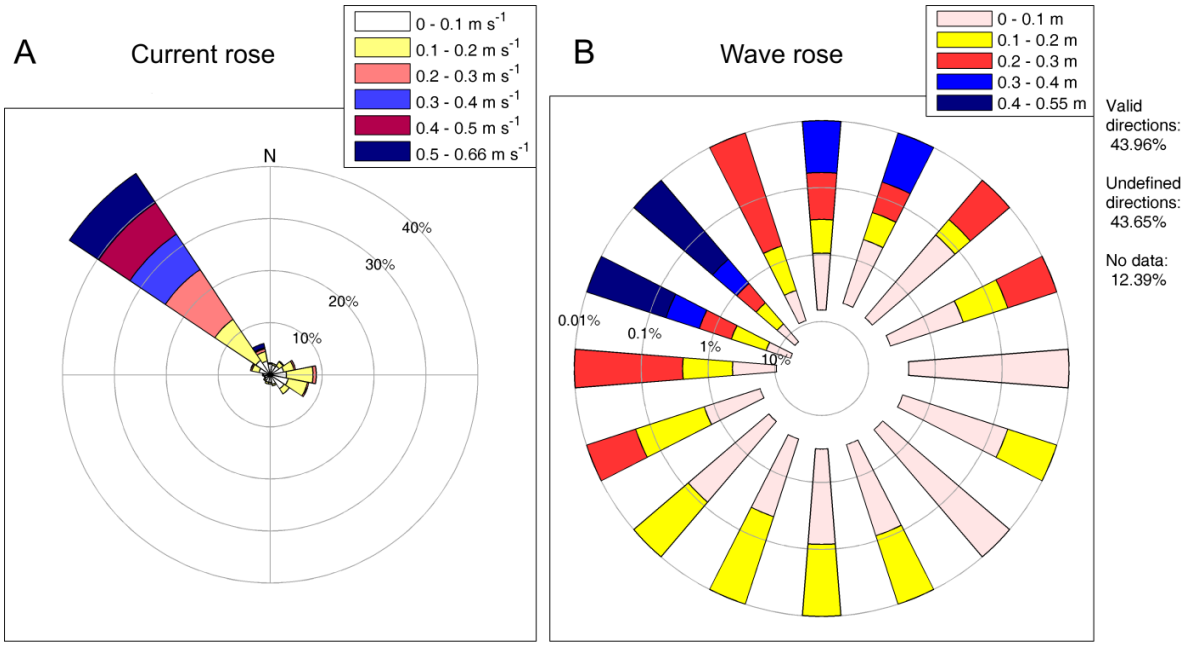
pêche à pied par ratissage (Toupoint et al. 2016), à l'inverse, on peut se poser la question de l'impact de certaines pratiques de pêche sur le déclenchement de migrations secondaires passives. Le dragage, par son action mécanique sur le sédiment, pourrait remettre massivement en suspension des recrues endobenthiques. Or les bancs de maerl, par exemple, qui pourraient correspondent à des zones de nurseries pour les bivalves selon Barbier et al. (2016) sont particulièrement sensibles à de telles pratiques (Hall-Spencer et Moore 2000). En outre, si des stimuli sonores anthropiques favorisent la fixation des larves sur le substrat (Jolivet et al. 2016), les bruits anthropiques constituent une source de perturbation en constante évolution qui impacte les écosystèmes marins à différentes échelles (Williams et al. 2015). Aussi, on peut supposer que certains bruits sous-marins d'origine humaine puissent également déclencher des migrations secondaires et/ou perturber les stratégies de dispersion post-fixation des recrues de bivalves.

Gestion des populations de bivalves exploités

Enfin pour finir, la mise en évidence de l'importance des migrations secondaires dans les habitats peut avoir des conséquences en termes de gestion des écosystèmes et des populations de bivalves exploitées. Si la fonctionnalité des zones de nurserie venait à être confirmée et si des habitats précis étaient identifiés, on pourrait imaginer des mesures de protection accrues dans les zones de fixation primaires afin de préserver les jeunes recrues. Certaines activités anthropiques (ratissage, dragage…) pourraient être limitées, voir proscrites, dans certains habitats ciblés comme c'est parfois le cas, par exemple, dans les herbiers de zostères. Les périodes de pêche pourraient également être modifiées. Dans le département de la Manche et donc dans l'archipel de Chausey la pêche à pied de la praire ou de la coquille Saint-Jacques est ouverte du 1er septembre au 30 avril alors qu'elle est ouverte toute l'année pour des espèces comme les moules, les coques ou les palourdes. Il n'est pas rare de voir, dès l'ouverture de la pêche à la praire, de nombreux pécheurs à pied venir ratisser massivement certains habitats de sédiments grossiers dans lesquels sont retrouvées les plus fortes densités de cette espèce. Il serait pertinent d'étudier l'impact de ces pratiques sur les migrations secondaires afin de voir s'il est nécessaire par exemple de

décaler les périodes de pêches après les migrations ontogéniques automnales. A noter qu'avant d'éventuellement mettre en place de telles mesures de gestion bien des études sont encore nécessaires afin de préciser l'impact de certaines pratiques de pêches sur les migrations secondaires et plus généralement sur le recrutement des bivalves.

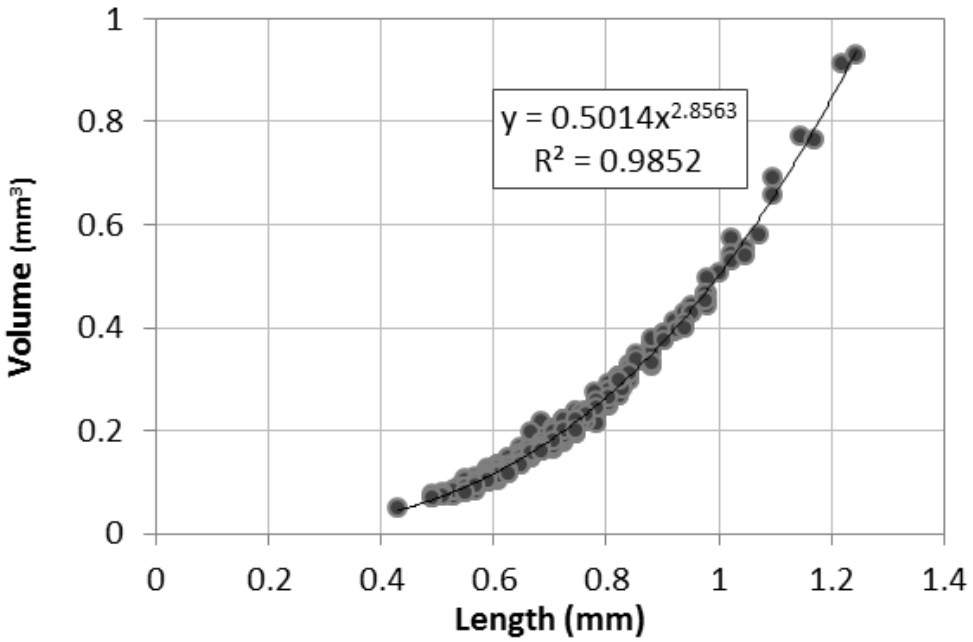
ANNEXES



Annexe I : Current diagram indicating the destination direction of the depth-averaged currents measured by the AWAC. (B) Wave diagram indicating the direction of provenance and height of waves measured by the AWAC. The exponential radial scale emphasizes infrequent events, i.e., the largest waves in the sector. The length to the center of each sector indicates the percentage of time with waves from that direction.

Annexe II : Pearson correlations between the 10 explanatory variables used in multiple regression analyses. Significant correlations are in bold (*P*-Value ≤ 0.05). .(POM: Particulate Organic Matter, EFA: Essential Fatty Acid)

		Pico eukaryotes	Nano eukaryotes	Total bacteria	Suspended Matter	POM EFA%	Benthos EFA%	Temp	Turbidity	Chl *a*
Nanoeukaryotes	Correlation	0.063								
	P-Value	0.892								
Total bacteria	Correlation	0.077	-0.636							
	P-Value	0.87	0.125							
Suspended Matter	Correlation	-0.098	0.169	0.111						
	P-Value	0.835	0.718	0.812						
POM EFA%	Correlation	0.189	-0.465	0.689	0.416					
	P-Value	0.684	0.293	0.087	0.353					
Benthos EFA%	Correlation	0.272	0.565	0.08	0.683	0.192				
	P-Value	0.555	0.187	0.865	0.091	0.68				
Temperature	Correlation	-0.088	0.308	-0.551	-0.673	**-0.819**	-0.511			
	P-Value	0.851	0.502	0.2	0.097	**0.024**	0.241			
Turbidity	Correlation	-0.53	-0.074	0.107	-0.192	0.092	-0.468	0.337		
	P-Value	0.221	0.874	0.82	0.68	0.845	0.29	0.46		
Chl *a*	Correlation	-0.563	-0.657	0.638	0.287	0.556	-0.274	-0.399	0.55	
	P-Value	0.188	0.109	0.123	0.533	0.195	0.552	0.376	0.201	
Sediment transport	Correlation	-0.17	-0.044	0.535	0.306	0.563	0.139	-0.218	0.711	0.612
	P-Value	0.716	0.925	0.216	0.504	0.189	0.766	0.639	0.073	0.144



Annexe III : Relationship between shell length and estimated volume of recruits. (n = 489)

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Akester, R. J., and A. L. Martel. 2000. Shell shape, dysodont tooth morphology, and hinge-ligament thickness in the bay mussel *Mytilus trossulus* correlate with wave exposure. Canadian Journal of Zoology 78:240–253.

Alexander, S. E., and J. Roughgarden. 1996. Larval transport and population dynamics of intertidal barnacles: a coupled benthic/oceanic model. Ecological Monographs 66:259–275.

Allen, R. M., A. Metaxas, and P. V. R. Snelgrove. 2018. Applying movement ecology to marine animals with complex life cycles. Annual Review of Marine Science 10:1–24.

André, C., P. R. Jonsson, and M. Lindegarth. 1993. Predation on settling bivalve larvae by benthic suspension feeders: the role of hydrodynamics and larval behaviour. Marine Ecology Progress Series 97:183–192.

Armonies, W. 1992. Migratory rythms of drifting juvnile molluscs in tidal waters of the Wadden Sea. Marine Ecology Progress Series 83:197–206.

Armonies, W. 1994a. Turnover of postlarval bivalves in sediments of tidal flats in Königshafen (German Wadden Sea). Helgoländer Meeresuntersuchungen 48:291–297.

Armonies, W. 1994b. Drifting meio- and macrobenthic invertebrates on tidal flats in Königshafen: A review. Helgoländer Meeresuntersuchungen 48:299–320.

Armonies, W. 1996. Changes in distribution patterns of 0-group bivalves in the Wadden Sea: Byssus-drifting releases juveniles from the constraints of hydrography. Journal of Sea Research 35:323–334.

Armonies, W. 2000. On the spatial scale needed for benthos community monitoring in the coastal North Sea. Journal of Sea Research 43:121–133.

Armonies, W., and M. Hellwig-Armonies. 1992. Passive settlement of *Macoma balthica* spat on tidal flats of the Wadden Sea and subsequent migration of juveniles. Netherlands Journal of Sea Research 29:371–378.

Arneri, E., G. Giannetti, and B. Antolini. 1998. Age determination and growth of *Venus verrucosa* L. (Bivalvia: Veneridae) in the southern Adriatic and the Aegean Sea. Fisheries Research 38:193–198.

Babarro, J. M. F., M. J. Fernández Reiriz, and U. Labarta. 2008. Secretion of byssal threads and attachment strength of *Mytilus galloprovincialis*: the influence of size and food availability. Journal of the Marine Biological Association of the UK 88:783–791.

Baggerman, B. 1953. Spatfall and transport of *Cardium edule L.* Netherlands Journal of Zoology 10:316–342.

Baker, P., and R. Mann. 1997. The postlarval phase of bivalve: A review of functional ecology and new records of postlarval drifting. Bulletin of Marine Science 61:409–430.

Bao, W. Y., J. L. Yang, C. G. Satuito, and H. Kitamura. 2007. Larval metamorphosis of the mussel *Mytilus galloprovincialis* in response to *Alteromonas sp. 1*: Evidence for two chemical cues? Marine Biology 152:657–666.

Barbier, P. 2016. Déterminisme du recrutement des bivalves sous contraintes environnementales et anthropiques. Museum National d'Histoire Naturelle.

Barbier, P., T. Meziane, M. Forêt, R. Tremblay, R. Robert, and F. Olivier. 2016. Nursery function of coastal temperate benthic habitats: New insight from the bivalve recruitment perspective. Journal of Sea Research 121:11–23.

Barret, L., G. Miron, P. Ouellet, and R. Tremblay. 2016. Settlement behavior of American lobster (*Homarus americanus*) : effect of female origin and developmental temperature. Fisheries Oceanography.

Bassim, S., R. W. Chapman, A. Tanguy, D. Moraga, and R. Tremblay. 2015. Predicting growth and mortality of bivalve larvae using gene expression and supervised machine learning. Comparative Biochemistry and Physiology - Part D: Genomics and Proteomics 16:59–72.

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

Bayne, B. 1966. Growth and the delay of metamorphosis of the larvae of *Mytilus edulis* (L.). Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts 13:117–118.

Bayne, B. L. 1964. Primary and secondary settlement in *Mytilus edulis* (Mollusca). Journal of Animal Ecology 33:513–523.

Bayne, B. L. 1971. Some morphological changes that occur at the metamorphosis of the larvae of Mytilus edulis. Pages 259–280 Proceedings of the Fourth European Marine Biology Symposium. Cambridge.

Baynel, B. 1976. Marine Mussels: their ecology and physiology. Cambridge University Press, Cambridge.

Beaumont, A. R., and D. A. Barnes. 1992. Aspects of veliger larval growth and byssus drifting of the spat of *Pecten maximus* and *Aequipecten (Chlamys) opercularis*. ICES Journal of Marine Science 49:417–423.

Beck, K., and R. J. Neves. 2003. An Evaluation of Selective Feeding by Three Age-Groups of the Rainbow Mussel *Villosa iris*. North American Journal of Aquaculture 65:203–209.

Bensettiti, F., F. Bioret, J. Roland, and J. P. Lacoste. 2004. "Cahiers d'habitats" Natura 2000. Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Page La documentation française. La Documen.

Bergé, J. P., and G. Barnathan. 2005. Fatty acids from lipids of marine organisms: Molecular biodiversity, roles as biomarkers, biologically active compounds, and economical aspects. Advances in Biochemical Engineering/Biotechnology 96:49–125.

Beukema, J. . 1993. Successive changes in distribution patterns as an adaptive strategy in the bivalve Macoma balthica (L.) in the Wadden Sea. Helgoländer Meeresuntersuchungen 47:287–304.

Beukema, J. ., E. . Flach, R. Dekker, and M. Starink. 1999. A long-term study of the recovery of the macrozoobenthos on large defaunated plots on a tidal flat in the Wadden Sea. Journal of Sea Research 42:235–254.

Beukema, J. J., and R. Dekker. 2005. Decline of recruitment success in cockles and other bivalves in the Wadden Sea: Possible role of climate change, predation on postlarvae and fisheries. Marine Ecology Progress Series 287:149–167.

Beukema, J., and J. de Vlas. 1989. Tidal-current transport of thread-drifting postlarval juveniles of the bivalve *Macoma balthica* from the Wadden Sea to the North Sea. Marine Ecology Progress Series 52:193–200.

Bishop, C. D., D. F. Erezyilmaz, T. Flatt, C. D. Georgiou, M. G. Hadfield, A. Heyland, J. Hodin, M. W. Jacobs, S. A. Maslakova, A. Pires, A. M. Reitzel, S. Santagata, K. Tanaka, and J. H. Youson. 2006a. What is metamorphosis? Integrative and Comparative Biology 46:655–661.

Bishop, C. D., M. J. Huggett, A. Heyland, J. Hodin, and B. P. Brandhorst. 2006b. Interspecific variation in metamorphic competence in marine invertebrates: The significance for comparative investigations into the timing of metamorphosis. Integrative and Comparative Biology 46:662–682.

Bligh, E. G., and W. J. Dyer. 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. Canadian Journal of Biochemistry and Physiology 37:911–917.

Bloom, S. A., J. L. Simon, and V. D. Hunter. 1972. Animal-sediment relations and community analysis of a Florida estuary. Marine Biology 13:43–56.

Blott, S. J., and K. Pye. 2001. Gradistat: A grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments. Earth Surface Processes and Landforms 26:1237–1248.

Bonte, D., H. Van Dyck, J. M. Bullock, A. Coulon, M. Delgado, M. Gibbs, V. Lehouck, E. Matthysen, K. Mustin, M. Saastamoinen, N. Schtickzelle, V. M. Stevens, S. Vandewoestijne, M. Baguette, K. Barton, T. G. Benton, A. Chaput-Bardy, J. Clobert, C. Dytham, T. Hovestadt, C. M. Meier, S. C. F. Palmer, C. Turlure, and J. M. J. Travis. 2012. Costs of dispersal. Biological Reviews 87:290–312.

Booth, D. J., and D. M. Brosnan. 1995. The role of recruitment dynamics in rocky shore and coal reef fish communities. Advances in Ecological Research 29:309–385.

Borsa, P., and B. Millet. 1992. Recruitment of the clam *Ruditapes decussatus* in the Lagoon of Thau, mediterranean. Estuarine, Coastal and Shelf Science 35:289–300.

Bos, O. G., C. J. M. Philippart, G. C. Cadée, and J. Van Der Meer. 2006. Recruitment variation in *Macoma balthica*: A laboratory examination of the match/mismatch hypothesis. Marine Ecology Progress Series 320:207–214.

Botello, G., and P. J. Krug. 2006. “Desperate larvae” revisited: Age, energy and experience affect sensitivity to settlement cues in larvae of the gastropod *Alderia sp.* Marine Ecology Progress Series 312:149–159.

Bouma, H., P. P. De Vries, J. M. C. Duiker, P. M. J. Herman, and W. J. Wolff. 2001. Migration of the bivalve *Macoma balthica* on a highly dynamic tidal flat in the Westerschelde estuary, The Netherlands. Marine Ecology Progress Series 224:157–170.

Bourget, E., J. DeGuise, and G. Daigle. 1994. Scales of substratum heterogeneity, structural complexity, and the early establishment of a marine epibenthic community. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 181:31–51.

Bownes, S. J., and C. D. McQuaid. 2009. Mechanisms of habitat segregation between an invasive and an indigenous mussel: Settlement, post-settlement mortality and recruitment. Marine Biology 156:991–1006.

Brito, A. C., T. Moita, C. Gameiro, T. Silva, T. Anselmo, and V. Brotas. 2015. Changes in

the phytoplankton composition in a temperate estuarine system (1960 to 2010). Estuaries and Coasts 38:1678–1691.

Brönmark, C., C. Skov, J. Brodersen, P. A. Nilsson, and L.-A. Hansson. 2008. Seasonal migration determined by a trade-off between predator avoidance and growth. PLoS ONE 3:e1957.

Buchanan, S., and R. Babcock. 1997. Primary and secondary settlement by the Greenshell mussel *Perna canaliculus*. Journal of Shellfish Research 16:71–76.

Burgess, R. 2001. An improved protocol for separating meiofauna from sediments using colloidal silica sols. Marine Ecology Progress Series 214:161–165.

Burkett, J. R., L. M. Hight, P. Kenny, and J. J. Wilker. 2010. Oysters produce an organic−inorganic adhesive for intertidal reef construction. Journal of the American Chemical Society 132:12531–12533.

Butman, C. A. 1987. Larval settlement of soft-sediment invertebrates—the spatial scales of pattern explained by active habitat selection and the emerging role of hydrodynamical processes. Oceanography and Marine Biology: an Annual Review 25:113–165.

Butman, C. A. 1990. Sediment-trap experiments on the importance of hydrodynamical processes in distributing settling invertebrate larvae in near-bottom waters. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 134:37–88.

Caceres Martinez, J., J. A. F. Robledo, and A. Figueras. 1994. Settlement and post-larvae behaviour of *Mytilus galloprovincialis*: Field and laboratory experiments. Marine Ecology Progress Series 112:107–118.

Carl, C., A. J. Poole, B. A. Sexton, F. L. Glenn, M. J. Vucko, M. R. Williams, S. Whalan, and R. de Nys. 2012. Enhancing the settlement and attachment strength of pediveligers of *Mytilus galloprovincialis* bychanging surface wettability and microtopography. Biofouling 28:175–186.

Carl, C., A. J. Poole, M. J. Vucko, M. R. Williams, S. Whalan, and R. de Nys. 2011. Optimising settlement assays of pediveligers and plantigrades of *Mytilus galloprovincialis*. Biofouling 27:859–868.

Carriker, M. 1961. Interrelation of functional morphology, behaviour, and autecology in early stages of the bivalve Mercenaria mercenaria. J Elisha Mitchell Sci Soc 77:168–241.

Carriker, M. R. 2001. Chapter 7 Functional morphology and behavior of shelled veligers and early juveniles. Developments in Aquaculture and Fisheries Science 31:283–303.

Cheng, J.-Y., and M. E. DeMont. 1996. Jet-propelled swimming in scallops: Swimming mechanics and ontogenic scaling. Canadian Journal of Zoology 74:1734–1748.

Cheung, S. G., K. C. Luk, and P. K. S. Shin. 2006. Predator-labeling effect on byssus production in marine mussels *Perna viridis* (L.) and *Brachidontes variabilis* (Krauss). Journal of Chemical Ecology 32:1501–1512.

Christensen, A., H. Jensen, H. Mosegaard, M. St. John, and C. Schrum. 2008. Sandeel (*Ammodytes marinus*) larval transport patterns in the North Sea from an individual-based hydrodynamic egg and larval model. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 65:1498–1511.

Commito, J. A., S. F. Thrush, R. D. Pridmore, J. E. Hewitt, and V. J. Cummings. 1995a. Dispersal dynamics in a wind-driven benthic system. Limnology and Oceanography 40:1513–1518.

Commito, J. a, C. a Currier, L. R. Kane, K. a Reinsel, and I. M. Ulm. 1995b. Dispersal dynamics of the bivalve Gemma-Gemma in a patchy environment. Ecological Monographs 65:1–20.

Connell, J. H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle Chthamalus stellatus. Ecology 42:710–723.

Connolly, S. R., B. a Menge, and J. Roughgarden. 2013. A latitudinal gradient in recruitment of intertidal invertebrates in the northeast Pacific Ocean. Ecology 82:1799–1813.

Cooper, K. 1982. A model to explain the induction of settlement and metamorphosis of planktonic eyed-pediveligers of the blue mussel *Mytilus edulis L.* by chemical and tactile cues. Journal of Shellfish Research 2:117.

Le Corre, N. 2013. Variabilité de la connectivité et du recrutement au sein d'une métapopulation marine. Université Laval.

Le Corre, N., A. L. Martel, F. Guichard, and L. E. Johnson. 2013. Variation in recruitment: Differentiating the roles of primary and secondary settlement of blue mussels *Mytilus spp.* Marine Ecology Progress Series 481:133–146.

Crimaldi, J. P., J. K. Thompson, J. H. Rosman, R. J. Lowe, and J. R. Koseff. 2002. Hydrodynamics of larval settlement: The influence of turbulent stress events at potential recruitment sites. Limnol. Oceanogr 47:1137–1151.

Crisp, D. J. 1974. Energy relations of marine invertebrate larvae. Thalassia Jugoslavica 10:102–120.

Cugier, P., C. Struski, M. Blanchard, J. Mazurié, S. Pouvreau, F. Olivier, J. R. Trigui, and E. Thiébaut. 2010. Assessing the role of benthic filter feeders on phytoplankton production in a shellfish farming site: Mont Saint Michel Bay, France. Journal of Marine Systems 82:21–34.

Cummings, V. J., R. D. Pridmore, S. F. Thrush, and J. E. Hewitt. 1993. Emergence and floating behaviours of post-settlement juveniles of *Macomona liliana* (Bivalvia: Tellinacea). Marine Behaviour and Physiology 24:25–32.

Cushing, D. 1972. The production cycle and the numbers of marine fish. Symp Zool Soc Lond 29:213–232.

Cushing, D. H. 1990. Plankton production and year-class strength in fish populations: An update of the match/mismatch hypothesis. Advances in Marine Biology 26:249–293.

Dahms, H.-U., T. Harder, and P.-Y. Qian. 2004. Effect of meiofauna on macrofauna recruitment: settlement inhibition of the polychaete *Hydroides elegans* by the harpacticoid copepod *Tisbe japonica*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 311:47–61.

Dalsgaard, J., M. St John, G. Kattner, D. Müller-Navarra, and W. Hagen. 2003. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. Advances in Marine Biology 46:225–340.

Delaunay, F., Y. Marty, J. Moal, and J. Samain. 1992. Growth and lipid class composition of *Pecten maximus* (L.) larvae grown under hatchery conditions. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 163:209–219.

Delaunay, F., Y. Marty, J. Moal, and J. F. Samain. 1993. The effect of monospecific algal diets on growth and fatty acid composition of *Pecten maximus* (L.) larvae. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 173:163–179.

DeMoreno, J., V. Moreno, and K. Brenner. 1976. Lipid metabolism of the yellow clam, *Mesodesma matroides*: 2. Polyunsaturated fatty acid metabolism. Lipids 11:561–566.

Dobretsov, S. V, and G. Miron. 2001. Larval and post-larval vertical distribution of the mussel *Mytilus edulis* in the White Sea. Marine Ecology Progress Series 218:179–187.

Dobretsov, S. V, and P.-Y. Qian. 2003. Pharmacological induction of larval settlement and metamorphosis in the blue mussel Mytilus edulis L. Biofouling 19:57–63.

Dobretsov, S., and M. Wahl. 2001. Recruitment preferences of blue mussel spat (*Mytilus edulis*) for different substrata and microhabitats in the White Sea (Russia). Hydrobiologia 445:27–35.

Dobretsov, S., and M. Wahl. 2008. Larval recruitment of the blue mussel *Mytilus edulis*: The effect of flow and algae. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 355:137–144.

Dolmer, P., and I. Svane. 1994. Attachment and orientation of *Mytilus Edulis* L. in flowing water. Ophelia 40:63–74.

Donadi, S., E. M. van der Zee, T. van der Heide, E. J. Weerman, T. Piersma, J. van de Koppel, H. Olff, M. Bartelds, I. van Gerwen, and B. K. Eriksson. 2014. The bivalve loop: Intra-specific facilitation in burrowing cockles through habitat modification. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 461:44–52.

Durant, J. M., D. O. Hjermann, T. Anker-Nilssen, G. Beaugrand, A. Mysterud, N. Pettorelli, and N. C. Stenseth. 2005. Timing and abundance as key mechanisms affecting trophic interactions in variable environments. Ecology Letters 8:952–958.

Edwards, M., and A. J. Richardson. 2004. Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. Nature 430:881–884.

Elkin, C., and D. J. Marshall. 2007. Desperate larvae: Influence of deferred costs and habitat requirements on habitat selection. Marine Ecology Progress Series 335:143–153.

Emerson, C. W., and J. Grant. 1991. The control of soft-shell clam (*Mya arenaria*) recruitment on intertidal sandflats by bedload sediment transport. Limnol. Oceanogr. 36:1288–1300.

Ens, B. J., E. J. Bunskoeke, R. Hoekstra, J. B. Hulscher, M. Kersten, and S. J. De VIas. 1996. Prey choice and search speed: why simple optimality fails to ex- plain the prey choice of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* feeding on *Nereis diversicolor* and *Macoma baltica*. Ardea 84A:73–89.

Epifanio, C. E., and R. W. Garvine. 2001. Larval transport on the atlantic continental shelf of north america: a review. Estuarine, Coastal and Shelf Science 52:51–77.

Erlandsson, J., F. Porri, and C. D. McQuaid. 2008. Ontogenetic changes in small-scale movement by recruits of an exploited mussel: Implications for the fate of larvae settling on algae. Marine Biology 153:365–373.

Eyster, L. S., and J. A. Pechenik. 1988. Attachment of *Mytilus edulis* L. larvae on algal and byssal filaments is enhanced by water agitation. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 114:99–110.

Fang, H., H. Zhao, Q. Shang, and M. Chen. 2012. Effect of biofilm on the rheological

properties of cohesive sediment. Hydrobiologia 694:171–181.

Fegley, S. R. 1987. Experimental variation of near-bottom current speeds and its effects on depth distribution of sand-living meiofauna. Marine Biology 95:183–191.

Flach, E. C. 1992. Disturbance of benthic infauna by sediment-reworking activities of the lugworm *Arenicola marina*. Netherlands Journal of Sea Research 30:81–89.

Folch, J., M. Lees, and G. H. Sloane Stanley. 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. The Journal of Biological Chemistry 226:497–509.

Forêt, M., P. Barbier, R. Tremblay, T. Meziane, U. Neumeier, E. Duvieilbourg, and F. Olivier. (n.d.). Trophic cues promote secondary migrations of bivalve recruits in a highly dynamic temperate intertidal system. Ecosphère.

Forêt, M., R. Tremblay, U. Neumeier, and F. Olivier. (n.d.). Temporal variation of secondary migrations potential: concept of temporal windows in four commercial bivalve species. Aquatic Living Ressources.

Fournier, J., N. Desroy, A. Ehrhold, E. Autret, C. Ordier, and A.-L. Janson. 2012. Cartographie biosédimentaire des fonds subtidaux de l'archipel de Chausey. Programme HEIMa. Rapport final.

Fraser, A. J., J. R. Sargent, and J. C. Gamble. 1989. Lipid class and fatty acid composition of *Calanus finmarchicus (Gunnerus), Pseudocalanus sp.* and *Temora longicornis Muller* from a nutrient-enriched seawater enclosure. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 130:81–92.

Fresi, E., M. C. Gambi, S. Focardi, R. Bargagli, F. Baldi, and L. Falciai. 1983. Benthic community and sediment types: a structural analysis. Marine Ecology 4:101–121.

Frid, C. L. J. 1989. The role of recolonization processes in benthic communities, with special reference to the interpretation of predator-induced effects. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 126:163–171.

Fronhofer, E. A., H. Joachim Poethke, and U. Dieckmann. 2015. Evolution of dispersal distance: Maternal investment leads to bimodal dispersal kernels. Journal of Theoretical Biology 365:270–279.

Fuchs, H. L., and C. DiBacco. 2011. Mussel larval responses to turbulence are unaltered by larval age or light conditions. Limnology & Oceanography: Fluids & Environments 1:120–134.

Fuchs, H. L., M. G. Neubert, and L. Mullineaux. 2007. Effects of turbulence-mediated larval behavior on larval supply and settlement in tidal currents. Limnology and Oceanography 52:1156–1165.

Gagné, R., R. Tremblay, F. Olivier, F. Pernet, P. Miner, and J. F. Samain. 2012. Effect of shear velocity and flow regimes on scallop post-larval detachment feed on two different diets. Aquaculture 370–371:172–178.

Gagné, R., R. Tremblay, F. Pernet, P. Miner, J. F. Samain, and F. Olivier. 2010. Lipid requirements of the scallop *Pecten maximus* (L.) during larval and post-larval development in relation to addition of Rhodomonas salina in diet. Aquaculture 309:212–221.

Gaillard, B. 2010. Gestion d'une espèce à haute valeur patrimoniale dans l'archipel des îles Chausey : rôles respectifs des contraintes environnementales et anthropiques dans la dynamique des populations de la praire *Venus verrucosa* (L., 1758).

Gallager, S. M., R. Mann, and G. C. Sasaki. 1986. Lipid as an index of growth and viability in three species of bivalve larvae. Aquaculture 56:81–103.

Gatenby, C. M., B. . Parker, and R. . Neves. 1997. Growth and survival of juvenile rainbow mussels, Villosa iris (Lea, 1829) (Bivalvia: Unionidae), reared on algal diets and sediment.

Gendron, L., R. Tremblay, S. Belvin, B. Génard, S. Motnikar, and J. Côté. 2013. Condition, survival and growth in situ of hatchery-reared stage IV lobster (*Homarus americanus*) fed *Artemia* and lipid-rich wild zooplankton. Aquaculture 416–417:380–389.

Glencross, B. D. 2009. Exploring the nutritional demand for essential fatty acids by aquaculture species. Reviews in Aquaculture 1:71–124.

Godet, L. 2008. L'evaluation des besoins de conservation d'un patrimoine naturel littoral marin : l'exemple des estrans meubles de l'archipel de Chausey. Museum national d'histoire naturelle - MNHN Paris.

Godet, L., J. Fournier, N. Toupoint, and F. Olivier. 2009. Mapping and monitoring intertidal benthic habitats: a review of techniques and a proposal for a new visual methodology for the European coasts. Progress in Physical Geography 33:378–402.

Godet, L., P. Le Mao, C. Grant, and F. Olivier. 2010. Marine invertebrate fauna of the Chausey archipelago: an annotated checklist of historical data from 1828 to 2008. Cahiers de Biologie Marine 51:147–165.

González-Araya, R., C. Mingant, B. Petton, and R. Robert. 2012. Influence of diet

assamblage on *Ostrea edulis* broodstock conditioning and subsequent larval development. Aquaculture 364–365:272–280.

Gosling, E. 2015. Marine bivalve molluscs: second edition. Reproduction, settlement and recruitment. Pages 157–202. Wiley Blackwell.

Gosselin, L. A., and P. Y. Qian. 1997. Juvenile mortality in benthic marine invertebrates. Marine Ecology Progress Series 146:265–282.

Grant, M. N., D. W. Meritt, and D. G. Kimmel. 2013. Chemical induction of settlement behavior in larvae of the eastern oyster *Crassostrea virginica (Gmelin)*. Aquaculture 402–403:84–91.

Grant, W. D., and O. S. Madsen. 1986. The continental-shelf bottom boundary layer. Annual Review of Fluid Mechanics 18:265–305.

Grantham, B. A., G. L. Eckert, and A. L. Shanks. 2003. Dispersal potential of marine invertebrates in diverse habitats. Ecological Applications 13:S108–S116.

Gribben, P. E., A. G. Jeffs, R. de Nys, and P. D. Steinberg. 2011. Relative importance of natural cues and substrate morphology for settlement of the New Zealand Greenshell mussel, *Perna canaliculus*. Aquaculture 319:240–246.

Griffiths, C. L., and J. A. King. 1979. Energy expended on growth and gonad output in the ribbed mussel *Aulacomya ater*. Marine Biology 53:217–222.

Griffiths, C. L., and C. A. Richardson. 2006. Chemically induced predator avoidance behaviour in the burrowing bivalve *Macoma balthica*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 331:91–98.

Gruffydd, L. D., and A. R. Beaumont. 1970. Determination of the optimum concentration of eggs and spermatozoa for the production of normal larvae in *Pecten maximus* (Mollusca, Lamellibranchia). Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen 20:486–497.

Gunther, C. P. 1991. Settlement of Macoma balthica on an intertidal sandflat in the Wadden Sea. Marine Ecology Progress Series 76:73–79.

Günther, C. P. 1992a. Dispersal of intertidal invertebrates: a strategy to react to disturbances of different scales? Netherlands Journal of Sea Research 30:45–56.

Günther, C. P. 1992b. Settlement and recruitment of *Mya arenaria* L. in the Wadden Sea. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 159:203–215.

Haag, W. R., R. S. Butler, and P. D. Hartflield. 1995. An extraordinary reproductive strategy in freshwater bivalves: prey mimicry to facilitate larval dispersal. Freshwater Biology 34:471–476.

Hadfield, M. 2011a. Biofilms and marine invertebrate larvae: what bacteria produce that larvae use to choose settlement sites. Annual Review of Marine Science.

Hadfield, M. G. 2011b. Biofilms and marine invertebrate larvae: what bacteria produce that larvae use to choose settlement sites. Annual Review of Marine Science 3:453–470.

Hadfield, M. G., and V. J. Paul. 2001. Natural chemical cues for settlement and metamorphosis of marine - invertebrate larvae. Marine Chemical Ecology:431–461.

Hall-Spencer, J., and P. G. Moore. 2000. Scallop dredging has profound, long-term impacts on maerl habitats. ICES Journal of Marine Science 57:1407–1415.

Hare, J. A., J. A. Quinlan, F. E. Werner, B. O. Blanton, J. J. Govoni, R. B. Forward, L. R. Settle, and D. E. Hoss. 1999. Larval transport during winter in the SABRE study area: Results of a coupled vertical larval behaviour-three-dimensional circulation model. Fisheries Oceanography 8:57–76.

Harrington, M. J., A. Masic, N. Holten-Andersen, J. H. Waite, and P. Fratzl. 2010. Iron-clad fibers: A metal-based biological strategy for hard flexible coatings. Science 328:216–220.

Hastie, L. C., and M. R. Young. 2001. Freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera L.*) glochidiosis in wild and farmed salmonid stocks in Scotland. Hydrobiologia 445:109–119.

Hawkins, A., and B. Bayne. 1985. Seasonal variation in the relative utilization of carbon and nitrogen by the mussel *Mytilus edulis*: budgets, conversion efficiencies and maintenance requirements. Marine Ecology Progress Series 25:181–188.

Hedgecock, D. 1986. Is gene flow from pelagic larval dispersal important in the adaptation and evolution of marine invertebrates? Bull.Mar.Sci. 39:550–564.

Helmuth, B., R. R. Veit, and R. Holberton. 1994. Long-distance dispersal of a subantarctic brooding bivalve (*Gaimardia trapesina*) by kelp-rafting. Marine Biology 120:421–426.

Hennebicq, R., G. Fabra, C. Pellerin, I. Marcotte, B. Myrand, and R. Tremblay. 2013. The effect of spawning of cultured mussels (*Mytilus edulis*) on mechanical properties, chemical and biochemical composition of byssal threads. Aquaculture 410–411:11–17.

Herman, P. M. J., J. J. Middelburg, J. Widdows, C. H. Lucas, and C. H. R. Heip. 2000. Stable isotopes as trophic tracers: Combining field sampling and manipulative labelling of food resources for macrobenthos. Marine Ecology Progress Series 204:79–92.

Hernández-Fariñas, T., D. Soudant, L. Barillé, C. Belin, A. Lefebvre, and C. Bacher. 2014. Temporal changes in the phytoplankton community along the French coast of the eastern English Channel and the southern Bight of the North Sea. ICES Journal of Marine Science 71:821–833.

Hewitt, J. E., R. D. Pridmore, S. F. Thrush, and V. J. Cummings. 1997. Assessing the short-term stability of spatial patterns of macrobenthos in a dynamic estuarine system. Limnology and Oceanography 42:282–288.

Hiddink, J. G. 2003. Modelling the adaptive value of intertidal migration and nursery use in the bivalve *Macoma balthica*. Marine Ecology Progress Series 252:173–185.

Hiddink, J. G., R. P. Kock, and W. J. Wolff. 2002. Active pelagic migrations of the bivalve *Macoma balthica* are dangerous. Marine Biology 140:1149–1156.

Hiddink, J. G., and W. J. Wolff. 2002. Changes in distribution and decrease in numbers during migration of the bivalve *Macoma balthica*. Marine Ecology Progress Series 233:117–130.

Le Hir, P., Y. Monbet, and F. Orvain. 2007. Sediment erodability in sediment transport modelling: Can we account for biota effects? Continental Shelf Research 27:1116–1142.

Hjort, J. 1926. Fluctuations in the year classes of important food fishes. J. Cons. int. Explor. Mer 1:5–38.

Holland, D. 1978. Lipid reserves and energy metabolism in larvae of benthic marine invertebrates. Biochemical and Biophysical Perspectives in Marine Biology 4:85–123.

Holmes, S. P., R. Dekker, and I. D. Williams. 2004. Population dynamics and genetic differentiation in the bivalve mollusc *Abra tenuis*: Aplanic dispersal. Marine Ecology Progress Series 268:131–140.

Hunt, H. L., D. C. Fugate, and R. J. Chant. 2009. Modeling bedload transport of juvenile bivalves : predicted changes in distribution and scale of postlarval dispersal. Estuaries and Coasts 32:1090–1102.

Hunt, H. L., and L. S. Mullineaux. 2002. The roles of predation and postlarval transport in recruitment of the soft shell clam (*Mya arenaria*). Limnology and Oceanography

47:151–164.

Hunt, H. L., and R. E. Scheibling. 1996. Physical and biological factors influencing mussels *Mytilus edulis* settlement on a wave-exposed rocky shore. Marine Ecology Progress Series 142:135–145.

Hunt, H. L., and R. E. Scheibling. 1997. Role of early post-settlement mortality in recruitment of benthic marine invertebrates. Marine Ecology Progress Series 155:269–301.

Huxham, M., and M. Richards. 2003. Can postlarval bivalves select sediment type during settlement? A field test with *Macoma balthica* (L.) and *Cerastoderma edule* (L.). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 288:279–293.

Ibrahim, K. M., R. A. Nichols, and G. M. Hewitt. 1996. Spatial patterns of genetic variation generated by different forms of dispersal during range expansion. Heredity 77:282–291.

Iles, T. D., and M. Sinclair. 1982. Atlantic herring: stock discreteness and abundance. Science 215:627–633.

Incze, L. 2000. Advection and settlement rates in a benthic invertebrate: recruitment to first benthic stage in *Homarus americanus*. ICES Journal of Marine Science 57:430–437.

Innes, D. J., and L. E. Haley. 1977. Genetic aspects of larval growth under reduced salinity in Mytilus edulis. The Biological Bulletin 153:312–321.

Jenewein, B. T., and L. A. Gosselin. 2013. Ontogenetic shift in stress tolerance thresholds of *Mytilus trossulus*: Effects of desiccation and heat on juvenile mortality. Marine Ecology Progress Series 481:147–159.

Jensen, K. T., and J. N. Jensen. 1985. The importance of some epibenthic predators on the density of juvenile benthic macrofauna in the Danish Wadden Sea. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 89:157–174.

Johnson, L. E., A. Ricciardi, J. T. Carlton, E. Applications, and N. Dec. 2001. Overland dispersal of aquatic invasive species: A risk assessment of transient recreational boating. Ecological Applications 11:1789–1799.

Jolivet, A., R. Tremblay, F. Olivier, C. Gervaise, R. Sonier, B. Genard, and L. Chauvaud. 2016. Validation of trophic and anthropic underwater noise as settlement trigger in blue mussels. Scientific Reports 6:33829.

Joll, L. M. 1989. Swimming behaviour of the saucer scallop *Amusium balloti* (Mollusca:

Pectinidae). Marine Biology 102:299–305.

Kasten, P., and A. A. V. Flores. 2013. Disruption of endogenous tidal rhythms of larval release linked to food supply and heat stress in an intertidal barnacle. Marine Ecology Progress Series 472:185–198.

Kattner, G., W. Hagen, R. F. Lee, R. Campbell, D. Deibel, S. Falk-Petersen, M. Graeve, B. W. Hansen, H. J. Hirche, S. H. Jónasdóttir, M. L. Madsen, P. Mayzaud, D. Müller-Navarra, P. D. Nichols, G.-A. Paffenhöfer, D. Pond, H. Saito, D. Stübing, and P. Virtue. 2007. Perspectives on marine zooplankton lipids. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 64:1628–1639.

Ben Kheder, R., J. Moal, and R. Robert. 2010. Impact of temperature on larval development and evolution of physiological indices in *Crassostrea gigas*. Aquaculture 309:286–289.

Kingsford, M., A. L. Shanks, S. G. Morgan, and J. Pineda. 2002. Sensory environments, larval abilties and local self recruitment. Bulletin of Marine Science 70:309–340.

Knight-Jones, E. 1953. Laboratory experiments on gregariousness during setting in *Balanus balanoides* and other barnacles. Journal of Experimental Biology 30:584–598.

Koehl, M. A. R., and M. G. Hadfield. 2010. Hydrodynamics of larval settlement from a larva's point of view. Integrative and Comparative Biology 50:539–551.

Koehl, M. A. R., and M. A. Reidenbach. 2007. Swimming by microscopic organisms in ambient water flow. Animal Locomotion 43:755–768.

Kümmerer, K. 2009. The presence of pharmaceuticals in the environment due to human use – present knowledge and future challenges. Journal of Environmental Management 90:2354–2366.

Lagadeuc, Y. 1992. Répartition verticale des larves de *Pectinaria koreni* en baie de Seine orientale : influence sur le transport et le recrutement. Oceanologica Acta 15:95–104.

Lane, D., A. Beaumont, and J. Hunter. 1985. Byssus drifting and the drifting threads of the young post-larval mussel *Mytilus edulis*. Marine Biology 84:301–308.

Lane, D. J. W., and J. A. Nott. 1975. A study of the morphology, fine structure and histochemistry of the foot of the pediveliger of *Mytilus edulis* L. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 55:477.

Lane, D. J. W., J. A. Nott, and D. J. Crisp. 1982. Enlarged stem glands in the foot of the post-larval mussel, Mytilus Edulis: adaptation for bysso-pelagic migration. Journal of

the Marine Biological Association of the United Kingdom 62:809.

Lane, D., and J. A. Nott. 2009. A study of the morphology, fine structure and histochemistry of the foot of the pediveliger of *Mytilus edulis L.* Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 55:477.

Langdon, C. J., and M. J. Waldock. 1981. The effect of algal and artificial diets on the growth and fatty acid composition of *Crassostrea gigas* spat. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 61:431–448.

Lasiak, T. A., and T. C. Barnard. 1995. Recruitment of the brown mussel *Perna perna* onto natural substrata: A refutation of the primary/secondary settlement hypothesis. Marine Ecology Progress Series 120:147–154.

Lasker, R. 1975. Field criteria for survival of anchovy larvae - relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful 1st feeding. Fishery Bulletin 73:453–462.

Lee, R. F., W. Hagen, and G. Kattner. 2006. Lipid storage in marine zooplankton. Inter-Research Science Center.

Lehane, C., and J. Davenport. 2004. Ingestion of bivalve larvae by *Mytilus edulis*: experimental and field demonstrations of larviphagy in farmed blue mussels. Marine Biology 145:101–107.

Leonard, G. H., J. M. Levine, P. R. Schmidt, and M. D. Bertness. 1998. Flow-driven variation in intertidal community structure in a Maine Estuary. Ecology 79:1395–1411.

Lepage, G., and C. C. Roy. 1984. Improved recovery of fatty acid through direct transesterification without prior extraction or purification. Journal of Lipid Research 25:1391–6.

Levin, L. A. 2006. Recent progress in understanding larval dispersal: new directions and digressions. Integrative and Comparative Biology 46:282–297.

Lindeque, P. K., A. Dimond, R. A. Harmer, H. E. Parry, K. L. Pemberton, and E. S. Fileman. 2014. Feeding selectivity of bivalve larvae on natural plankton assemblages in the Western English Channel. Marine Biology 162:291–308.

Lindsay, S. M. 2012. Dispersal of marine organisms and the grand challenges in biology: an introduction to the symposium. Integrative and Comparative Biology 52:443–6.

Lucas, A., L. Chebabchalabi, and D. Aranda. 1986. Passage de l'endotrophie à l'exotrophie chez les larves de *Mytilus edulis*. Oceanologica Acta 9:97–103.

Lundquist, C. J., C. A. Pilditch, and V. J. Cummings. 2004. Behaviour controls post-settlement dispersal by the juvenile bivalves *Austrovenus stutchburyi* and *Macomona liliana*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 306:51–74.

Lundquist, C. J., S. F. Thrush, J. E. Hewitt, J. Halliday, I. MacDonald, and V. J. Cummings. 2006. Spatial variability in recolonisation potential: Influence of organism behaviour and hydrodynamics on the distribution of macrofaunal colonists. Marine Ecology Progress Series 324:67–81.

Luttikhuizen, P. C., J. Drent, and A. J. Baker. 2003. Disjunct distribution of highly diverged mitochondrial lineage clade and population subdivision in a marine bivalve with pelagic larval dispersal. Molecular Ecology 12:2215–2229.

Marañón, E., P. M. Holligan, M. Varela, B. Mouriño, and A. J. Bale. 2000. Basin-scale variability of phytoplankton biomass, production and growth in the Atlantic Ocean. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers 47:825–857.

Marshall, D. j., and M. J. Keough. 2003. Variation in the dispersal potential of non-feeding invertebrate larvae: The desperate larva hypothesis and larval size. Marine Ecology Progress Series 255:145–153.

Marshall, D. J., J. A. Pechenik, and M. j. Keough. 2003. Larval activity levels and delayed metamorphosis affect post-larval performance in the colonial ascidian Diplosoma listerianum. Marine Ecology Progress Series 246:153–162.

Martel, A., and F. Chia. 1991. Drifting and dispersal of small bivalves and gastropods with direct development. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 150:131–147.

Martel, A. L., B. S. Baldwin, R. M. Dermott, and R. A. Lutz. 2001. Species and epilimnion/hypolimnion-related differences in size at larval settlement and metamorphosis in *Dreissena* (Bivalvia). Limnology and Oceanography 46:707–713.

Martel, A. L., R. Tremblay, N. Toupoint, F. Olivier, and B. Myrand. 2014. Veliger size at metamorphosis and temporal variability in prodissoconch II morphometry in the blue mussel (*Mytilus edulis*): potential impact on recruitment. Journal of Shellfish Research 33:443–455.

Marty, Y., F. Delaunay, J. Moal, and J.-F. Samain. 1992. Changes in the fatty acid composition of *Pecten maximus* (L.) during larval development. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 163:221–234.

McGrath, D., P. A. King, and E. M. Gosling. 1988. Evidence for the direct settlement of *Mytilus edulis* larvae on adult mussel beds. Marine Ecology Progress Series 47:103–

106.

Meziane, T., F. D'Agata, and S. Y. Lee. 2006. Fate of mangrove organic matter along a subtropical estuary: Small-scale exportation and contribution to the food of crab communities. Marine Ecology Progress Series 312:15–27.

Migniot, C. 1989. Manuel sur l'hydrodynamique sédimentaire et l'érosion et sédimentation du littoral.

Minchin, D. 1992. Biological observations on young scallops, *Pecten maximus*. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 72:807.

Miron, G., B. Boudreau, and E. Bourget. 1995. Use of larval supply in benthic ecology: testing correlations between larval supply and larval settlement. Marine Ecology Progress Series 124:301–305.

De Montaudouin, X., G. Bachelet, and P. G. Sauriau. 2003. Secondary settlement of cockles Cerastoderma edule as a function of current velocity and substratum: A flume study with benthic juveniles. Hydrobiologia 503:103–116.

Morgan, S. G. 1995. Life and death in the plankton: larval mortality and adaptation. Pages 279–321 Ecology of Marine Invertebrate Larvae.

Moynihan, M. A., P. Barbier, F. Olivier, N. Toupoint, and T. Meziane. 2016. Spatial and temporal dynamics of nano- and pico-size particulate organic matter (POM) in a coastal megatidal marine system. Limnology and Oceanography 61:1087–1100.

Mullineaux, L., and C. A. Butman. 1991. Initial contact, exploration and attachment of barnacle (Balanus amphitrite) cyprids settling in flow. Marine Biology 110:93–103.

Myrand, B., R. Tremblay, and J.-M. Sévigny. 2002. Selection against blue mussels (Mytilus edulis L.) homozygotes under various stressful conditions. The Journal of Heredity 93:238–248.

Nakamura, Y. 2013. Secretion of a mucous cord for drifting by the clam *Meretrix lusoria* (Veneridae). Plankton and Benthos Research 8:31–45.

Nakamura, Y. 2015. Mucous-cord secretion for drifting by the clam *Meretrix lusoria (Veneridae)* under varying light/dark and submergence/exposure conditions. Plankton and Benthos Research 10:18–25.

Navarrete, S. A., B. R. Broitman, and B. A. Menge. 2008. Interhemispheric comparison of recruitment to intertidal communities: Pattern persistence and scales of variation. Ecology 89:1308–1322.

Navarrete, S. A., J. L. Largier, G. Vera, F. J. Tapia, M. Parragué, E. Ramos, J. L. Shinen, C. A. Stuardo, and E. A. Wieters. 2015. Tumbling under the surf: Wave-modulated settlement of intertidal mussels and the continuous settlement-relocation model. Marine Ecology Progress Series 520:101–121.

Nelson, M. W., B. D. Mooney, P. D. Nichols, and C. F. Phleger. 2001. Lipids of Antarctic Ocean amphipods: food chain interactions and the occurence of novel biomarkers. Marine Chemistry 73:53–64.

Neumeier, U., C. Ferrarin, C. L. Amos, G. Umgiesser, and M. Z. Li. 2008. Sedtrans05: An improved sediment-transport model for continental shelves and coastal waters with a new algorithm for cohesive sediments. Computers and Geosciences 34:1223–1242.

Nevejan, N., I. Saez, G. Gajardo, and P. Sorgeloos. 2003. Supplementation of EPA and DHA emulsions to a *Dunaliella tertiolecta* diet: Effect on growth and lipid composition of scallop larvae, *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819). Aquaculture 217:613–632.

Norkko, A., V. J. Cummings, S. F. Thrush, J. E. Hewitt, and T. Hume. 2001. Local dispersal of juvenile bivalves: Implications for sandflat ecology. Marine Ecology Progress Series 212:131–144.

North, E. W., Z. Schlag, R. R. Hood, M. Li, L. Zhong, T. Gross, and V. S. Kennedy. 2008. Vertical swimming behavior influences the dispersal of simulated oyster larvae in a coupled particle-tracking and hydrodynamic model of Chesapeake Bay. Marine Ecology Progress Series 359:99–115.

Olivier, F., N. Desroy, and C. Retière. 1996a. Habitat selection and adult-recruit interactions in Pectinaria koreni (Malmgren) (Annelida Polychaeta) post-larval populations results of flume experiments. Journal of Sea Research 36:217–226.

Olivier, F., and C. Retière. 1998. The role of physical-biological coupling in the benthic boundary layer under megatidal conditions: The case of the dominant species of the *Abra alba* community in the eastern Baie de Seine (English Channel). Estuaries 21:571.

Olivier, F., and C. Retière. 2006. How to leave or stay on the substratum when you can't swim? Evidence of the role of mucus thread secretion by postlarvae of *Pectinaria koreni* (Malmgren) in still water and flume experiments. Aquatic Ecology 40:503–519.

Olivier, F., R. Tremblay, E. Bourget, and D. Rittschof. 2000. Barnacle settlement: field experiments on the influence of larval supply, tidal level, biofilm quality and age on *Balanus amphitrite* cyprids. Marine Ecology Progress Series 199:185–204.

Olivier, F., C. Vallet, J. C. Dauvin, and C. Retière. 1996b. Drifting in post-larvae and juveniles in an Abra alba (Wood) community of the eastern part of the Bay of Seine (English Channel). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 199:89–109.

Ouellet, P., L. Savard, and P. Larouche. 2007. Spring oceanographic conditions and northern shrimp *Pandalus borealis* recruitment success in the north-western Gulf of St. Lawrence. Marine Ecology Progress Series 339:229–241.

Palmer, J. R., and I. J. Totterdell. 2001. Production and export in a global ocean ecosystem model. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers 48:1169–1198.

Parrish, C. C. 1987. Separation of aquatic lipid classes by Chromarod thin-layer chromatography with measurement by Iatroscan flame ionization detection. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 44:722–731.

Passarelli, C., F. Olivier, D. M. Paterson, and C. Hubas. 2012. Impacts of biogenic structures on benthic assemblages: Microbes, meiofauna, macrofauna and related ecosystem functions. Marine Ecology Progress Series 465:85–99.

Pawlik, J. R. 1992. Chemical ecology of the settlement of benthic marine invertebrates. Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. 30:273–335.

Pechenik, J. 2006. Larval experience and latent effects--metamorphosis is not a new beginning. Integrative and Comparative Biology 46:323–33.

Pechenik, J. A. 1990. Delayed metamorphosis by larvae of benthic marine invertebrates: Does it occur? Is there a price to pay? Ophelia 32:63–94.

Pechenik, J., D. Wendt, and J. Jarrett. 1998. Metamorphis is not a new beginning. Bioscience 48:901–910.

Pedersen, T. M., J. L. S. Hansen, A. B. Josefson, and B. W. Hansen. 2008. Mortality through ontogeny of soft-bottom marine invertebrates with planktonic larvae. Journal of Marine Systems 73:185–207.

Pernet, F., V. M. Bricelj, and C. C. Parrish. 2005. Effect of varying dietary levels of ω6 polyunsaturated fatty acids during the early ontogeny of the sea scallop, *Placopecten magellanicus*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 327:115–133.

Pernet, F., S. Gauthier-Clerc, and É. Mayrand. 2007a. Change in lipid composition in eastern oyster (*Crassostrea virginica*) exposed to constant or fluctuating temperature regimes. Comparative Biochemistry and Physiology 147:557–565.

Pernet, F., R. Tremblay, and E. Bourget. 2003a. Settlement success, spatial pattern and

behavior of mussel larvae *Mytilus spp.* in experimental "downwelling" systems of varying velocity and turbulence. Marine Ecology Progress Series 260:125–140.

Pernet, F., R. Tremblay, and E. Bourget. 2003b. Biochemical indicator of sea scallop (*Placopecten magellanicus*) quality based on lipid class composition. Part II: Larval growth, competency and settlement. Journal of Shellfish Research 22:377–388.

Pernet, F., R. Tremblay, L. Comeau, and H. Guderley. 2007b. Temperature adaptation in two bivalve species from different thermal habitats: energetics and remodelling of membrane lipids. Journal of Experimental Biology 210:2999–3014.

Pernet, F., R. Tremblay, C. Langdon, and E. Bourget. 2004. Effect of additions of dietary triacylglycerol microspheres on growth, survival, and settlement of mussel (Mytilus sp.) larvae. Marine Biology 144:693–703.

Petuha, E. T., C. J. Lundquist, and C. A. Pilditch. 2006. Estimating spatial scale of post-settlement transport potential of *Macomona liliana* on an intertidal sandflat. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research 40:487–502.

Philippart, C. J. M., H. M. van Aken, J. J. Beukema, O. G. Bos, G. C. Cadée, and R. Dekker. 2003. Climate-related changes in recruitment of the bivalve *Macoma balthica*. Limnology and Oceanography 48:2171–2185.

Phillips, N. E. 2002. Effects of nutrition-mediated larval condition on juvenile performance in a marine mussel. Ecology 83:2562–2574.

Phillips, N. E. 2004. Variable timing of larval food has consequences for early juvenile performance in a marine mussel. Ecology 85:2341–2346.

Phleger, C. F., M. M. Nelson, B. D. Mooney, and P. D. Nichols. 2002. Interannual and between species comparison of the lipids, fatty acids and sterols of Antarctic krill from the US AMLR Elephant Island survey area. Comparative Biochemistry and Physiology 131:733–747.

Piersma, T. 2014. Animal movement across scales. Animal Behaviour 102:19059.

Pilditch, C. A., S. Valanko, J. Norkko, and A. Norkko. 2015. Post-settlement dispersal: The neglected link in maintenance of soft-sediment biodiversity. Biogical Letters 11:1–6.

Pillay, D., G. M. Branch, and A. T. Forbes. 2007. Effects of *Callianassa kraussi* on microbial biofilms and recruitment of macrofauna: A novel hypothesis for adult-juvenile interactions. Marine Ecology Progress Series 347:1–14.

Pineda, J. 2000. Linking larval settlement to larval transport: assumptions, potentials, and

pitfalls. Oceanography of the Eastern Pacific 1:84–105.

Pineda, J., F. Porri, V. Starczak, and J. Blythe. 2010. Causes of decoupling between larval supply and settlement and consequences for understanding recruitment and population connectivity. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 392:9–21.

Pineda, J., N. B. Reyns, and V. R. Starczak. 2009. Complexity and simplification in understanding recruitment in benthic populations. Population Ecology 51:17–32.

Poppe, G. T., and Y. Goto. 1993. European Seashells Vol. 2 (Scaphopoda, Bivalvia, Cephalopoda). Wiesbaden. Verlag Christa Hemmen.

Porri, F., T. Jordaan, and C. D. McQuaid. 2008. Does cannibalism of larvae by adults affect settlement and connectivity of mussel populations? Estuarine, Coastal and Shelf Science 79:687–693.

Prezant, R. S., and K. Chalermwat. 1984. Flotation of the bivalve Corbicula fluminea as a means of dispersal. Science (New York, N.Y.) 225:1491–1493.

Pridmore, R. D., S. F. Thrush, V. J. Cummings, and J. E. Hewitt. 1992. Effect of the organochlorine pesticide technical chlordane on intertidal macrofauna. Marine Pollution Bulletin 24:98–102.

Pridmore, R. D., S. F. Thrush, R. J. Wilcock, T. J. Smith, J. E. Hewitt, and V. J. Cummings. 1991. Effect of the organochlorine pesticide technical chlordana on the population structure of suspension and desposit feeding bivalves. Marine Ecology Progress Series 76:261–271.

Pulliam, H. 1988. Sources, sinks, and population regulation. American Naturalist.

Qiu, J., R. Tremblay, and E. Bourget. 2002. Ontogenetic changes in hyposaline tolerance in the mussels *Mytilus edulis* and *M. trossulus*: implications for distribution. Marine Ecology Progress Series 228:143–152.

Raby, D., Y. Lagadeuc, J. J. Dodson, and M. Mingelbier. 1994. Relationship between feeding and vertical distribution of bivalve larvae in stratified and mixed waters. Marine Ecology Progress Series 103:275–284.

Raby, D., M. Mingelbier, J. J. Dodson, B. Klein, Y. Lagadeuc, and L. Legendre. 1997. Food-particle size and selection by bivalve larvae in a temperate embayment. Marine Biology 127:665–672.

Ramirez, S. C., and J. Caceres-Martinez. 1999. Settlement of the blue mussel *Mytilus galloprovincialis* Lamarck on artificial substrates in Bahia de Todos Santos BC,

Mexico. Journal of Shellfish Research 18:33–39.

Rayssac, N., F. Pernet, O. Lacasse, and R. Tremblay. 2010. Temperature effect on survival, growth, and triacylglycerol content during the early ontogeny of *Mytilus edulis* and *M. Trossulus*. Marine Ecology Progress Series 417:183–191.

Reise, K. 1985. Tidal flat ecology: An experimental approach to species interactions. Springer Berlin Heidelberg.

Richards, M., F. Edwards, and M. Huxham. 2002. The effects of the adult density of *Macoma balthica* on the recruitment of juvenile bivalves: A field experiment. Journal of Sea Research 47:41–54.

Robert, R. 1998. Nutritional inadequacy of *Nannochloris atomus* and *Stichoccocus bacillaris* for the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) larvae. Haliotis 27:29–34.

Robert, R., M.-J. Chretiennot-Dinet, R. Kaas, V. Martin-jezequel, J. Moal, J. Le Coz, J. Nicolas, E. Bernard, J. Connan, L. Le Dean, G. Le Gourrierec, B. Leroy, and C. Quere. 2004. Amélioration des productions phytoplanctoniques en écloserie de mollusques : caractérisation des microalgues fourrage.

Roper, D. S., M. G. Nipper, C. W. Hickey, M. L. Martin, and M. A. Weatherhead. 1995. Burial, crawling and drifting behaviour of the bivalve *Macomona liliana* in response to common sediment contaminants. Marine Pollution Bulletin 31:471–478.

Roughgarden, J., Y. Iwasa, and C. Blaxter. 1985. Demographic theory for an open population with space-limited recruitment. Ecology 66:54–67.

Sagert, J., and J. H. Waite. 2009. Hyperunstable matrix proteins in the byssus of Mytilus galloprovincialis. The Journal of Experimental Biology 212:2224–36.

Satuito, C. G., K. Natoyama, M. Yamazaki, and N. Fusetani. 1994. Larval development of the mussel Mytilus edulis galloprovincialis cultured under laboratory conditions. Fisheries science 60:65–68.

Satuito, C. G., K. Natoyama, M. Yamazaki, and N. Fusetani. 1995. Induction of attachment and metamorphosis of laboratory cultured mussel *Mytilus edulis galloprovincialis* larvae by microbial film. Fisheries science 61:223–227.

Sauriau, P., and C. Kang. 2000. Stable isotope evidence of benthic microalgae-based growth and secondary production in the suspension feeder *Cerastoderma edule* (Mollusca, Bivalvia) in the Mareenes-Oleron Bay. Hydrobiologia 440:317–329.

Seed, R., and T. Suchanek. 1992. Population and community ecology of *Mytilus edulis*. In

Goslind E (ed) The mussel Mytilus edulis: Ecology, Physiology, Genetics and Culture 25:87–170.

Shanks, A. L. 2009. Pelagic Larval Duration and Dispersal Distance Revisited. The Biological Bulletin 216:373–385.

Shields, A. 1936. Anwendung der aehnlichkeitsmechanik und turbulenzforchung auf die geschiebebewegung. Journal of Fluid Mechanics 26.

Shumway, S. E., and G. J. Parsons. 2006. Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture. Page (Elsevier, Ed.) Aquaculture and Fisheries Science. Amsterdam.

Sigurdsson, J. B., C. W. Titman, and P. A. Davies. 1976. The dispersal of young post-larval bivalve molluscs by byssus threads. Nature 262:386–387.

Sinclair, M. 1988. Marine populations: an essay on population regulation and speciation. University of Washington, Seattle.

Sinclair, M., and T. D. Iles. 1989. Population regulation and speciation in the oceans. ICES Journal of Marine Science 45:165–175.

Sinclair, M., and M. J. Tremblay. 1984. Timing of spawning of Atlantic herring (Clupea harengus harengus) populations and the match–mismatch theory. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 41:1055–1065.

Smith, J. D., and T. S. Hopkins. 1972. Sediment transport on the continental shelf off of Washington and Oregon in light of recent current measurements. In Shelf Sediment Transport, edited by D.J.P. Swift et al., Dowden, Hutchison & Ross, Stroudsburg:143–180.

Sonier, R., R. Filgueira, T. Guyondet, R. Tremblay, F. Olivier, T. Meziane, M. Starr, A. R. LeBlanc, and L. A. Comeau. 2016. Picophytoplankton contribution to *Mytilus edulis* growth in an intensive culture environment. Marine Biology 163:73.

Soo, P., and P. A. Todd. 2014. The behaviour of giant clams (Bivalvia: Cardiidae: Tridacninae. Marine Biology 161:2699–2717.

Sörlin, T. 1988. Floating behaviour in the tellinid bivalve *Macoma balthica* (L.). Oecologia 77:273–277.

Soudant, P., Y. Marty, J. Moal, H. Masski, and Jean François Samain. 1998. Fatty acid composition of polar lipid classes during larval development of scallop *Pecten maximu*s (L.). Comparative Biochemistry and Physiology 121:279–288.

Soulsby, R. 1997. Dynamics of marine sands : a manual for practical applicatio. Thomas Telford Publications.

St-Onge, P., and G. Miron. 2007. Effects of current speed, shell length and type of sediment on the erosion and transport of juvenile softshell clams (*Mya arenaria*). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 349:12–26.

St-Onge, P., G. Miron, and G. Moreau. 2007. Burrowing behaviour of the softshell clam (*Mya arenaria*) following erosion and transport. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 340:103–111.

Stanley, S. M. 1970. Relation of shell form to life habits of the bivalvia (Mollusca). Geological Society of America Memoirs 125:1–282.

Strathmann, R. 1974. The spread of sibling larvae of sedentary marine invertebrates. The American Naturalist 108:29–44.

Strohmeier, T., Ø. Strand, M. Alunno-Bruscia, A. Duinker, and P. J. Cranford. 2012. Variability in particle retention efficiency by the mussel *Mytilus edulis*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 412:96–102.

Takeuchi, S., F. Yamada, H. Shirozu, S. Ohashi, and A. Tamaki. 2015. Burrowing ability as a key trait in the establishment of infaunal bivalve populations following competitive release on an extensive intertidal sandflat. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 466:9–23.

Tamburri, M. N., M. W. Luckenbach, D. L. Breitburg, and S. M. Bonniwell. 2008. Settlement of crassostrea ariakensis larvae: Effects of substrate, biofilms, sediment and adult chemical cues. Journal of Shellfish Research 27:601–608.

Tamburri, M. N., R. K. Zimmer, and C. A. Zimmer. 2007. Mechanisms reconciling gregarious larval settlement with adult cannibalism. Ecological Monographs 77:255–268.

Tebble, N. 1966. British Bivalve Seashells. A handbook for identification. Page London: Trustees of the British Museum (Natural History).

Thébault, J., L. Chauvaud, J. Clavier, R. Fichez, and E. Morize. 2006. Evidence of a 2-day periodicity of striae formation in the tropical scallop *Comptopallium radula* using calcein marking. Marine Biology 149:257–267.

Thiyagarajan, V. 2010. A review on the role of chemical cues in habitat selection by barnacles: New insights from larval proteomics. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 392:22–36.

Thiyagarajan, V., T. Harder, and P. Y. Qian. 2002. Relationship between cyprid energy reserves and metamorphosis in the barnacle Balanus amphitrite (Cirripedia; Thoracica). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 280:79–93.

Thiyagarajan, V., O. S. Hung, J. M. Y. Chiu, R. S. S. Wu, and P. Y. Qian. 2005. Growth and survival of juvenile barnacle *Balanus amphitrite*: Interactive effects of cyprid energy reserve and habitat. Marine Ecology Progress Series 299:229–237.

Thomas, Y., R. Le Gendre, P. Garen, F. Dumas, and S. Andréfouët. 2012. Bivalve larvae transport and connectivity within the Ahe atoll lagoon (Tuamotu Archipelago), with application to pearl oyster aquaculture management. Marine Pollution Bulletin 65:441–452.

Thorrold, S. R., D. Zacherl, and L. Levin. 2007. Population connectivity and larval dispersal using geochemical signatures in calcified structures. Oceanography 20:80–89.

Thorson, G. 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. Biological Reviews 25:1–45.

Thrush, S. F., J. Halliday, J. E. Hewitt, and A. M. Lohrer. 2008. The effects of habitat loss, fragmentation, and community homogenization on resilience in estuaries. Ecological Applications 18:12–21.

Thrush, S. F., J. E. Hewitt, V. J. Cummings, M. O. Green, A. Greig, and M. R. Wilkinson. 2000. The generality of field experiments : interactions between local and broad-scale processes. Ecological society of America 81:399–415.

Thrush, S., R. Pridmore, J. Hewitt, and V. Cummings. 1992. Adult infauna as facilitators of colonization on intertidal sandflats. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 159:253–265.

Thurston, H., and S. Homer. 1990. Tidal life: a natural history of the Bay of Fundy. Page (N. Publishing, Ed.) Nimbus Publishing.

Todd, C. D., P. J. C. Phelan, B. E. Weinmann, A. R. Gude, C. Andrews, D. M. Paterson, M. E. Lonergan, and G. Miron. 2006. Improvements to a passive trap for quantifying barnacle larval supply to semi-exposed rocky shores. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 332:135–150.

Toonen, R. J., and A. J. Tyre. 2007. If larvae were smart: A simple model for optimal settlement behavior of competent larvae. Marine Ecology Progress Series 349:43–61.

Toonen, R., and J. Pawlik. 1994. Foundations of gregariousness. Nature 370:511–512.

Toonen, R., and J. Pawlik. 2001. Foundations of gregariousness: a dispersal polymorphism among the planktonic larvae of a marine invertebrate. Evolution 55:2439–2454.

Toupoint, N. 2012. Le succès de recrutement de la moule bleue: influence de la qualité de la ressource trophique. Université du Québec à Rimouski.

Toupoint, N., P. Barbier, R. Tremblay, P. Archambault, C. W. McKindsey, G. Winkler, T. Meziane, and F. Olivier. 2016. Influence of intertidal recreational fisheries and "bouchot" mussel culture on bivalve recruitment. Marine Environmental Research 117:1–12.

Toupoint, N., L. Gilmore-Solomon, F. Bourque, B. Myrand, F. Pernet, F. Olivier, and R. Tremblay. 2012a. Match/mismatch between the *Mytilus edulis* larval supply and seston quality: Effect on recruitment. Ecology 93:1922–1934.

Toupoint, N., V. Mohit, I. Linossier, N. Bourgougnon, B. Myrand, F. Olivier, C. Lovejoy, and R. Tremblay. 2012b. Effect of biofilm age on settlement of *Mytilus edulis*. Biofouling 28:985–1001.

Tremblay, G., C. Belzile, M. Gosselin, M. Poulin, S. Roy, and J.-E. Tremblay. 2009. Late summer phytoplankton distribution along a 3500 km transect in Canadian Arctic waters: Strong numerical dominance by picoeukaryotes. Aquatic Microbial Ecology 54:55–70.

Tremblay, R., F. Olivier, E. Bourget, and D. Rittschof. 2007. Physiological condition of *Balanus amphitrite* cyprid larvae determines habitat selection success. Marine Ecology Progress Series 340:1–8.

Trottet, A., S. Roy, E. Tamigneaux, and C. Lovejoy. 2007. Importance of heterotrophic planktonic communities in a mussel culture environment: the Grande Entrée lagoon, Magdalen Islands (Québec, Canada). Marine Biology 151:377–392.

Turner, S. J., J. Grant, R. D. Pridmore, J. E. Hewitt, M. R. Wilkinson, T. M. Hume, and D. J. Morrisey. 1997. Bedload and water-column transport and colonization processes by post- settlement benthic macrofauna: Does infaunal density matter? Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 216:51–75.

Urrutia, M. B., E. Navarroa, S. Bougrierb, M. Heralb, and X. Larretxea. 1996. Variability of feeding processes in the cockle Cerastoderma edule </i>(L .) in response to changes in seston concentration and composition 197:121–143.

Valanko, S., A. Norkko, and J. Norkko. 2010. Strategies of post-larval dispersal in non-tidal soft-sediment communities. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 384:51–60.

Valanko, S., J. Norkko, and A. Norkko. 2015. Does stability in local community composition depend on temporal variation in rates of dispersal and connectivity? Journal of Sea Research 98:24–32.

Vogel, S. 1983. Life in moving fluids : the physical biology of flow. Page (Princeton University Press, Ed.). Princeton.

Volkenborn, N., and K. Reise. 2007. Effects of *Arenicola marina* on polychaete functional diversity revealed by large-scale experimental lugworm exclusion. Journal of Sea Research 57:78–88.

Wacker, A., and E. v. Elert. 2002. Strong influences of larval diet history on subsequent post-settlement growth in the freshwater mollusc *Dreissena polymorpha*. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 269:2113–2119.

Wassnig, M., and P. C. Southgate. 2012. Effects of settlement cues on behaviour and substrate attachment of hatchery reared winged pearl oyster (*Pteria penguin*) larvae. Aquaculture 344–349:216–222.

Webb, K. L., and L. E. Chu. 1983. Phytoplankton as a food source for bivalve larvae. Pages 272–291 Seconde International Conference on Aquaculture Nutrition. Louisiana State University, Baton Rouge.

Westoby, M., M. Leishman, J. Lord, H. Poorter, and D. J. Schoen. 1996. Comparative ecology of seed size and dispersal. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 351:1309–1318.

Whitlatch, R. B., A. M. Lohrer, S. F. Thrush, R. D. Pridmore, J. E. Hewitt, V. J. Cummings, and R. N. Zajac. 1998. Scale-dependent benthic recolonization dynamics: life stage-based dispersal and demographic consequences. Hydrobiologia 375/376:217–226.

Williams, R., A. J. Wright, E. Ashe, L. K. Blight, R. Bruintjes, R. Canessa, C. W. Clark, S. Cullis-Suzuki, D. T. Dakin, C. Erbe, P. S. Hammond, N. D. Merchant, P. D. O'Hara, J. Purser, A. N. Radford, S. D. Simpson, L. Thomas, and M. A. Wale. 2015. Impacts of anthropogenic noise on marine life: Publication patterns, new discoveries, and future directions in research and management. Ocean & Coastal Management 115:17–24.

Wilson, D. P. 1953. The settlement of ophelia bicornis savigny larvae. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 32:209–233.

Yeager, M. M., D. S. Cherry, and R. J. Neves. 1994. Feeding and burrowing behaviors of juvenile rainbow mussels, *Villosa iris* (Bivalvia: Unionidae). Journal of the North

American Benthological Society 13:217–222.

Zhang, G., and X. Yan. 2006. A new three-phase culture method for Manila clam, *Ruditapes philippinarum*, farming in northern China. Aquaculture 258:452–461.