

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

**LIENS TROPHIQUES DES JEUNES STADES LARVAIRES DE LA CREVETTE
NORDIQUE (*Pandalus borealis*) DANS L'ÉCOSYSTÈME PLANCTONIQUE DU
GOLFE DU SAINT LAURENT**

MÉMOIRE
PRESENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Comme exigence partielle
du programme de Maîtrise en Océanographie

Par
PAOLA MARGARITA ARIZA MARTINEZ

Décembre 2008

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

REMERCIEMENTS

Je voudrais remercier mon directeur M. Patrick Ouellet de m'avoir permis d'effectuer mon projet de maîtrise sous sa supervision ainsi que pour son encadrement, sa disponibilité et son soutien constant tout au long de mon projet de recherche.

Je souhaite également exprimer ma gratitude à mes codirecteurs Mme Suzanne Roy et M. Réjean Tremblay pour leurs commentaires judicieux et pour le temps consacré à la révision de mon document.

Je remercie à Mme Gesche Winkler, présidente du jury, et M. Pascal Sirois, examinateur externe, pour avoir accepté de faire partie du comité évaluateur de mon mémoire de maîtrise. Merci pour les commentaires apportés dans le but d'améliorer ce document.

Je suis reconnaissante de l'aide inestimable de M. Jean-Pierre Allard lors de l'échantillonnage sur le terrain ainsi que pendant le travail au laboratoire. Je remercie également M. Stéphane Plourde et M. Pierre Joly de m'avoir prêté le binoculaire que j'ai utilisé pendant mon travail au laboratoire, merci énormément à Pierre pour ses conseils et son aide lors de l'identification du zooplancton.

Je tiens à remercier profondément mes parents pour leur support constant malgré la distance. Merci à mon conjoint Oscar Casas pour son soutien constant et inconditionnel, ton amour et ta compagnie sont deux beaux cadeaux qui me font chaud au cœur. Je remercie Avril pour sa présence dans notre petite famille. Merci de me donner la force de continuer lors des journées plus difficiles.

Ce projet de maîtrise a été réalisé grâce à l'aide financière de l'Institut des sciences de la mer de Rimouski (ISMER) et de Pêches et Océans Canada, Institut Maurice-Lamontagne.

RÉSUMÉ

L'émergence des larves de la crevette nordique *Pandalus borealis* (Krøyer) commence entre la fin d'avril et le début de mai dans le nord-ouest du golfe de Saint-Laurent (GSL). Il semblerait que la synchronisation entre le moment de l'émergence et du développement des larves et une période de production de proies de taille adéquate favorise la survie larvaire ainsi que le succès du recrutement (hypothèse du « match/mismatch » de Cushing 1990). Cependant, à date il y a peu de données sur les régimes alimentaires des premiers stades larvaires de *P. borealis* dans le milieu naturel. Mon étude visait à clarifier la position trophique du premier stade larvaire de la crevette et à mettre en évidence les liens spécifiques entre la diète des larves et la communauté planctonique (seulement le phytoplancton et le mesozooplancton ont été considérés) lors de la période printanière d'intense production biologique dans le nord-ouest du GSL. Au printemps 2006, un échantillonnage mené en mer a révélé que l'émergence de *P. borealis* a eu lieu durant une période caractérisée par une floraison phytoplanctonique importante (principalement de diatomées centrales) et par l'abondance de stades juvéniles de mesozooplancton, indiquant le début de la production secondaire au moment de l'échantillonnage. L'examen des contenus stomacaux de larves de crevette de stade I a révélé un comportement omnivore des larves dès l'émergence. Le taux de remplissage des estomacs et le faible pourcentage de larves avec l'estomac vide appuient l'hypothèse de l'importance d'une forte production biologique au moment de l'émergence des larves, comme le propose le « match/mismatch » de Cushing (1990), pour le succès d'alimentation et la survie des larves de la crevette nordique dans le nord-ouest du GSL.

De plus, afin de confirmer le choix de proies des larves de crevette de stade I une expérience de prédation a été réalisée à bord du navire en présence d'assemblages de plancton représentatifs de la communauté planctonique du nord-ouest du GSL au printemps. Cette communauté planctonique offerte aux larves était caractérisée par des particules de taille entre 75 et 120 μm où se retrouvent surtout des stades juvéniles et des œufs de copépodes. La communauté phytoplanctonique contenue dans les bouteilles incubées était dominée par la diatomée *Chaetoceros socialis*, espèce caractérisée par des petites cellules généralement enchaînées.

L'examen des contenus stomacaux des larves incubées a montré que les larves de la crevette nordique se sont nourries lors des incubations. Les estomacs contenaient une diversité de débris d'aliments suggérant, de la même façon que pour les larves de milieu naturel, un comportement omnivore dès l'émergence. La nature de certains restes dans les estomacs et la diminution de l'abondance de certains taxons de zooplancton indiquent que le zooplancton (notamment les nauplii, stades I-VI, de copépodes Calanoides) est une composante importante de la diète. Je suggère également que la prise de phytoplancton favoriserait probablement l'assimilation par les larves d'acides gras polyinsaturés (AGPI) essentiels.

Mots clés : *Pandalus borealis*, larves de stade I, diète, communauté planctonique, nord-ouest du golfe du Saint-Laurent.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	ii
RÉSUMÉ.....	iv
LISTE DES TABLEAUX	vii
LISTE DES FIGURES.....	viii
LISTE DES ABRÉVIATIONS	xii
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
CHAPITRE 1.....	12
SPRING PLANKTON COMMUNITY STRUCTURE AND DIET OF NORTHERN SHRIMP <i>PANDALUS BOREALIS</i> (KRØYER) EARLY STAGE LARVAE IN THE NORTHWEST GULF OF ST. LAWRENCE	12
1.1 INTRODUCTION.....	13
1.2. MATERIALS AND METHODS.....	16
1.2.1 FIELD SAMPLING	16
1.2.2 LABORATORY ANALYSES	18
1.2.3 DATA ANALYSES	21
1.3. RESULTS.....	22
1.3.1 HYDROGRAPHIC STRUCTURE.....	22
1.3.2 STRUCTURE OF PHYTOPLANKTON COMMUNITY	25
1.3.3 ZOOPLANKTON COMMUNITY STRUCTURE.....	26
1.3.4 LARVAL DIET COMPOSITION	32
1.4. DISCUSSION	35
ACKNOWLEDGMENTS	41
CHAPITRE 2.....	43
EXPÉRIENCES DE PRÉDATION - CHOIX DE PROIES DU PREMIER STADE LARVAIRE DE LA CREVETTE NORDIQUE EN PRÉSENCE D'UNE COMMUNAUTÉ NATURELLE DE PLANCTON	43
2.1. INTRODUCTION.....	44
2.2. MATÉRIELS ET MÉTHODES.....	46
2.3. RÉSULTATS	50
2.3.1 CARACTÉRISATION DES ASSEMBLAGES PLANCTONIQUES PRÉPARÉS POUR LES EXPÉRIENCES.....	50
2.3.2. CONTENUS STOMACaux DES LARVES.....	55
2.3.3 COMPARAISON DES COMMUNAUTÉS ZOOPLANCTONIQUES DANS LES BOUTEILLES AVANT ET APRÈS LES PÉRIODES D'INCUBATION.	58
2.4. DISCUSSION.....	64
CONCLUSION GÉNÉRALE	69
BIBLIOGRAPHIE	72
APPENDICES	78

LISTE DES TABLEAUX**Chapitre 1 :**

Table 1.1. Number of larvae (stage I and II) sorted from Bongo tows and preserved for gut fluorescence analyses.....	21
Table 1.2. Food items found in gut contents of stage I larvae. CL = Carapace length (mm). The “unidentified” diet item refers to fragments resembling zooplankton but for which it was not possible to provide taxonomic identification. nd = no data.....	34

LISTE DES FIGURES

Chapitre 1 :

- Figure 1.1. Carte montrant les principales régions du golfe du Saint-Laurent où se produit l'exploitation commerciale de *Pandalus borealis*.....2
- Figure 1.2. Illustration des stades de développement lors de la phase pélagique du cycle de vie de *Pandalus borealis*.....3
- Figure 1.3. Map of the Estuary and Gulf of St. Lawrence system showing the location of the sampling stations during spring 2006 in the northwest Gulf and the main regions where fishing for northern shrimp *Pandalus borealis* is performed. The curved arrow illustrates the outflow of the St. Lawrence Estuary along Gaspé Peninsula known as the Gaspé Current.17
- Figure 1.4. Vertical profiles of averaged temperature (straight line), salinity (dashed line) and relative *in situ* fluorescence (dotted line) at the stations in the northwest Gulf of St. Lawrence. A) Station 1 and B) Station 2.24
- Figure 1.5.. Non-metric multidimensional scaling ordination plot showing similarities in the mesozooplankton community (0-50 m) structure at the sampling site. The results are based on Bray-Curtis indices of similarity. Two clusters are distinguished, reflecting the

two nets used, ovals: 202 μm net; rectangles: 333 μm net. The separation between Station 1 (gray symbols) and Station 2 (black symbols) is also shown.27

Figure 1.6. Relative abundance (mean of Station 1 and 2) of the 14 taxonomic categories found at the sampling site (0-50 m). CNI: Cnidaria; CTE: Ctenophora; CHA: Chaetognatha; BRY: Bryozoa; GAS: Gastropoda; POL: Polychaeta; COP: Copepoda; CIR: Cirripedia; EUP: Euphausiacea; DEC: Decapoda; ECH: Echinodermata; APP: Appendicularia; ASC: Ascidiacea; ICH: ichthyoplankton.29

Figure 1.7. Relative abundance of the principal species within the Copepoda at the sampling site (mean of Station 1 and 2).30

Figure 1.8. Stage structure of the two most abundant species from the Copepoda: *Calanus finmarchicus* and *C. hyperboreus* (Bongo plus ring net; mean of Station 1 and 2).30

Chapitre 2 :

Figure 2.1. Spectre de tailles des particules planctoniques (75 à 200 μm) contenues dans les bouteilles témoins lors de l'expérience de prédation du 1^{ier} mai 2006. Les concentrations moyennes de particules sont montrées ainsi que l'écart-type.51

- Figure 2.2. Spectre de tailles des particules planctoniques (75 à 200 μm) contenues dans les bouteilles témoins lors de l'expérience de prédation du 2 mai 2006. Les concentrations moyennes de particules sont montrées ainsi que l'écart-type.52
- Figure 2.3. Communauté zooplanctonique caractéristique des assemblages préparés et contenus dans les bouteilles témoins. NI-NVI : stades nauplii ; C1-C6: stades copépodites; *T. longicornis* = *Temora longicornis*; *M. norvegica* = *Microsetella norvegica*.54
- Figure 2.4. Concentrations moyennes et écart type des pigments trouvés dans les larves témoins (0 h) et dans les larves incubées pendant 2 et 4 heures lors des expériences du 1^{ier} et 2 mai 2006. Les astérisques montrent les différences significatives (Kruskal-Wallis $p < 0,01$) entre les témoins (0 h) et les larves incubées pendant 2 et 4 heures..... 56
- Figure 2.5. Photographies de contenus stomacaux des larves de *P. borealis* incubées 2 et 4 heures : A: diatomées (*Thalassiosira* spp.); B: chaînes de diatomées; C: silicoflagellé (*Dictyocha speculum*); D: ciliés (*Parafavella* sp.) et des restes considérés zooplanctoniques.....57
- Figure 2.6. Comparaison des abondances moyennes (\pm écart type) de la communauté zooplanctonique offerte aux larves de *P. borealis* avant (T0h) et après 2 (T2h) et 4 (T4h) heures d'incubation des bouteilles témoins lors de l'expérience de prédation du 1^{ier} et 2 mai. Les astérisques montrent les différences significatives ($P < 0.05$) (ANOVA et test de comparaisons multiples Dunn-Sidak).....59

Figure 2.7. Comparaison des abondances moyennes (\pm écart type) de la communauté zooplanctonique offerte aux larves de *P. borealis* avant (T0h) et après 2 et 4 h d'incubation (bouteilles témoins sans larves: T2h, T4h; bouteilles avec des larves: I2h, I4h) lors de l'expérience de prédation du 1^{er} mai 2006. Les astérisques montrent les différences significatives ($P < 0.05$) (ANOVA et test de comparaisons multiples Dunn-Sidak).....61

Figure 2.8. Comparaison des abondances moyennes (\pm écart type) de la communauté zooplanctonique offerte aux larves de *P. borealis* avant (T0h) et après 2 et 4 h d'incubation (bouteilles témoins sans larves : T2h, T4h; bouteilles avec des larves: I2h, I4h) lors de l'expérience de prédation du 2 mai 2006. Les astérisques montrent les différences significatives ($P < 0.05$) (ANOVA et test de comparaisons multiples Dunn-Sidak).....63

LISTE DES ABRÉVIATIONS

Abréviations en français :

GSL = Golfe du Saint-Laurent

TSM = Température de la surface de la mer

CIF = Couche intermédiaire d'eau froide

AGPI = Acides gras polyinsaturés

ISMER = Institut des sciences de la mer de Rimouski

Abréviations en anglais :

NWGSL = Northwestern Gulf of St. Lawrence

GSL = Gulf of St. Lawrence

Chl *a* = chlorophyll *a*

nMDS = non-metric multidimensional scaling

CIL = Cold Intermediate Layer

SST = Sea-Surface Temperature

SEM = Scanning Electron Microscope

INTRODUCTION GÉNÉRALE

La crevette nordique *Pandalus borealis* (Krøyer)

Aire de répartition et importance commerciale de l'espèce

La crevette nordique *Pandalus borealis* (Krøyer) est un crustacé décapode de la famille Pandalidae qui présente une distribution circumboréale dans l'hémisphère nord. Cette espèce est amplement distribuée dans l'Atlantique Nord-Ouest dès le détroit de Davis jusqu'au golfe du Maine (Bergström 2000). Dans les écosystèmes de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent (GSL), *P. borealis* est abondant et représente une espèce importante pour l'industrie des pêches. Dans le GSL, l'exploitation commerciale de cette espèce a débuté en 1965 et a lieu principalement dans les régions de Sept-Îles (nord-ouest), d'Anticosti et d'Esquiman (nord-est) (Savard et al. 2003) (Figure 1.1). Compte tenu de l'importance économique de l'espèce dans le GSL, il est important de comprendre les facteurs contrôlant le recrutement, particulièrement la survie larvaire, et les facteurs influençant l'abondance des populations afin d'assurer une saine gestion de la pêche.

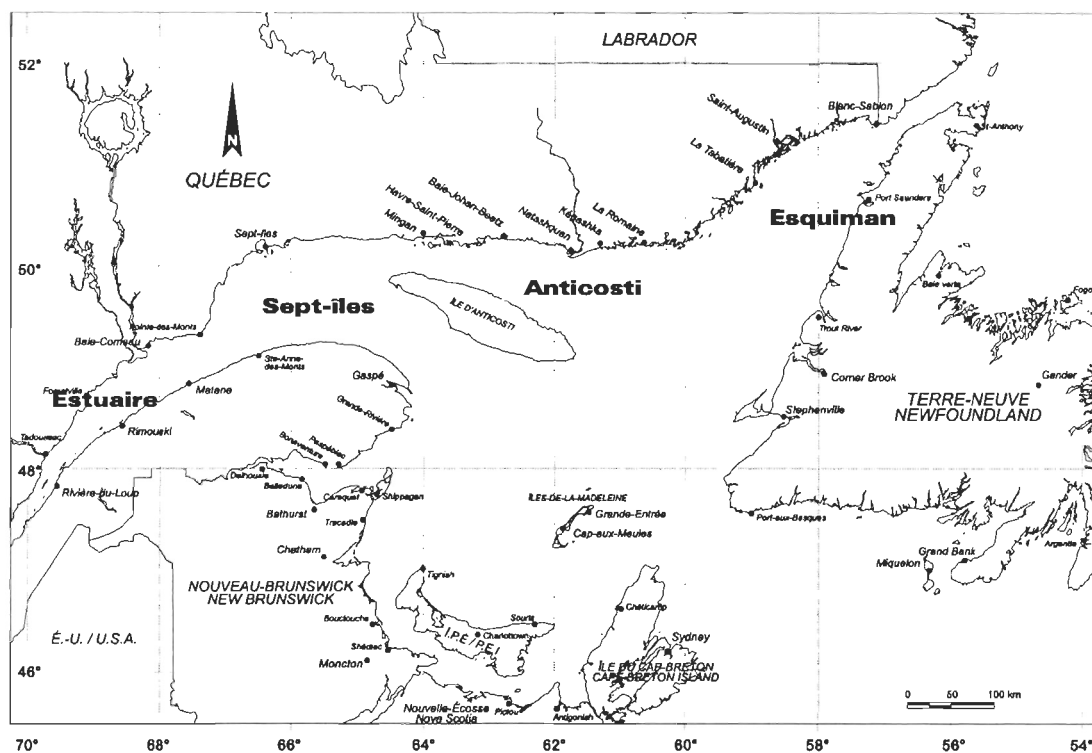


Figure 1.1 Carte montrant les principales régions du golfe du Saint-Laurent où se produit l'exploitation commerciale de la crevette nordique (*P. borealis*).

Biologie et cycle de vie de l'espèce

P. borealis est une espèce hermaphrodite protandrique, c'est-à-dire, qui présente un changement de sexe au cours de son cycle de vie. Les juvéniles arrivent à la maturité sexuelle comme mâles environ deux ans et demi après la naissance; ensuite ils passent à travers une phase de transition et deviennent femelles à l'âge de quatre ou cinq ans (Shumway et al. 1985). L'accouplement et la ponte ont lieu au début de l'automne et les

femelles portent leurs œufs fertilisés sur les pléopodes pendant l'hiver. À ce moment les femelles œuvées migrent en eau moins profonde (≈ 150 m) jusqu'à l'émergence des larves au printemps suivant (Simard & Savard 1990). Le cycle de vie de *P. borealis* comprend une phase pélagique qui compte cinq stades (Figure 1.2). Cette période dure entre 3 et 4 mois avant la descente des juvéniles (stade VI) au fond, endroit qui semble être l'habitat préféré à partir du cinquième stade larvaire (Shumway et al. 1985; Bergström 2000; Ouellet et Allard 2006).

Une analyse des données historiques a révélé un début de l'émergence des larves entre la fin du mois d'avril et le début de mai dans le GSL. Les deux premiers stades larvaires de la crevette nordique se concentrent dans la couche de surface de la colonne d'eau (<50 m) où les températures sont supérieures à 1°C, au-dessus de la couche intermédiaire d'eau froide (CIF) (Ouellet et Lefavre 1994, Ouellet et Allard 2006). Cette position verticale permettrait aux larves de se trouver dans le maximum de phytoplancton, région potentiellement favorable à l'alimentation du zooplancton omnivore dû à une concentration maximale de particules organiques en suspension (Ouellet et Lefavre 1994).

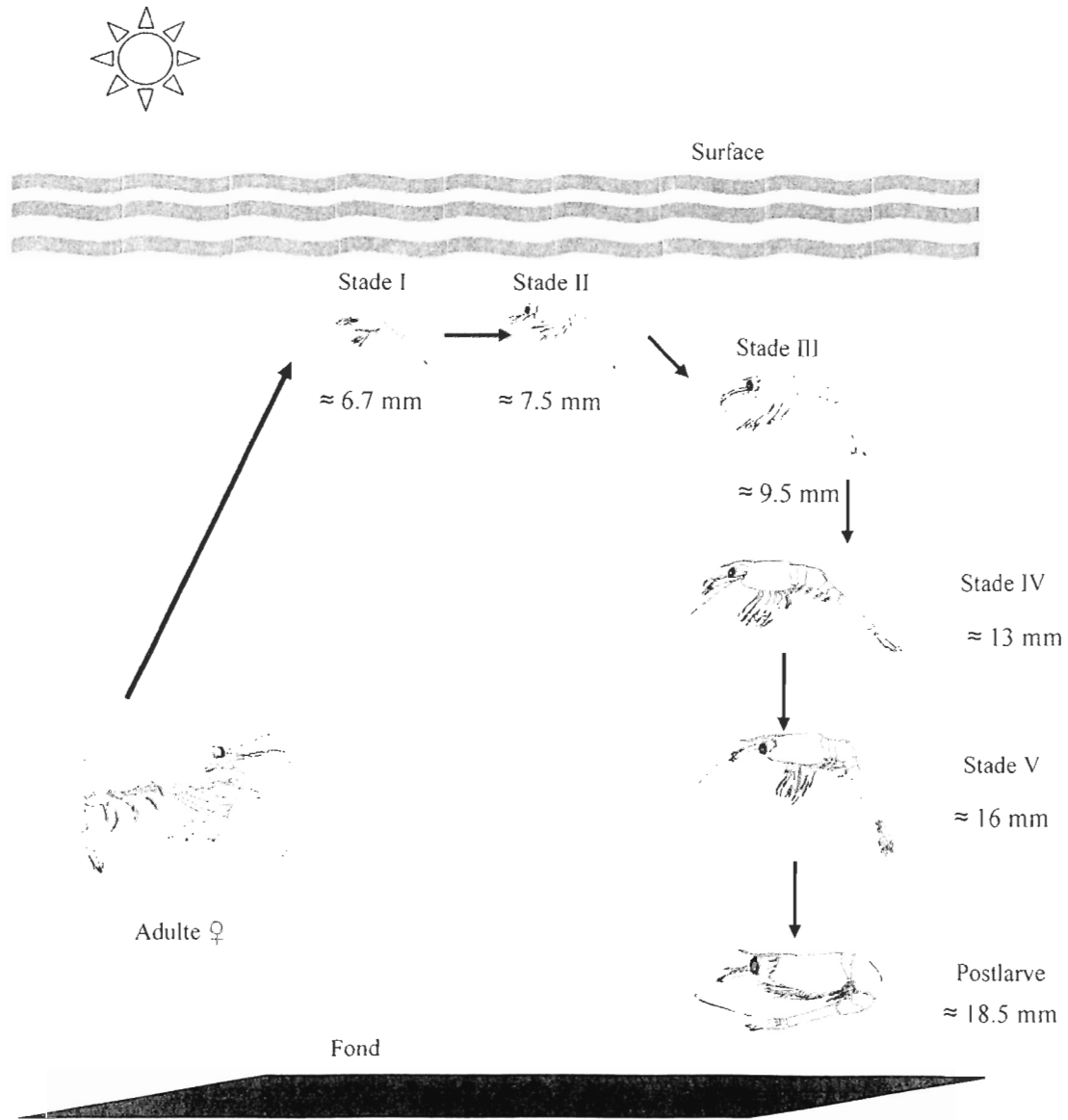


Figure 1.2 Illustration des stades de développement lors de la phase pélagique du cycle de vie de *Pandalus borealis*.

Aire d'étude

Cycle phytoplanctonique saisonnier dans le GSL

Le golfe du Saint-Laurent (GSL) est une mer semi fermée d'environ $2.4 \times 10^5 \text{ km}^2$ qui s'ouvre sur l'océan Atlantique à travers les détroits de Cabot (au sud) et de Belle-Isle (au nord-est). Malgré une latitude moyenne relativement basse, le GSL présente un climat subarctique avec une importante couverture de glace en hiver (janvier à avril). Les variations saisonnières des débits d'eau douce, la couverture de glace, les marées et la variabilité du régime de vents associés aux dimensions et à la bathymétrie du Golfe génèrent une circulation dominée par les tourbillons, les résurgences côtières et les zones frontales qui se superposent à une circulation estuarienne (Saucier et al. 2003). Des simulations numériques montrent que ces forçages hydrologiques et atmosphériques génèrent des processus hydrodynamiques qui ont un effet marqué sur la variabilité temporelle et spatiale de la production planctonique (Le Fouest et al. 2005).

Lors de la période hivernale, malgré de fortes concentrations de sels nutritifs dans la couche de surface à la suite de la convection thermique de l'automne précédent, la production primaire est peu élevée en raison de la faible intensité lumineuse et de la présence de la glace. Cependant, au printemps, la fonte du couvert de glace, la stratification et l'augmentation de l'intensité lumineuse favorisent une floraison printanière dominée par les diatomées et le début du cycle saisonnier de production zooplanctonique. Des études antérieures ont suggéré que la floraison printanière se produit entre avril et mai dans le GSL (Steven 1974, Sévigny et al. 1979). Toutefois, l'apparition de la floraison

phytoplanctonique ne semble pas synchrone dans tout le GSL. Par exemple, des simulations numériques ont montré que dans la partie nord-ouest du Golfe, la floraison commencerait dès la mi-avril tandis que dans le nord-est elle se produirait plus tard en raison de la présence plus tardive de la glace (De Lafontaine et al. 1991, Le Fouest et al. 2005).

Relation entre l'émergence des larves et le cycle de production printanière dans le GSL : hypothèse du « match/mismatch »

La période d'émergence des larves de la crevette nordique semble coïncider avec le début de la production planctonique au printemps dans le GSL, ce qui suggère une adaptation du cycle de vie afin que les larves naissent au moment où la nourriture sera abondante. Ceci correspondrait à l'hypothèse du « match/mismatch » de Cushing (1990). Cette hypothèse a été proposée comme une explication à la variabilité observée dans le recrutement de certaines espèces de poissons (par exemple : hareng, morue). L'hypothèse du « match/mismatch » énonce que les variations interannuelles dans le succès de recrutement dépendent de la survie des larves, laquelle serait dépendante du synchronisme entre le cycle de production de proies adéquates lors du développement larvaire et le cycle de production de larves (Cushing 1990).

L'importance du chevauchement temporel entre la production de larves et le cycle de production des proies contrôlerait la mortalité larvaire. Le succès de l'alimentation du stade larvaire serait un facteur important pour la survie de ce stade critique du cycle de vie. Également, la mortalité larvaire en fonction de la prédation et les conséquences possibles

pour le recrutement ont été évaluées sous l'hypothèse de « stage duration » (Houde 1987). Cette hypothèse fait allusion au fait que si les larves rencontrent des conditions d'alimentation favorables, elles pourront se développer et atteindre la taille refuge rapidement et éviter ainsi plus efficacement la prédation (Leggett et Deblois 1994).

En somme, l'implication directe de l'hypothèse de « match/mismatch » est qu'une limitation en nourriture lors de la période larvaire est défavorable pour la survie larvaire et, en conséquence, le succès du recrutement. Dans ce contexte, les conditions environnementales peuvent jouer un rôle régulateur du synchronisme et de l'intensité du cycle saisonnier de production planctonique et, donc de la disponibilité et l'abondance de proies de tailles adéquates pour les larves.

Ouellet et al. (2007) ont corrélié les conditions océanographiques [la température de la surface de la mer (TSM), le taux de réchauffement en surface, la profondeur de la couche de mélange] au moment de l'émergence des larves avec des indices du recrutement de *P. borealis* entre 1994 et 2003 dans le nord-ouest du GSL. Ils ont révélé que l'émergence des larves de la crevette nordique pendant une période caractérisée par une faible stratification de densité (faible TSM) et une couche de mélange (thermique) profonde, suivi par des taux de réchauffement élevés de la couche supérieure de la colonne d'eau favorisent la survie larvaire.

Ils ont suggéré que ces analyses supportent l'hypothèse que des conditions océanographiques favorables au début de la floraison printanière dans la couche supérieure de la colonne d'eau assurent des niveaux élevés de production primaire et secondaire au

moment de l'émergence et du développement des larves et sont favorables au succès du recrutement de la crevette nordique dans le GSL.

Contexte général de la nutrition des premiers stades larvaires de l'espèce *Pandalus borealis*

Il y a peu de données sur la diète des jeunes larves de la crevette nordique dans le milieu naturel. Une première étude concernant les préférences alimentaires de larves de Pandalidés a été réalisée par M. V. Lebour (1922) qui a décrit le contenu stomacal de six individus appartenant à des espèces non-identifiées. Lebour a classifié toutes les larves de crustacés décapodes analysées, excluant celles de crabe et de homard, comme prédateurs de diatomées. À partir d'un examen des tractus digestifs des deux premiers stades larvaires de *P. borealis* du golfe du Maine, Stickney et Perkins (1981) ont décrit une prédominance de fragments de diatomées telles que *Coscinodiscus*, ainsi que des fragments de crustacés, de polychètes et d'autres invertébrés dans plus de la moitié des larves examinées. D'autre part, Pedersen et Storm (2002) ont étudié la composition des lipides et ont noté la présence d'acides gras typiques du phytoplancton chez des larves de stades I et II capturées sur la plate-forme continentale à l'ouest du Groenland. Ces résultats suggèrent que le phytoplancton serait une composante importante de la diète des premiers stades larvaires.

De plus, des travaux menés en laboratoire montrent que les jeunes larves capturent efficacement des particules d'environ 100 µm à 1 mm mais la sélection d'un type de proie varie selon la taille des larves. Ainsi, à partir du stade III, les larves se désintéressent des

cellules phytoplanctoniques (Rasmussen et al. 2000). Des expériences en laboratoire ont montré que la plupart des proies ingérées par des larves de stade IV étaient des stades copepodites CI-CIII du copépode calanoïde *Calanus finamarchicus* et des parties du corps de CIV-CVI de la même espèce (Harvey et Morrier 2003).

OBJECTIFS DE L'ÉTUDE

Le principal objectif de mon étude était de déterminer la position trophique des larves stade I de *Pandalus borealis* et les liens trophiques de ces jeunes stades larvaires avec la communauté planctonique présente au printemps dans le GSL.

Les hypothèses examinées sont : (1) que le phytoplancton constitue une fraction significative de la diète de jeunes larves et (2) que la composition des proies trouvées dans la diète des larves reflète la composition des assemblages de plancton au moment des prélèvements des larves. Dans le but de tester ces hypothèses, deux objectifs spécifiques ont été formulés. Le premier objectif visait à clarifier la position trophique du premier stade larvaire lors de l'émergence dans le nord-ouest du GSL et le deuxième comptait identifier les liens spécifiques entre la diète des larves et la communauté planctonique (phytoplancton et mesozooplancton) au printemps dans le GSL.

Pour vérifier mes hypothèses et réaliser mes objectifs, un échantillonnage et des expériences ont été effectués lors d'une mission en mer au printemps 2006. L'étude a été réalisée dans le nord-ouest du GSL, dans une région reconnue pour l'abondance élevée des premiers stades larvaires de crevette nordique au printemps (Ouellet et al. 1990, Ouellet et Allard 2006). L'échantillonnage a été réalisé du 29 avril au 2 mai 2006.

Les résultats concernant l'échantillonnage des larves et de la communauté planctonique en mer constituent le premier chapitre de ce mémoire, lequel est présenté sous forme d'un article scientifique rédigé en anglais qui a été soumis à la revue « Journal of Crustacean Biology » à l'automne 2008. Les résultats des expériences dans les incubateurs

visant à vérifier le choix des proies chez le premier stade larvaire de la crevette sont présentés dans le deuxième chapitre.

CHAPITRE 1

Spring plankton community structure and diet of Northern shrimp *Pandalus borealis*

(Krøyer) early stage larvae in the Northwest Gulf of St. Lawrence

1.1 INTRODUCTION

Phytoplankton represent the primary trophic level in marine pelagic ecosystems, through which most of the biological material produced by photosynthesis is channelled through the food-web via grazing by zooplankton (Skogen et al., 2007). The timing of phytoplankton blooms and secondary production has important implications for an efficient transfer of this energy through higher trophic levels (Cushing, 1990; Edwards & Richardson, 2004).

The match/mismatch hypothesis (Cushing, 1990) posits that interannual variability in the recruitment success of fish species depends on the survival of larvae. The timing of the production of adequate prey for the larval stages determines the success of this period of the life cycle. The closeness of this temporal match between the abundance peaks of larvae and their planktonic prey seems to control larval mortality. A mismatch would not necessarily lead to larval mortality by starvation, but it reduces larval growth and extends the period during which the larvae are vulnerable to planktonic predators (Leggett & Deblois, 1994). Environmental conditions may regulate the timing and intensity of the seasonal cycle of plankton production and consequently the availability and abundance of prey of suitable size for the larvae.

In the St. Lawrence ecosystem (the Lower Estuary and the Gulf of St. Lawrence, GSL), the northern shrimp *Pandalus borealis* (Krøyer) is an abundant and important crustacean decapod species that has supported a commercial fishery since 1965. Shrimp fishing is performed principally near Sept-Îles (northwest of GSL, NWGSL), and in the

Anticosti and Esquiman Channels (Savard et al., 2003) (Figure 1.3). Mature females spawn in late summer or early autumn in the GSL and carry their fertilized eggs on their pleopods until larvae hatch the next spring. In the northern GSL, the period of larval emergence begins in late April and early May (Ouellet et al., 2007). The exact time of hatching is likely determined by spawning time and bottom water temperature, warmer water resulting in earlier hatching (Shumway et al., 1985).

The larvae are planktonic, and the pelagic phase of the northern shrimp life cycle passes through five moults and is estimated to last up to 3-4 months before the first juveniles (stage VI) migrate to the deep waters, which seems to be the preferred habitat after the fifth moult (Shumway et al., 1985; Bergström, 2000; Ouellet & Allard, 2006). The first larval stages of Northern shrimp are encountered within the upper layers (<50 m) of the water column, where high concentrations of planktonic food items (e.g., diatoms, crustacean copepods and other invertebrates) are found. This abundance of potential food has been proposed to be an important factor in the success of the early larval stages (Shumway et al., 1985; Ouellet & Lefaiivre, 1994). The first two larval stages are also known to actively remain within the upper, warmer (>1°C) layer of the thermally stratified water column (Ouellet & Allard, 2006).

Ouellet et al. (2007) analyzed spring oceanographic conditions at the time of larval emergence and determined indices of *P. borealis* recruitment in the NWGSL for the period between 1994 and 2003. They found that the emergence of the larvae during periods of weak density stratification and a deep (thermally) mixed layer followed by relatively high warming rates of the upper layer of the water column favours larval survival. Their

interpretation of these observations was that oceanographic conditions affecting the initiation of the spring bloom and sustaining high levels of primary and secondary production at the time of larval emergence and development are favourable to northern shrimp recruitment success.

However, to date there have been very few data about the food preferences of the first larval stages of *P. borealis* in nature. Diatoms (*Coscinodiscus* sp.) and fragments of various kinds of crustaceans and other invertebrates have been reported in the midgut of the first two larval stages of *P. borealis* in the Gulf of Maine (Stickney & Perkins, 1981). In addition, an analysis of lipid contents and fatty acid composition of larvae caught off West Greenland suggested that larval stages I and II were feeding partly on phytoplankton (Pedersen & Storm, 2002).

The objective of the present study was to determine the trophic position of *P. borealis* first stage larvae during the spring in the NWGSL and to identify the links between larval diet and the planktonic community. We present a description of the plankton community (phytoplankton and mesozooplankton) found in association with stage I northern shrimp larvae along with an analysis of the stomach contents and gut fluorescence of the larvae in an attempt to identify the trophic level and the different prey ingested by the young larvae in this planktonic ecosystem.

1.2. MATERIALS AND METHODS

1.2.1 Field sampling

Sampling was carried out between 29 April and 2 May 2006 on board the DFO's research vessel *Calanus II*. The sampling site was near Sept-Îles, based on the documented abundance of northern shrimp larvae in early spring in that region of the NWGSL (Ouellet & Allard, 2006). Two stations were sampled; Station 1 was 110 m deep and Station 2 was 200 m deep (Figure 1.3). At each station, hydrographic data (temperature, salinity and *in situ* fluorescence) were obtained with a SeaBird SBE 19 CTD. Mesozooplankton and shrimp larvae were collected in the upper 50 m with oblique net hauls using a Bongo sampler (61 cm in diameter) equipped with 333- μ m mesh nets, and with a vertically towed ring net (0.75 m in diameter, 202- μ m mesh). At the deeper station, two additional Bongo hauls were carried out from near-bottom to the surface to verify the presence of late copepodid stages and adults of *Calanus finmarchicus* and *C. hyperboreus* that could account for the production of young stages of these two species at the sampling site. General Oceanic® flow meters placed in the mouth of each net were used to estimate volumes of water filtered. Overall, one vertical and three oblique tows were made at Station 1, and seven oblique (including two tows from the bottom to the surface) and four vertical tows were made at Station 2.

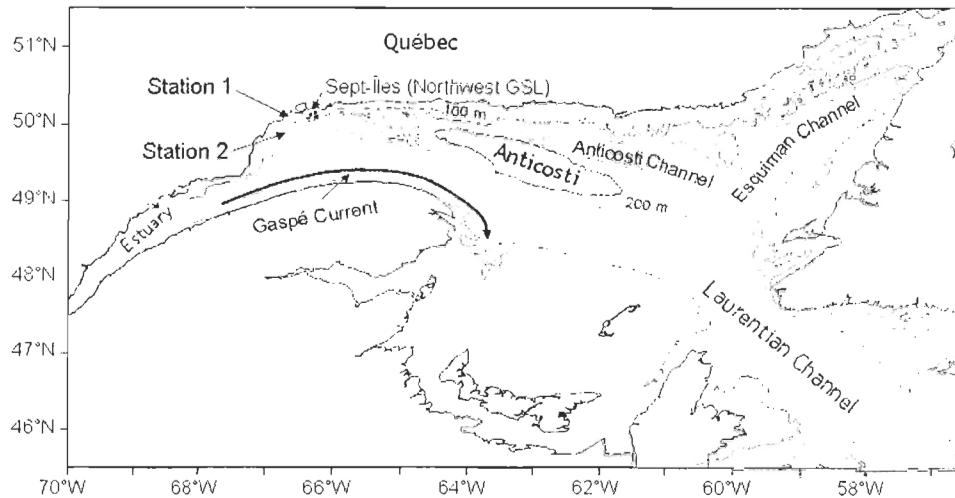


Figure 1.3. Map of the Estuary and Gulf of St. Lawrence system showing the location of the sampling stations during spring 2006 in the northwest Gulf and the main regions where fishing for northern shrimp *Pandalus borealis* is performed. The curved arrow illustrates the outflow of the St. Lawrence Estuary along Gaspé Peninsula known as the Gaspé Current.

Upon retrieval of the net, *P. borealis* larvae were immediately sorted from the Bongo samples. From each tow, when possible, a maximum of 30 individuals were stored in cryovials and frozen in liquid nitrogen before being transferred to a freezer (-80°C) until gut fluorescence analyses were carried out. The remainder of the larvae and zooplankton samples were preserved in a formaldehyde-seawater solution (4%).

In addition to the zooplankton samples, water samples for the determination of chlorophyll *a* (chl *a*) were collected at each station with 5L Niskin bottles at different depths, as determined from the CTD fluorescence profiles,, making sure that the depth of *in situ* fluorescence maximum was included.. From each depth, a 200 mL subsample was filtered through Whatman GF/C filters, which were frozen in liquid nitrogen and stored in the dark on board. At the end of the mission, the samples were transferred to a freezer (-80°C) until analysis in the laboratory. Subsamples were also preserved in a solution of acid Lugol for identification of phytoplankton species and determination of their abundance, using the Utermöhl method (Utermöhl, 1958). The structure of the phytoplankton community was examined for one water sample (1st May 2006, 10 m deep) at Station 2 as part of the Department of Fisheries and Oceans (Canada) oceanographic monitoring program for the GSL (Mitchell et al., 2002).

1.2.2 Laboratory analyses

Zooplankton samples were rinsed for a few minutes under tap water and poured into a sorting tray. Organisms larger than 20 mm (e.g., Euphausiids, Chaetognatha) were separated out. The sample was then diluted ~1/30 to 1/50 and a 10 mL Stempel pipet was used to produce subsamples with about 200 specimens of the most abundant taxa. Copepods were identified to the species level when possible and copepodid stages were identified and recorded. The abundances of *Calanus finmarchicus* and *C. glacialis*, were pooled (hereafter referred as *C. finmarchicus*). Individuals of the genera *Acartia*, *Metridia*, *Pseudocalanus*, *Oithona*, and *Oncaea* were not identified to the species level. Organisms

that we were not able to positively identify were grouped into major categories, generally class, order or phylum, (e.g., unidentified harpacticoid copepods, three categories of copepod eggs [135-160, 160-195, and 200-250 μm], invertebrate eggs, Gastropoda, Bryozoa, and Cirripedia).

P. borealis stage I larvae preserved in the formaldehyde-seawater solution (4%) were used to evaluate diet composition. Cephalothorax length was determined before dissection. Larval guts were dissected out with micro needles under a Leica M 10 (20 to 40 \times) binocular microscope. The degree of gut fullness was assessed visually and coded as follows: empty, half-full, and full. In addition, two gut content states (loose and compacted) were defined. Midgut contents were examined after dissection; extracted contents were mounted on glass slides in glycerine and crushed slightly under a cover glass. The composition of food items was determined using a microscope at 400 \times equipped with the image analysis software Image Pro-Plus 5.0 $\text{\textcircled{R}}$. Food items were identified as far as possible and the following categories were defined: phytoplankton, diatoms, zooplankton (including heterotrophic protists) and not identified (others).

Concentrations of chl *a* and phaeopigments were measured in frozen larvae. For each tow, at least three replicates of approximately 10 larvae (there were four exceptions; Table 1.1) were sorted under dim light, washed 1 μm filtered seawater to avoid contamination by external phytoplankton particles and extracted in 7 mL of 90% acetone for 4 h at 4 $^{\circ}\text{C}$ (Tirelli & Mayzaud, 1999). Larvae were not homogenized (Morales et al., 1991). Samples were then centrifuged at 3000 rpm for 10 min. Extracts were analyzed on a Turner Designs

Model 10 fluorometer before and after acidification. Gut pigment contents were calculated as the sum of the chl *a* and phaeopigment concentrations per larva.

We also determined chl *a* and phaeopigments in seawater samples by fluorometric analysis after extraction in 10 mL of 90% acetone for 18 h (Parsons et al., 1984). The linear regression between *in situ* fluorescence and estimated chl *a* concentrations at specific depth was poor ($R^2 = 0.346$), therefore we present the data of 'raw fluorescence unit' and corresponding converted chl *a* values when appropriate.

Table 1.1. Number of larvae (stage I and II) sorted from Bongo tows and preserved for gut fluorescence analyses.

Station	N of tow	Date	Stage I	Stage II
1	1	1 May	2	0
2	1	29 April	30	2
2	1	30 April	59	5
2	3	1 May	46	0
2	2	2 May	66	0

1.2.3 Data analyses

The mesozooplankton community diversity at the two stations was assessed using the Shannon-Wiener index (H') based on proportional abundances of each taxonomic category, as this is considered more sensitive to rare species (Krebs, 1999). In addition, Pielou's index of evenness was determined in order to assess the similarity of the abundances of different species at the two stations (Fock, 2000).

Cluster analysis and non-metric multidimensional scaling (nMDS) (Clarke & Warwick, 2001) were used to compare zooplankton composition and species abundance between the two stations from a matrix of species abundances (individuals m^{-3}) by station. Prior to the analysis, the very rare taxonomic groups, those found at less than 1% of total abundance, were removed. The species abundance data of the remaining taxonomic groups were standardized to proportional abundance prior to the analysis. Hierarchical agglomerative clustering was carried out to identify similarity in occurrence between species using the Bray-Curtis similarity index coupled with a group average linkage. The data set was then plotted as an nMDS plot, which displays the relative similarity between

samples as a distance between points in a two-dimensional representation. The stress level is a measure of the quality of the representation: low stress (<0.1) corresponds to a good representation; high stress (>0.2) to a poor one.

Considering that *t*-tests are more sensitive to assumptions about normality distribution and equal variances in analyses when samples sizes are unequal (Quinn & Keough 2002), the verification of these assumptions were evaluated prior the tests. Chl *a* plus phaeopigment concentrations were log transformed [$\log_{10}(x + 1)$] to test for differences between the first and the second larval stage in pigment concentrations.

1.3. RESULTS

1.3.1 Hydrographic structure

At the time of sampling, the water column was stratified. Differences in water density (σ_t) between 5 and 30 m divided by the depth interval was 0.030, which is close to the long-term average value obtained from an 11-year (1994 to 2004) time series for that region of the NWGSL (Ouellet et al., 2007). The mean surface temperature was quite similar at both stations (Station 1: 3.10°C; and Station 2: 3.28°C). The mean thermocline depth was about 15 m at Station 1 and 18 m at Station 2 (Figure 1.4). Thermal stratification was coupled with a strong halocline. Surface salinity was similar between the two stations; mean values (30.8) increased with depth, reaching values of 32.1 at 50 m. At both stations, the subsurface layer (18-86 m) was occupied by a cold-water layer ($\leq 1^\circ\text{C}$) with values of salinity from 31 to near 33 (Figure 1.4). Station 1 was about 105 m deep and a two-layer water column was observed whereas Station 2, which was ~210 m deep, had a distinctive

deep layer below the cold intermediate layer (CIL). Higher temperatures (2° to 6°C) and salinities (33 to 35) characterized this layer (Figure 1.4).

At Station 1, relative values of *in situ* fluorescence for the upper 50 m of the water column showed a maximum at 14 m and a second peak at 23 m (Figure 1.4). At Station 2, peaks were found between 9 and 12 m (Figure 1.4). Equivalent concentrations of chl *a* could not be determined for these profiles because there was a problem with calibration of the fluorometer, but the chl *a* concentrations in the water samples collected during the mission suggest that the maximum was around 3.1 $\mu\text{g L}^{-1}$.

Even though the two stations had similar hydrographic conditions, a higher concentration of northern shrimp *P. borealis* larvae was found at Station 2. The larvae were also more abundant in the Bongo samples than in the ring net. Overall, 8.2 larvae m^{-3} were captured on average at Station 2 whereas only 2.4 larvae m^{-3} were captured at Station 1. The great majority (96.5%) of the larvae were at stage I with few stage II larvae.

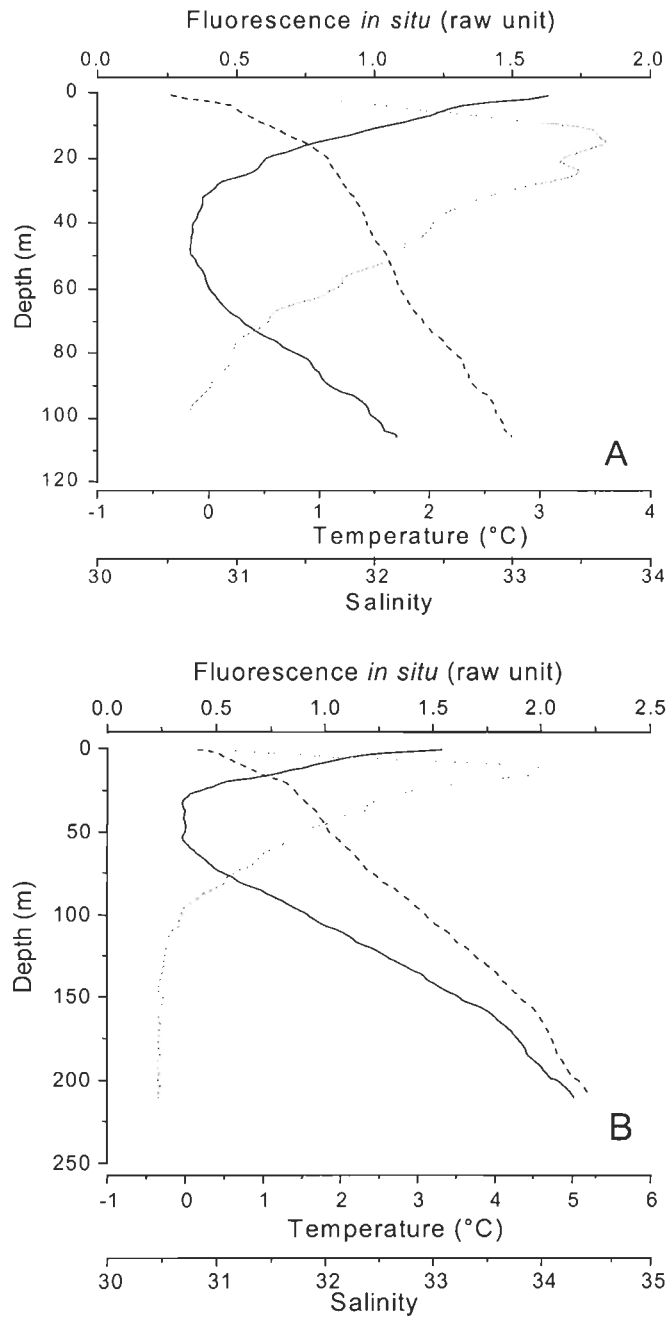


Figure 1.4. Profiles of averaged temperature (straight line), salinity (dashed line) and relative *in situ* fluorescence (dotted line) at the stations in the northwest Gulf of St. Lawrence. A) Station 1 and B) Station 2.

1.3.2 Structure of phytoplankton community

Diatoms dominated the phytoplankton community at the depth of the fluorescence/chl *a* maximum (9 to 14 m) (Appendix 1). At the station and depth examined, their concentration was 1194.07×10^3 cells L^{-1} , representing 54.4% of the total cells abundance. A total of 56 diatom species were identified, most of these represented by very few individuals. The genus *Chaetoceros*, represented by 23 species, accounted for 52.8% of the total cells (Appendix 1).

Dinoflagellates, Cryptophyceae, Prymnesiophyceae, and flagellates were also abundant, representing 4.6%, 2.9%, 3.9%, and 23.9% of the total phytoplankton concentration, respectively. For the Dinoflagellates, the more numerically abundant genera were *Amphidinium* spp., *Gymnodinium* spp., *Gyrodinium* spp., *Heterocapsa* spp. and *Prorocentrum* spp. For the Cryptophyceae the most represented genera were *Hemiselmis*, *Plagioselmis* and *Teleaulax*. Prymnesiophyceae were represented by the genus *Chrysochromulina* with individual cells between 2 to 10 μm . Cells between 2 and 5 μm were the most numerous among the flagellates.

1.3.3 Zooplankton community structure

A total of 79 species (including developmental stages) or major categories were identified, belonging to 14 higher taxonomic levels: Decapoda, Ascidiacea, Bryozoa, Chaetognatha, Cirripedia, Cnidaria, Copepoda, Ctenophora, Echinodermata, Euphausiacea, Gastropoda, ichthyoplankton, Polychaeta, and Appendicularia (Appendix 2). Only 30 of these species or major categories were retained (>1% of total abundance) for the cluster and non-metric multidimensional scaling (nMDS) analyses that were used to compare the zooplanktonic assemblages between the two stations. The cluster analysis (not shown) classified the taxonomic categories in two groups at the 60% similarity level; these groupings were also evident in the nMDS ordination (Figure 1.5). The groupings clearly reflected the two different nets used (Bongo with 333 μm mesh nets and the 202 μm ring net) whereas a separation between the two stations was less evident. Euphausiid, Appendicularia, Polychaeta and Echinodermata larvae, early stages of *Calanus* spp. and *Pseudocalanus* spp., and the small copepod species *Oithona* spp. were more abundant in the 202 μm net. Early stage (I-III) copepodites of *Calanus* spp. and late copepodite stages (IV-V) of *Pseudocalanus* spp. were more adequately retained by the Bongo (333 μm nets).

On average, the 202 μm net captured 1807 ind. m^{-3} at Station 1 and 1889 ind. m^{-3} at Station 2; while the 333 μm net captured only 231 (Station 1) and 152 (Station 2) ind. m^{-3} (including *Pandalus borealis* larvae). The Shannon-Wiener (H') diversity index for the zooplankton community was 2.06 and 2.13 for the 333 μm net and 2.01 and 2.04 for the 202 μm net at Station 1 and 2, respectively. Pielou's index of evenness was quite similar for

both mesh sizes: 0.66 and 0.65 for the 333 μm and 0.62 and 0.63 for the 202 μm net at station 1 and 2, respectively.

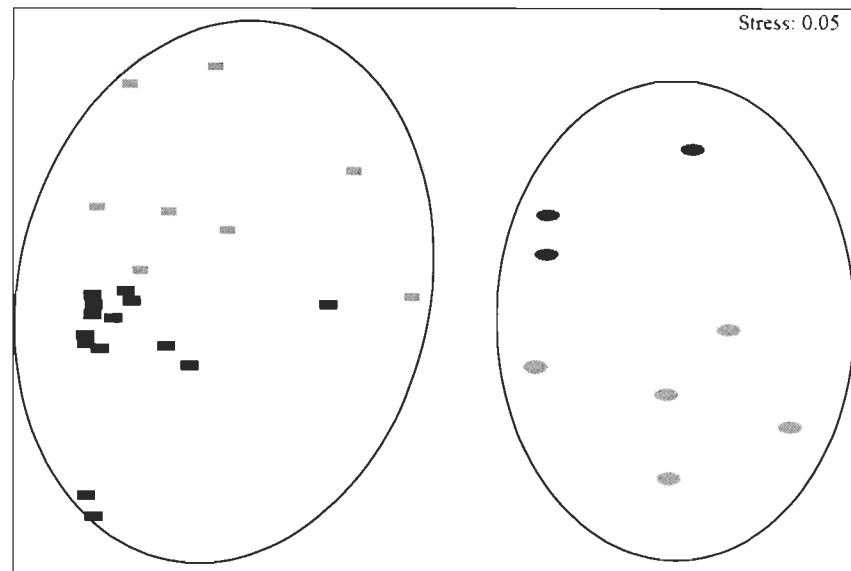


Figure 1.5. Non-metric multidimensional scaling ordination plot showing similarities in the mesozooplankton community (0-50 m) structure at the sampling site. The results are based on Bray-Curtis indices of similarity. Two clusters are distinguished, reflecting the two nets used, ovals: 202 μm net; rectangles: 333 μm net. The separation between Station 1 (gray symbols) and Station 2 (black symbols) is also shown.

Of the 14 higher taxonomic categories enumerated from the zooplankton samples, Copepoda (all species and stages) dominated taxonomically (14 species) in both nets, representing 45.1% and 46.1% of the relative total abundance from the 333 μm and 202 μm

net, respectively (Figure 1.6). *Calanus finmarchicus* accounted for 11.3% and 17.5% of all the copepods caught in the 202 μm and 333 μm nets (Figure 1.7). *C. finmarchicus* was the second most abundant species among all copepods after *Oithona* spp. in the 202 μm net. The population was represented by a new generation (nauplii and all copepodite stages), with NIV-NVI and CI-CIII being the most abundant stages (Figure 1.8). The older copepodite stages IV-VI (females and males) were mostly found in the deep tows at Station 2. *C. hyperboreus* was also very abundant in the Bongo samples, making up 19.1% of the relative abundance of all copepods (Figure 1.7). This species was also represented by a new generation consisting of copepodites I, II and III (Figure 1.8). The late-stage copepodites (CIV-CV) and adults were better represented in the deeper hauls, although they accounted for less than 10% of the relative abundance. The three categories of copepod eggs (size/diameter groups: 135-160, 160-195, and 200-250 μm) were only caught in the 202 μm net and represented less than 2% of the copepod community.

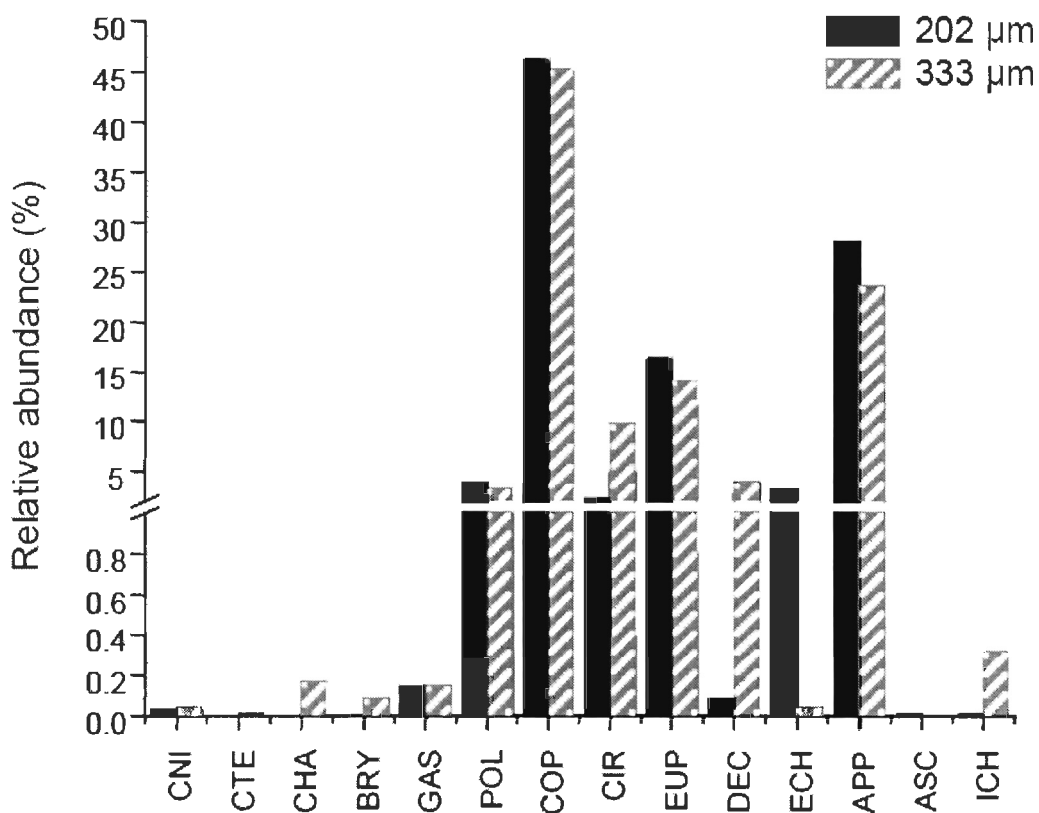


Figure 1.6. Relative abundance (mean of Station 1 and 2) of the 14 taxonomic categories found at the sampling site (0–50 m). CNI: Cnidaria; CTE: Ctenophora; CHA: Chaetognatha; BRY: Bryozoa; GAS: Gastropoda; POL: Polychaeta; COP: Copepoda; CIR: Cirripedia; EUP: Euphausiacea; DEC: Decapoda; ECH: Echinodermata; APP: Appendicularia; ASC: Ascidiacea; ICH: ichthyoplankton.

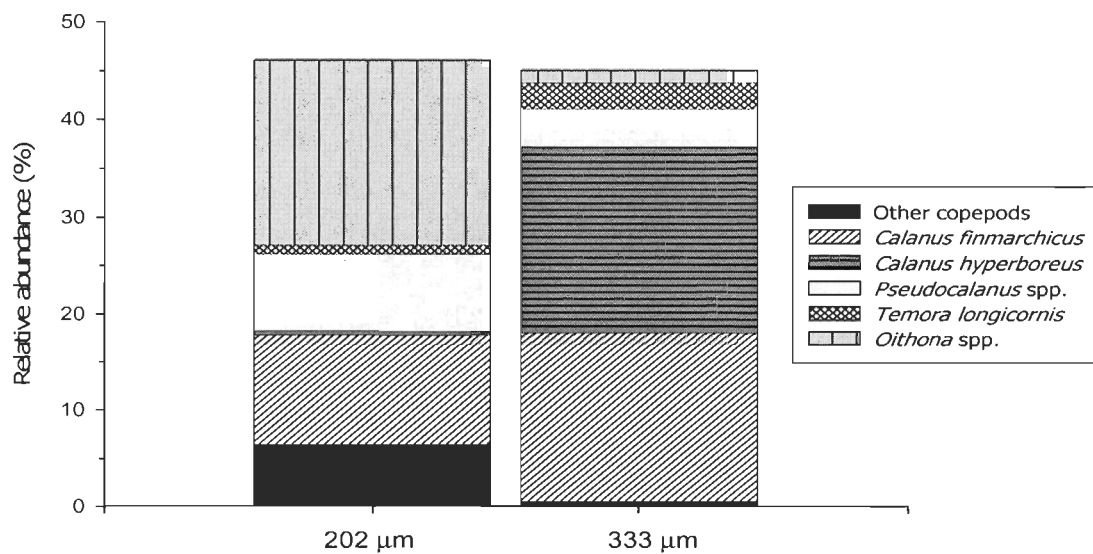


Figure 1.7. Relative abundance of the principal species within the Copepoda at the sampling site (mean of Station 1 and 2).

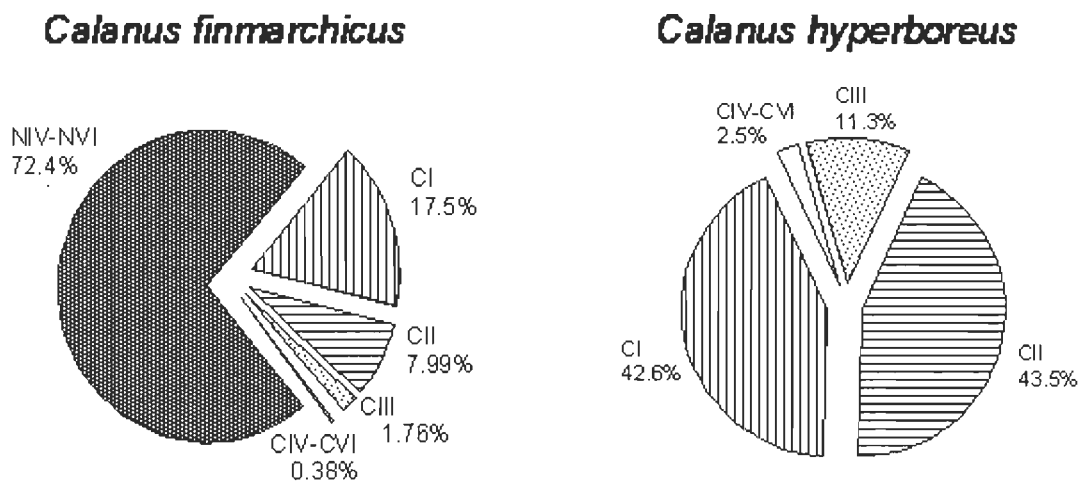


Figure 1.8. Stage structure of the two most abundant species from the Copepoda: *Calanus finmarchicus* and *C. hyperboreus* (Bongo plus ring net; mean of Station 1 and 2).

Small copepods *Oithona* spp., *Pseudocalanus* spp., and *Temora longicornis* were also abundant at the sampling site (Figure 1.7). *Oithona* spp. was the most abundant small copepod on average in the 202 μm net. The population structure of this species was characterized by older copepodite stages (CIV-CV) and females, a number of them carrying egg sacs; males were relatively rare. *Pseudocalanus* spp. was the second most abundant species, making up 7.9% of all copepods caught with the 202 μm net. All stages of *Pseudocalanus* spp. were recorded, with stages CI-CIII being the most numerous followed by NIII and NIV. Bongo net samples showed a better representation of the older stages CIV-CV, whereas females and especially males were less abundant. *Temora longicornis* was better represented in Bongo net samples (2.8%) with males being particularly dominant, whereas only a few females, copepodite stages CI-CV, and nauplii were found. Finally, the copepod species *Acartia* spp., *Euchaeta norvegica*, *Metridia* spp., *Microsetella norvegica*, *Oncaea* spp., *Scolecithricella minor*, and calanoid nauplii (NI-NII) were recorded in low numbers (mostly in the 202 μm net) and along with copepod eggs were grouped as “Other copepods” (Figure 1.7).

Appendicularia (*Fritillaria* sp. and *Oikopleura* sp.) were the second most abundant broad taxonomic category, constituting 23.1% and 28.0% of the total abundance from the 333 μm and 202 μm nets, respectively (Figure 1.6). *Fritillaria* sp. clearly dominated this category, especially with juveniles (mean trunk length between 400-500 μm). Euphausiacea (juvenile stages) were also numerous, and their relative abundance was quite similar between the two nets. However the subcategories eggs, nauplii, and metanauplii were found in higher numbers in the 202 μm net. Cirripedia larvae, Polychaeta larvae, and

Echinodermata larvae were three other categories noticeably abundant in the zooplankton samples.

1.3.4 Larval diet composition

The gut contents of 210 shrimp larvae (stage I and II) were assayed fluorometrically. Chl *a* plus phaeopigment concentrations ranged from 0.60 to 3.25 ng larva⁻¹ (mean = 1.08, SD = 0.67). It was possible to examine only 7 stage II larvae; the mean gut pigment concentration was 0.84 ng larva⁻¹ (SD = 0.47). Results from the Student's *t*-test indicated that there was no significant difference in pigment content between the two larval stages ($t=0.616$, $df = 23$, $p=0.544$).

Only thirty larvae (all stage I) were examined microscopically. The microscopic examination of the gut contents revealed that material was present in the gut of most larvae, with only 10% having an empty gut. In general, the food remains were easy to separate once removed from the gut cavity. When it was densely packed, the mass remained compacted once removed and it was more difficult to differentiate the fragments and prey items. In general, the mass of food was obscure with small dark granules and some translucent brown matter. Material was rarely present throughout the entire alimentary canal. It was easier to recuperate the material present in the anterior part of the tube and it was also less digested; as a consequence, only the material observed in the midgut was used to determine the larva diet composition. A few larvae had identifiable food items in their guts, and all revealed the same general diet composition which were characterized by individual cells of *Thalassiosira* spp., *Navicula* spp., and other materials like diatom

fragments, mineral particles, and (generally non-identifiable) zooplankton fragments (Table 1.2). A visual assessment of prey remains found in the gut suggests that about half of the particles are phytoplanktonic (diatoms) and the majority of the other half appeared to be zooplankton fragments with some mineral particles.

Table 1.2. Food items found in gut contents of stage I larvae. CL = Carapace length (mm).

The “unidentified” diet item refers to fragments resembling zooplankton but for which it was not possible to provide taxonomic identification. nd = no data

CL (mm)	Gut fullness (%)	Gut content state	Diet composition				
			unidentified	mineral crystals	diatoms	zooplankton fragments	<i>Thalassiosira</i> spp.
1.38	half-full	compacted	☐	☐			
1.34	half-full	compacted, clear	☐				
1.40	empty	nd					
1.35	full	compacted			☐		
1.59	half-full	loose, clear			☐	☐	
1.41	half-full	loose, clear			☐	☐	
1.38	half-full	compacted	☐				
1.38	full	compacted, clear	☐		☐		
1.40	half-full	loose, clear	☐				
1.39	full	compacted			☐	☐	
1.39	full	compacted	☐				
1.37	full	compacted			☐	☐	
1.40	full	compacted	☐				
1.38	full	compacted	☐				
1.41	empty	nd					
1.37	full	compacted	☐				☐
1.53	full	loose, clear			☐		
1.40	full	compacted			☐		
1.43	empty	nd					
1.39	full	compacted			☐	☐	
1.42	half-full	compacted	☐				
1.32	full	compacted	☐				☐
1.39	full	compacted	☐		☐		
1.30	full	compacted		☐	☐		
1.37	full	compacted	☐				
1.32	full	compacted			☐	☐	
1.38	half-full	loose	☐				
1.35	full	compacted	☐				
1.39	full	compacted		☐	☐		
1.35	full	compacted			☐	☐	

1.4. DISCUSSION

The short sampling period in early spring 2006 provided unique observations of the northwestern Gulf of St. Lawrence (NWGSL) plankton community at a crucial moment for the productivity of this ecosystem. At the time of our study, the spring warming of the water had begun as revealed by the thermal stratification observed in the upper layer of the water column. The build-up of chl *a* concentrations (the highest values were estimated at $3.1 \mu\text{g L}^{-1}$) likely indicates that intense primary production (e.g., Rivkin et al., 1996) was occurring at the time of the sampling. The phytoplankton community was dominated by centric diatoms and mainly by species of the genus *Chaetoceros*. Regarding the mesozooplankton community structure, spawning of different species/groups had clearly started in the area, as indicated by the abundance of early and juvenile stages of calanoid copepods (*C. finmarchicus*, *C. hyperboreus*, and *Pseudocalanus* spp.), Appendicularia, Euphausiacea, and the relatively high abundance of Cirripedia, Polychaeta, and Echinodermata larvae.

In addition, stage I *P. borealis* larvae were abundant at the sampling site. The microscopic examination of gut contents and the fluorometric analyses revealed that the stage I larvae had fed on a variety of food items, suggesting an omnivorous feeding behaviour immediately after hatching. Although a small number of dissections were carried out and it was difficult to positively identify the zooplankton fragments, the homogeneity of the observations among the larvae examined gives confidence in those conclusions. Overall, our results support the idea that a match with a period of high biological

production in spring may have considerable importance for the feeding success of first stage *P. borealis* larvae in the NWGSL.

In general, in the NWGSL the mean daily temperature of sea-surface water (SST) remained below 0°C until mid-April but increased rapidly during the first half of May, at the time of shrimp larval emergence (Ouellet et al., 2007). At the time of the sampling, the upper layer of the water column presented clear thermal stratification, which will increase gradually over time until solar heating and freshwater runoff reach a maximum in summer (de Lafontaine et al., 1991). In spring, the increase in light and stratification combined with high nutrient concentrations in the upper layer from the previous fall/winter deep convection promotes the onset of the planktonic production (Le Fouest et al., 2005).

The estimated chl *a* concentration values (maximum) were similar to near-surface chl *a* concentrations ($\sim 4 \mu\text{g L}^{-1}$) derived from SeaWiFS data for the study site in late April 2006 (Anonymous 2007). Earlier studies (e.g., Rivkin et al., 1996; Doyon et al., 2000) have documented average chl *a* values over the euphotic zone around $2.1 \mu\text{g L}^{-1}$ (cells $< 200 \mu\text{m}$) corresponding to spring bloom concentrations in the NWGSL. Therefore, in our study, the estimated maximum chl *a* values of $3.1 \mu\text{g L}^{-1}$ would suggest that the sampling was carried out when an intense phytoplankton production was still occurring. Furthermore, our late-April/early-May chl *a* values correspond well with spring bloom values observed in the Anticosti Gyre (a quasi-permanent cyclonic gyre that characterizes the NWGSL) in 2001 (Starr et al., 2002). It has long been considered that the spring phytoplankton bloom occurs in the Gulf of St. Lawrence during April-May (Sévigny et al., 1979). Nevertheless, the timing of the spring phytoplankton bloom does not appear to be synchronous over the GSL:

numerical simulations have shown that the spring bloom in the northwestern Gulf starts at mid-April while it starts later in the northeastern Gulf due to a later ice melt (Le Fouest et al., 2005).

Our results showed that *Chaetoceros* spp. accounted for more than half of all the diatom cells counted, with *C. socialis* being the most common species. This genus along with other diatoms (e.g., *Thalassiosira nordenskiöldii*) typically dominates the phytoplankton biomass during the spring bloom in the Lower St. Lawrence Estuary and in the Gaspé Current (Therriault & Levasseur, 1985, Levasseur et al., 1992). Studies carried out in other similar northern ecosystems (e.g., Oslofjord, southern Norway) reported *C. socialis* and *T. nordenskiöldii* as common spring species, with *T. nordenskiöldii* often dominating during early spring (Kristiansen et al., 2001).

Of the fourteen higher taxonomic levels of zooplankton recorded in the study area (Decapods, Ascidiacea, Bryozoa, Chaetognatha, Cirripedia, Cnidaria, Copepoda, Ctenophora, Echinodermata, Euphausiacea, Gastropoda, ichthyoplankton, Polychaeta, and Appendicularia), the Copepoda dominated the metazoan zooplankton community. However, using a 333 μm mesh net may have underestimated the abundance of smaller species (e.g., *Oithona* spp.) and the juvenile stages of other groups such as Echinodermata, Euphausiacea, Appendicularia, and Polychaeta. Many female *Oithona* spp. with egg sacs were recorded, but nauplii of this species were rare. It has been argued that sampling using a 202 μm mesh net compared to a 62 or 73 μm mesh net greatly underestimates the contribution of the smaller species to the total abundance and biomass of copepod communities, due to the extrusion of nauplii and copepodite (e.g., below C5 in *Oithona*

spp.) stages (Hopcroft et al., 2005). Nevertheless, the abundance of juvenile stages of *C. finmarchicus*, *C. hyperboreus*, and *Pseudocalanus* spp. (nauplii and copepodite stages CI-CIII), Appendicularia, Euphausiacea (eggs, nauplii, and metanauplii), and the presence of larval Cirripedia, Polychaeta and Echinodermata were relatively high during the sampling, clearly indicating that spawning of these species/groups had started in the area. Previous studies revealed that reproduction and/or development in early summer of dominant species such as *Calanus finmarchicus*, *C. hyperboreus* and *Pseudocalanus* spp. are generally linked to the spring phytoplankton bloom in the Lower St. Lawrence Estuary (Plourde et al., 2001, Plourde et al., 2002). In northern Norwegian fjords, a substantial part of the annual production of *C. finmarchicus* seems to be produced during the spring phytoplankton bloom (Koski, 2007). Moreover, Starr et al. (1991) proposed that the production of planktonic larvae in the barnacle *S. balanoides* was also probably coordinated with the spring phytoplankton production.

In spring 2006, the date at 50% of larval emergence of *P. borealis* occurred on day 125 of the year, or May 5 (L. Savard, personal communication, Maurice Lamontagne Institute, Fisheries and Oceans Canada, Mont-Joli, QC). Northern shrimp larvae have a short emergence duration (mean duration for 25 to 75% larval emergence: ~12 days, Ouellet et al., 2007), which could mean that our sampling was carried out approximately in the middle of the shrimp larval emergence, an assumption supported by the high proportion of stage I larvae at the sampling sites.

We present the first direct observation of the northern shrimp stage I larvae feeding regime in the NWGSL ecosystem. While phytoplankton cells seem to constitute a

significant proportion of the diet, our examination of gut contents lead us to conclude that feeding was already omnivorous at hatching, as was proposed by Rasmussen et al., (2000).

The visual assessment of prey remains in larval guts revealed that about half of the particles corresponded to phytoplankton cells (diatoms) and most of the other half appeared to be zooplankton. In almost all the larvae examined, centric diatoms were specifically found. They also made up the highest percentage of the phytoplankton community in the surface layer. However, although small colonial diatoms belonging to *Chaetoceros* spp. were dominant in the centric diatoms group, they were not easy to identify in the larval gut contents. On the other hand, the large centric diatoms *Thalassiosira* spp. and the pennate diatom *Navicula* spp. (20-50 μm) were easily identifiable, even though they represented less than 1% of the total phytoplankton community. These differences could be due to a mechanical inefficiency of the larvae for catching the smaller species (e.g., *Chaetoceros* spp. cell diameters are only 5-14 μm) or differences in the time of residence in the guts between taxonomic groups. Hence, fragile phytoplankton could be underestimated due to fragmentation of cells that makes them hard to identify.

Gut pigment examination by fluorescence also provided evidence that first stage northern shrimp larvae ingested phytoplankton during the sampling period. The gut fluorescence values are comparable to those found in medium-sized herbivorous copepods (Morales et al., 1991; Bautista & Harris, 1992), but they are higher when compared with the value of 0.2 ng chl *a* ind⁻¹ found by Harms et al. (1994) for crab *Carcinus maenas* larvae. Dam & Petersen (1991) estimated gut pigment content of the female calanoid copepod *Temora longicornis*, an omnivorous copepod, at 1.0-1.5 ng chl *a* per female in

Long Island Sound (NE USA). It would then appear that planktonic algae ingestion is important in the feeding of first stage northern shrimp larvae.

From the microscopic gut examination, remains resembling zooplankton fragments were frequently observed. Although it was difficult to positively identify remains other than diatoms in the gut contents, comparisons of the nature and characteristics of the remains in the guts of stage I larvae fed exclusively with animal food (*Artemia* spp.) in the laboratory (P. Ouellet, personal communication) and our field larvae allowed us to validate the contribution of zooplankton items in the gut contents. However, it was not possible to resolve the taxonomic origin of the zooplankton fragments, as was done by Stickney & Perkins (1981), who reported remains of cirripeds, copepod nauplii, small larval polychaetes, larval echinoderm spines and copepods. The high degree of fragmentation and/or the advanced state of digestion made it impossible to differentiate zooplanktonic items using a light microscope. Various authors have examined larval faeces and gut contents using scanning electron microscope (SEM), which would increase one's ability to accurately identify the items found (e.g., Meyer-Harms & Harms, 1993).

Our results thus indicate that *P. borealis* stage I larvae must eat zooplankton. A temporal match with the beginning of the secondary production at the sampling site, reflected by a high quantity of early developmental stages from various taxonomic groups, means that the larvae have access to a wide variety (in terms of size and shape) of potential zooplankton food items. Laboratory experiments have revealed that stage II and older larvae can feed efficiently on mesozooplankton (Rasmussen et al., 2000; Harvey & Morrier, 2003). Stickney & Perkins (1981) observed that zooplankton food becomes more

important than phytoplankton as the larvae get bigger. Pedersen & Storm (2002) used fatty acid analyses and found that while phytoplankton is an important component of the diet of stage I larvae, the importance of animal food increases in the diet of larval stages III to VI. In addition to food quantity, food quality is also considered a key factor for survival and development (Ouellet et al., 1994; Anger, 2001). Zooplankton could provide the extra calories needed to fulfil the metabolic requirements of the shrimp larvae. Nevertheless, phytoplankton may provide early stages of *P. borealis* larvae with a food source supplying specific essential nutrients (e.g., essential polyunsaturated fatty acids, which are considered key nutrients in animal nutrition; Sargent et al., 1997).

In conclusion, our analysis of the diet composition of the first larval stages of *P. borealis* in the NWGSL confirms that a match between a period of high primary and secondary production and larval emergence likely represents a key factor for northern shrimp larval survival in this system.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors are grateful to Jean-Pierre Allard and the captain and the crew members of the DFO research vessel *Calanus II* for their support during the sampling. Thanks are extended to Pierre Joly for his assistance with zooplankton taxonomic identification and to Sylvie Lessard for the taxonomic identification of phytoplankton species. The Department of Fisheries and Oceans Canada and the *Institut des sciences de la mer de Rimouski*

(ISMER) supported this research. We thank Dr Suzanne Roy for constructive comments that improved the manuscript.

CHAPITRE 2

**Expériences de prédation - Choix de proies du premier stade larvaire de la crevette
nordique en présence d'une communauté naturelle de plancton**

2.1. INTRODUCTION

Le premier chapitre de mon mémoire présente les analyses du contenu stomacal des larves de la crevette nordique, *Pandalus borealis*, du milieu naturel et une caractérisation de la communauté planctonique présente lors de l'échantillonnage aux stations situées au nord-ouest du GSL. Les résultats de cette première partie ont montré qu'au site d'étude l'émergence des larves s'est produite lors d'une période de floraison phytoplanctonique et d'une importante production secondaire caractérisée par la présence des premiers stades et des juvéniles de nombreux groupes mésozooplanctoniques. Également, les résultats ont montré que les larves du premier stade présentaient une diète omnivore dès l'émergence. Ainsi, j'ai pu démontrer la position trophique du premier stade larvaire de la crevette nordique. Par contre, il n'a pas été possible d'identifier les liens spécifiques entre la diète des larves et la communauté planctonique présente.

Des expériences de prédation précédentes, faites dans des conditions contrôlées au laboratoire et utilisant la crevette nordique comme prédateur, suggèrent également que les premiers stades larvaires de *P. borealis* auraient un régime omnivore. Nunes (1983) a suggéré que l'ingestion de cellules phytoplanctoniques supporte la survie des larves de stade I. Harvey et Morrier. (2003) ont observé que des jeunes larves (stade II) sont capables d'ingérer des proies zooplanctoniques de petite taille (p. ex. nauplii de copépodes et œufs d'invertébrés). En fait, d'autres résultats d'expériences en laboratoire indiquent que l'ingestion des proies d'origine animal par les larves est nécessaire afin d'assurer la survie des ces dernières le long du développement larvaire (Ouellet et al., 1992).

Dans un effort de mieux préciser le choix de proies du premier stade larvaire de *Pandalus borealis*, en plus de l'échantillonnage en mer il avait été prévu de mener une expérience de prédation à bord du navire.

2.1 OBJECTIFS DE L'ÉTUDE

Cette expérience visait à clarifier la sélection de proies par des larves de stade I de *P. borealis* en présence d'assemblages de plancton préparés et représentatifs de la communauté du nord-ouest du GSL retrouvées au printemps.

Les résultats de cette expérience constituent le deuxième chapitre de mon mémoire. Pour cette partie, les données du dosage de chlorophylle *a* dans les larves du milieu naturel présentées dans le premier chapitre sont comparées avec les résultats obtenus de l'analyse des larves incubées en présence d'un assemblage de plancton naturel pendant 2 et 4 heures. Également, l'analyse des contenus stomacaux des larves utilisées lors des expériences de prédation ont aidé à mieux définir la diète et à vérifier les choix de proies des larves de la crevette nordique dans leur milieu naturel.

2.2. MATÉRIELS ET MÉTHODES

Les expériences de prédation ont été réalisées deux fois au printemps 2006 (1^{ier} et 2 mai) à bord du navire de recherche *Calanus II*. Des femelles œuvées de *Pandalus borealis* gardées aux laboratoires de l'Institut Maurice-Lamontagne (IML) avaient été amenées à bord du navire et maintenues dans des viviers isothermes d'une capacité de 250 L [Xactics™ (2001) International, Inc.] afin d'assurer d'avoir des larves vivantes en bonne condition physique et avec l'estomac vide pour la réalisation des expériences.

Les incubations ont été réalisées dans des bouteilles de 1 L remplies de l'eau contenant les assemblages planctoniques préparés à bord. Des assemblages planctoniques représentatifs du milieu naturel ont été préparés à partir de prélèvements faits avec des filets coniques de 73 µm de diamètre de mailles sur les premiers 50 m de la colonne d'eau. Afin d'éviter autant que possible la présence de prédateurs mésozooplanctoniques autres que les larves de *P. borealis* dans les incubateurs, le contenu du filet a été filtré avec un tamis de 200 µm.

Les conditions de travail et l'espace limité à bord du navire ne permettaient pas d'avoir les équipements nécessaires pour l'estimation précise des densités initiales de proies potentielles dans les bouteilles. Cette estimation n'a été faite que postérieurement au laboratoire (voir plus bas).

Le remplissage de chaque bouteille a été fait avec 100 mL de l'assemblage planctonique concentré du milieu naturel complété avec 900 mL d'eau de mer filtrée (1 µm). Pour chaque expérience, deux bouteilles (témoins 0 heures) ont été immédiatement préservées afin de déterminer la concentration initial planctonique dans les bouteilles. Il y

a eu deux temps d'incubation, 2 et 4 heures, et pour chaque temps d'incubation il y avait 5 bouteilles avec 10 larves chacune et 5 bouteilles témoins (sans larves). Lors des expériences, les bouteilles incubées ont été mises dans les contenants isothermes, la température de l'eau a été gardée à $\sim 6^{\circ}\text{C}$ par pompage de l'eau à 3 m sous la surface. Une fois chaque période d'incubation terminée, les 10 larves ont été retirées des bouteilles. Cinq larves ont été préservées dans une solution de formaldéhyde et d'eau de mer (4%) et 5 larves ont été congelées dans l'azote liquide. Une fois les larves de crevette retirées, tout le contenu de la bouteille a été conservé dans une solution de formaldéhyde et d'eau de mer (4%).

Suivant le même protocole de travail expliqué au premier chapitre (voir page 16 pour plus de détails), les larves conservées dans la solution de formaldéhyde et d'eau de mer (4%) ont été utilisées pour l'identification des constituants de la diète à partir de la dissection et l'observation au microscope des contenus stomacaux. Les larves congelées dans l'azote liquide ont été utilisées pour déterminer l'importance du matériel phytoplanctonique dans la diète des larves à partir du dosage par fluorimétrie de la chlorophylle *a* et phaeopigments contenus dans les larves.

Au laboratoire, l'estimation de la concentration de particules (phytoplancton et zooplancton) entre 75 et 200 μm offertes aux larves a été calculée avec un compteur de particules Coulter® Multisizer II. Cet appareil permet de compter les particules contenues dans une solution d'électrolyte (dans ce cas-ci de l'eau de mer filtrée à 0.2 μm) de volume connu. Une sonde en verre percée d'un orifice de 400 microns de diamètre a été utilisée pour réaliser le comptage des particules dans l'étendue de tailles ciblées (75 – 200 μm). La

moitié du volume de chaque bouteille a été concentrée et ensuite fractionnée en trois sous-échantillons de 10 mL, dont chacun a été dilué à 1/2,5 avec de l'eau de mer filtrée donnant un volume final de 25 ml, ce volume a permis de faire trois comptages des particules contenues dans 2 mL. La concentration moyenne de particules a été calculée à partir de ces répliques de comptage.

L'autre moitié du volume contenu dans chaque bouteille a été utilisée pour l'identification et le comptage du zooplancton. La concentration moyenne de proies mésozooplanctoniques a été déterminée à partir du comptage de trois sous-échantillons de 5 ou 10 mL par bouteille incubée. L'identification taxonomique des juvéniles a été faite majoritairement jusqu'aux niveaux de genre ou d'espèce, ensuite les nauplii (NI-NVI) dans le cas des copépodes calanoides (*Calanus* spp., *Pseudocalanus* spp. et *Metridia* spp.) furent regroupés. Dans le cas des autres copépodes, ils ont été identifiés aux niveaux de genre/espèce, et ensuite regroupés en nauplius (NI-NVI) et en copepodites (CI-CVI).

Cependant les juvéniles des autres organismes ont été regroupés simplement dans des catégories taxonomiques supérieures telles que : Polychètes, Échinodermes, Hémichordés, Euphausiacés, Ascidies et cinq catégories pour les œufs de Copépodes (75-100, 100-135, 135-160, 160-195, et 200-250 μm).

Afin d'identifier des différences significatives de l'abondance de chaque espèce ou catégorie du zooplancton entre les bouteilles témoins (T0h, T2h, T4h), ainsi qu'entre les bouteilles témoins et les bouteilles incubées avec de larves (T0h, I2h, I4h) des analyses de variance (ANOVA) suivies de tests à comparaisons multiples (modification de Dunn-

Sidak) ont été employés. Lorsqu'il n'existait pas d'égalité des variances entre les groupes (i.e. les temps d'incubation) des tests de Kruskal-Wallis ont été réalisés.

L'importance du matériel phytoplanctonique dans les larves a été établie en comparant la concentration de pigments chlorophylliens (chlorophylle *a* plus phaeopigments) dans les larves incubées (2 et 4 h) avec la concentration dans les larves témoins (0 h), en utilisant un test non paramétrique de type Kruskal-Wallis, en raison de la présence de valeurs extrêmes (« outliers ») dans les données. Pour ce faire, le test de Kruskal-Wallis a été choisi, ce dernier étant un test plus robuste lorsque le principe de normalité de données n'est pas respecté ou quand des valeurs extrêmes de la variable utilisée sont présentes.

2.3. RÉSULTATS

2.3.1 Caractérisation des assemblages planctoniques préparés pour les expériences de prédation.

Spectre de tailles des particules planctoniques contenues dans les bouteilles témoins

Les assemblages de plancton préparés contenaient des particules phytoplanctoniques et zooplanctoniques entre 75 et 200 μm . Les bouteilles témoins utilisées lors des expériences de broutage du 1^{ier} et 2 mai contenaient en moyenne entre 5284 et 5344 particules L^{-1} respectivement.

La plus grande concentration de particules se retrouvait dans l'intervalle de tailles 75 à 120 μm (Figures 2.1 et 2.2). L'analyse des communautés contenues dans les bouteilles témoins a montré que le mésozooplancton correspondait à 54,64% du nombre total des particules dans les assemblages planctoniques préparés. Les cellules phytoplanctoniques entre 75 et 200 μm formaient les 45,36% restant. Cependant, selon la description présentée au premier chapitre, on retrouvait seulement $\sim 0,11\%$ de la communauté phytoplanctonique décrite au site d'échantillonnage dans cette gamme de tailles, le restant des cellules phytoplanctoniques étant plus petites que 75 μm .

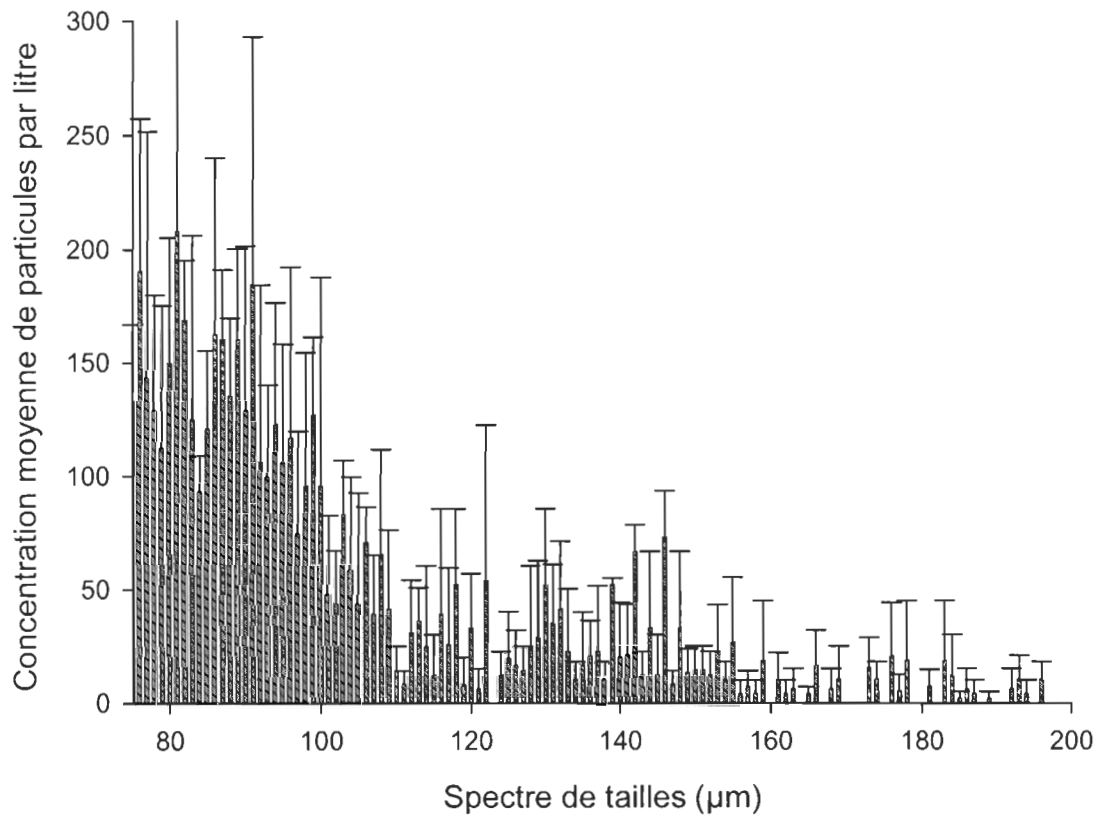


Figure 2.1. Spectre de tailles des particules planctoniques (de 75 à 200 µm) contenues dans les bouteilles témoins lors de l'expérience de prédation du 1^{ier} mai 2006. Les concentrations moyennes de particules sont montrées ainsi que les écarts-types.

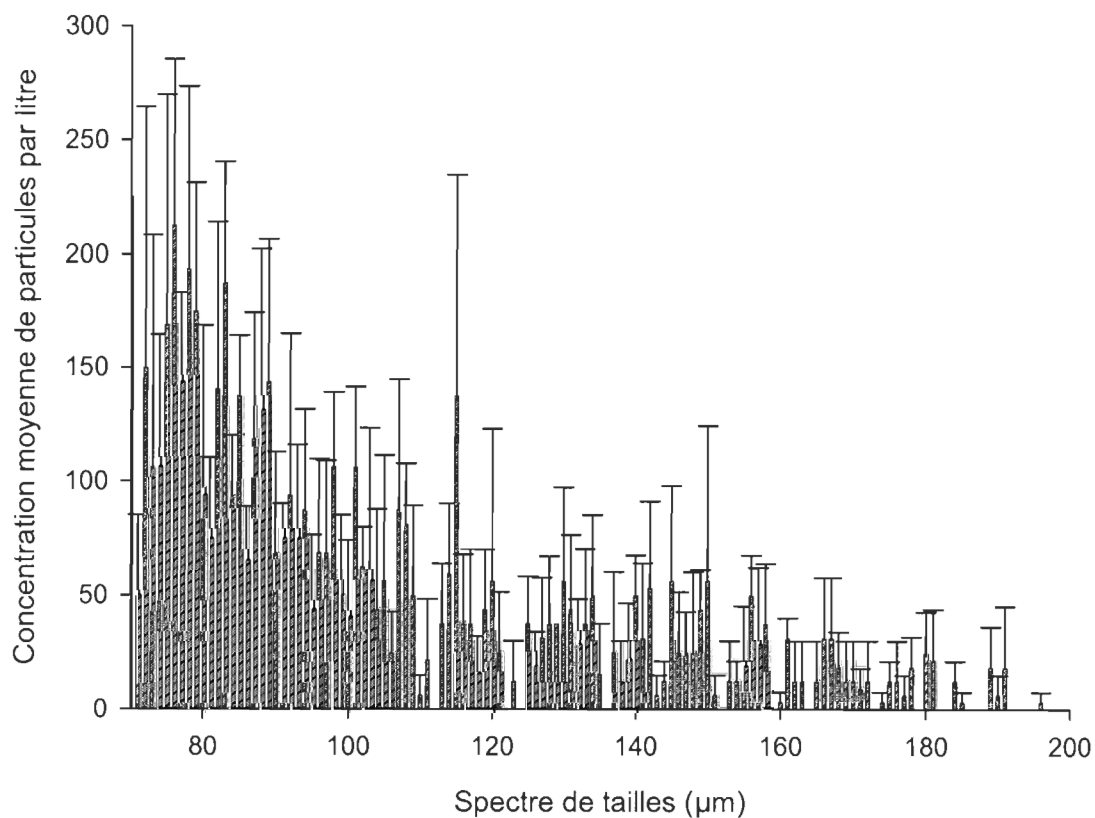


Figure 2.2. Spectre de tailles des particules planctoniques (de 75 à 200 µm) contenues dans les bouteilles témoins lors de l'expérience de prédation du 2 mai 2006. Les concentrations moyennes de particules sont montrées ainsi que les écarts-types.

Structure de la communauté zooplanctonique dans les bouteilles témoins

La communauté zooplanctonique contenue dans les bouteilles témoins des expériences du 1^{ier} et 2 mai était représentée par des individus des premiers stades de développement et des juvéniles des sept niveaux taxonomiques suivants : Appendiculaires

(*Fritillaria* sp.), Polychètes, Copépodes, Échinodermes, Hémichordés, Euphausiacés, Ascidiés. Ces groupes ont été identifiés également dans la communauté zooplanctonique présentée dans le premier chapitre. Le nombre de proies zooplanctoniques (moyenne \pm écart-type) dans les bouteilles témoins a été de 2940 ± 533 individus L^{-1} . Les copépodes étaient le groupe le plus abondant ($\sim 77.5\%$ d'abondance relative), représentés principalement par les nauplii (NI-NVI) de copépodes Calanoides (genres *Calanus*, *Pseudocalanus* et *Metridia*) (Figure 2.3). Les nauplii (NI-NVI) de *Temora longicornis* et *Oithona* spp. étaient aussi abondants dans les bouteilles incubées. D'autres espèces/stades de développement appartenant à la catégorie Copepoda étaient présent dans la communauté zooplanctonique offerte aux larves, soient : des copepodites (CI-CV) de *Pseudocalanus* spp., *Oncaea* spp., *Microsetella norvegica*, *Oithona* spp., et cinq catégories d'œufs de copépodes (75-100, 100-135, 135-160, 160-195, 200-250 μm) (Figure 2.3). Les individus appartenant aux groupes taxonomiques Appendiculaires (*Fritillaria* sp.), Échinodermes, Hémichordés, Euphausiacés et Ascidiés étaient moins nombreux (Figure 2.3).

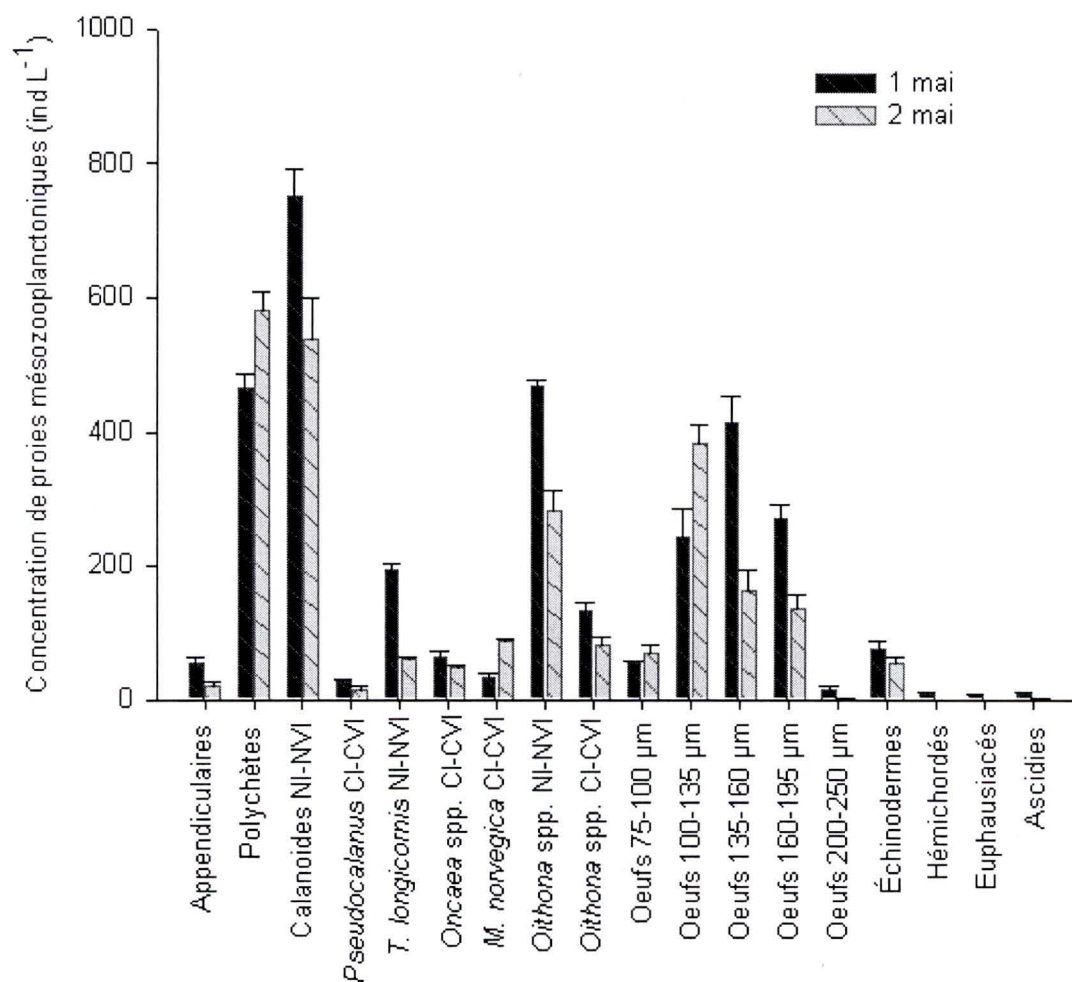


Figure 2.3. Communauté zooplanctonique caractéristique des assemblages préparés et contenus dans les bouteilles témoins. NI-NVI : stades nauplii ; CI-CVI: stades copépodites; *T. longicornis* = *Temora longicornis*; *M. norvegica* = *Microsetella norvegica*.

2.3.2. Contenus stomacaux des larves

Dosage de pigments dans le tractus digestif

Lors des expériences de broutage réalisées le 1^{ier} et 2 mai, la comparaison des concentrations moyennes de pigments (chl *a* et phaeopigments) dans les larves a révélé des différences significatives (Kruskal-Wallis $p < 0,01$) entre les témoins (0 h) et les larves incubées pendant 2 et 4 heures. Les concentrations de chl *a* et phaeopigments dans le tractus digestif des larves témoins (0 h) ont variées entre 0,06 et 0,15 ng larve⁻¹. Pour les deux jours d'expériences, des différences ont été observées entre 0 et 2 h et 0 et 4 h (Figure 2.4). La concentration moyenne de pigments après les incubations était de 0.66 (après 2 h) et 0.52 (après 4 h) ng larve⁻¹ le 1^{ier} mai et 1,74 et 1,46 ng larve⁻¹ après 2 et 4 heures le 2 mai.

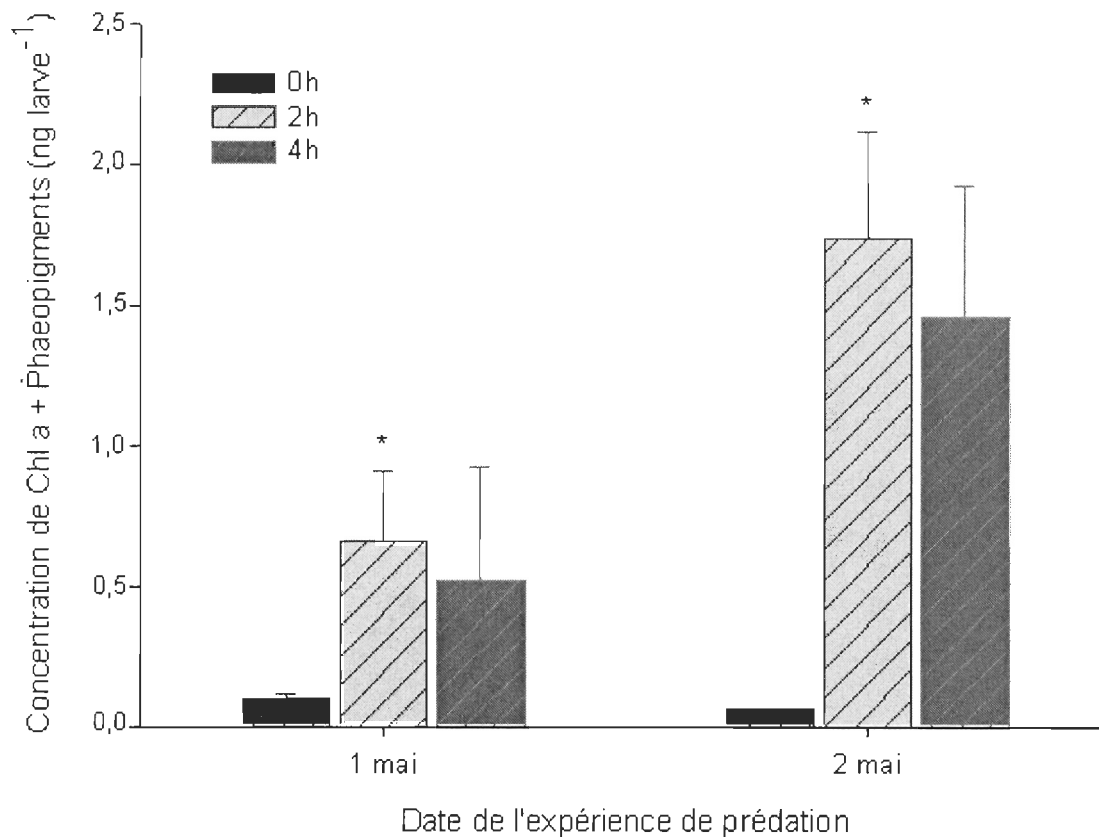


Figure 2.4. Concentrations moyennes et écarts types des pigments trouvés dans les larves témoin (0 h) et dans les larves incubées pendant 2 et 4 heures lors des expériences du 1^{ier} et 2 mai 2006. Les astérisques montrent les différences significatives (Kruskal-Wallis $p < 0,01$) entre les témoins (0 h) et les larves incubées pendant 2 et 4 heures.

Dissection des estomacs des larves

Les contenus stomacaux de 145 larves (incubées plus témoins) ont été examinés au microscope. De la même façon que pour les larves du milieu naturel, l'examen du matériel retrouvé dans les estomacs des larves incubées a révélé une variété de particules

phytoplanctoniques et des restes ressemblant à des proies zooplanctoniques. Parmi les contenus stomacaux ont été trouvés, par exemple; des diatomées (*Thalassiosira* spp., *Navicula* spp.), un silicoflagellé (*Dictyocha speculum*), un cilié (*Parafavella* sp.), des chaînes ressemblant à des diatomées, et des restes ressemblant à du zooplancton (Figure 2.5).

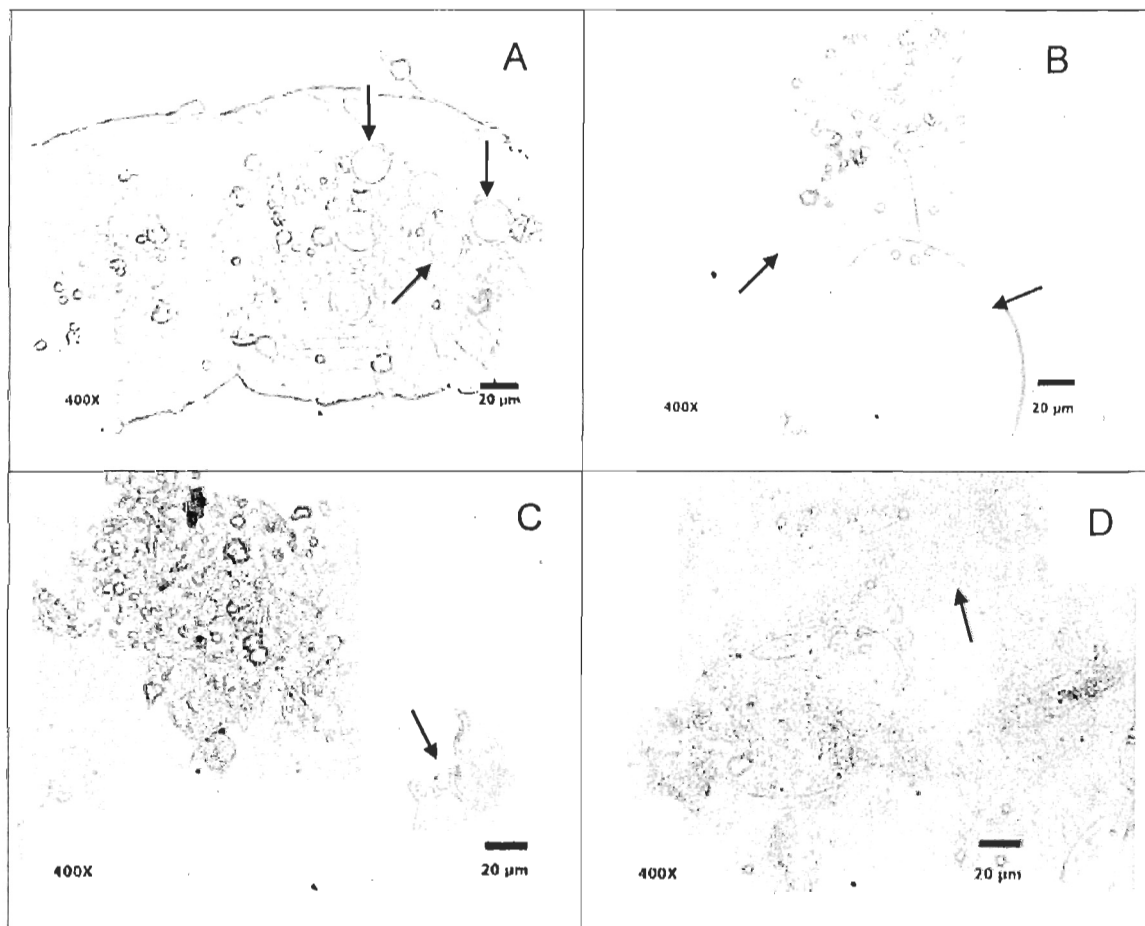


Figure 2.5. Photographies de contenus stomacaux des larves de *P. borealis* incubées 2 et 4 heures : A: diatomées (*Thalassiosira* spp.); B: chaînes de diatomées; C: silicoflagellé (*Dictyocha speculum*); D: ciliés (*Parafavella* sp.) et des restes considérés zooplanctoniques.

De la même façon que pour les résultats du premier chapitre, les diatomées centrales appartenant au genre *Thalassiosira* ainsi que les pennales *Navicula* spp. de taille entre 20 et 50 μm , ont été facilement reconnaissables dans les contenus stomacaux, même si ces deux genres constituaient seulement 1% de la communauté phytoplanctonique totale décrite auparavant. La présence de flagellés de $\sim 20 \mu\text{m}$ et de ciliés $> 50 \mu\text{m}$ a été aussi notée dans les estomacs des larves même si ces deux groupes sont peu abondants (moins du 1%) dans la communauté phytoplanctonique du milieu naturel.

2.3.3 Comparaison des communautés zooplanctoniques dans les bouteilles avant et après les périodes d'incubation.

Dans les bouteilles sans larves, il y a eu très peu de différences significatives dans l'abondance des espèces/catégories du zooplancton entre les bouteilles témoins (T0) et les bouteilles incubées 2 et 4 heures. Ces différences ont été visibles principalement dans les abondances des larves de Polychètes et des copépodites d'*Oithona* (CI-CVI) après 2 heures et dans la catégorie œufs de copépodes 135-160 μm après 4 heures d'incubation (figure 2.6).

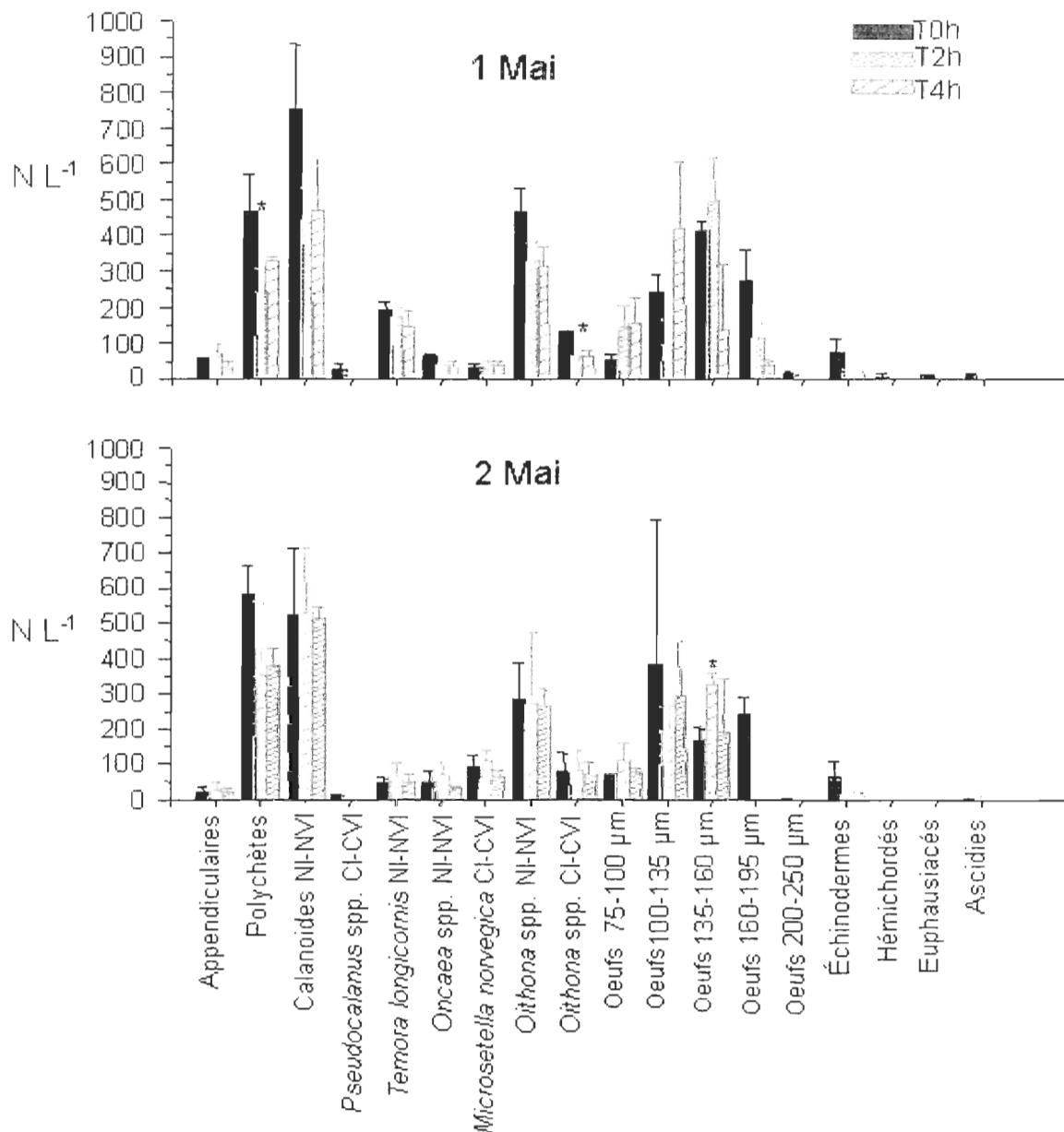


Figure 2.6. Comparaison des abondances moyennes (\pm écart type) de la communauté zooplanctonique offerte aux larves de *P. borealis* avant (T0h) et après 2 (T2h) et 4 (T4h) heures d'incubation des bouteilles témoins lors de l'expérience de prédation du 1^{ier} et 2 mai. Les astérisques montrent les différences significatives ($P < 0.05$) (ANOVA et test de comparaisons multiples Dunn-Sidak).

Dans les bouteilles incubées avec des larves, après 2 heures d'incubation, il y a eu une diminution significative des abondances de nauplius de calanoides ($P = 0.058$), de nauplius et de copépodites d'*Oithona* spp., ainsi que de la catégorie œufs 100-135 μm ($P < 0.05$), en comparaison avec l'abondance dans les bouteilles témoins 0h (Figure 2.7) lors de l'expérience du 1^{ier} mai. Cependant, même si les abondances étaient plus faibles dans tous les groupes, il y a eu de différences significatives dans les catégories œufs 100-135 μm et 135-160 μm seulement entre les bouteilles incubées 2 heures et les bouteilles témoins 2h (Figure. 2.7).

En ce qui concerne les résultats après 4 heures d'incubation, les nauplius d'*Oithona* spp. et la catégorie œufs 75-100 μm ont montré une diminution significative entre les bouteilles témoins (T4h) et les bouteilles incubées (I4h) (Figure. 2.7).

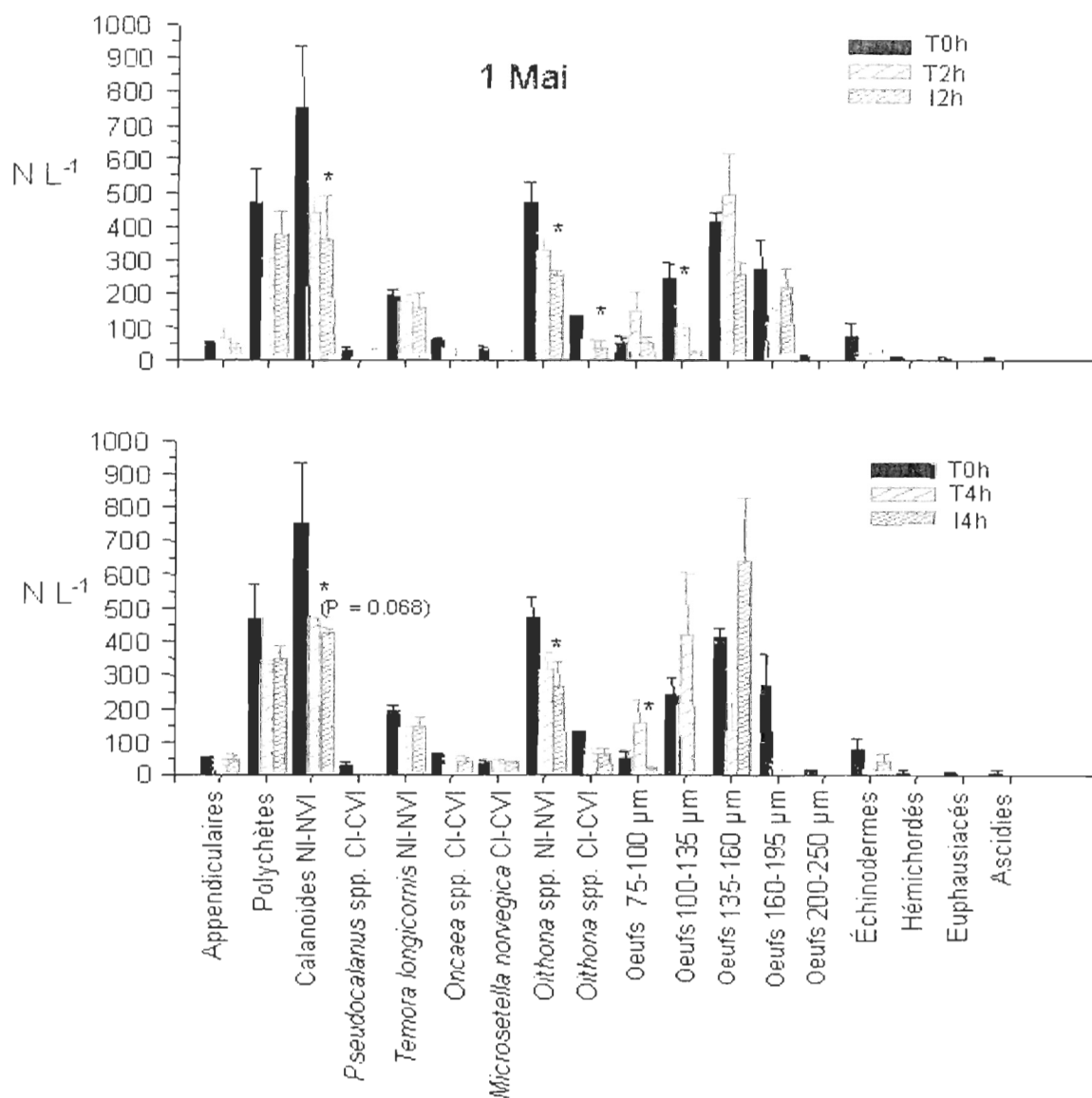


Figure 2.7. Comparaison des abondances moyennes (\pm écart type) de la communauté zooplanctonique offerte aux larves de *P. borealis* avant (T0h) et après 2 et 4 h d'incubation (bouteilles témoins sans larves: T2h, T4h; bouteilles avec des larves: I2h, I4h) lors de l'expérience de prédation du 1^{ier} mai 2006. Les astérisques montrent les différences significatives ($P < 0.05$) (ANOVA et test de comparaisons multiples Dunn-Sidak).

Pour l'expérience du 2 mai il y a eu une diminution de l'abondance de nauplius de calanoides (NI-NVI) après 2 et 4 heures d'incubation néanmoins cette différence n'était pas significative ($P > 0.05$). Enfin, les résultats des expériences du 1^{ier} et 2 mai suggèrent que les nauplius de calanoides, les juvéniles d'*Oithona* spp. (nauplius et copépodites) ainsi que les œufs de copépodes auraient été les principales proies microzooplanctoniques des larves de *P. borealis* lors des expériences de prédation.

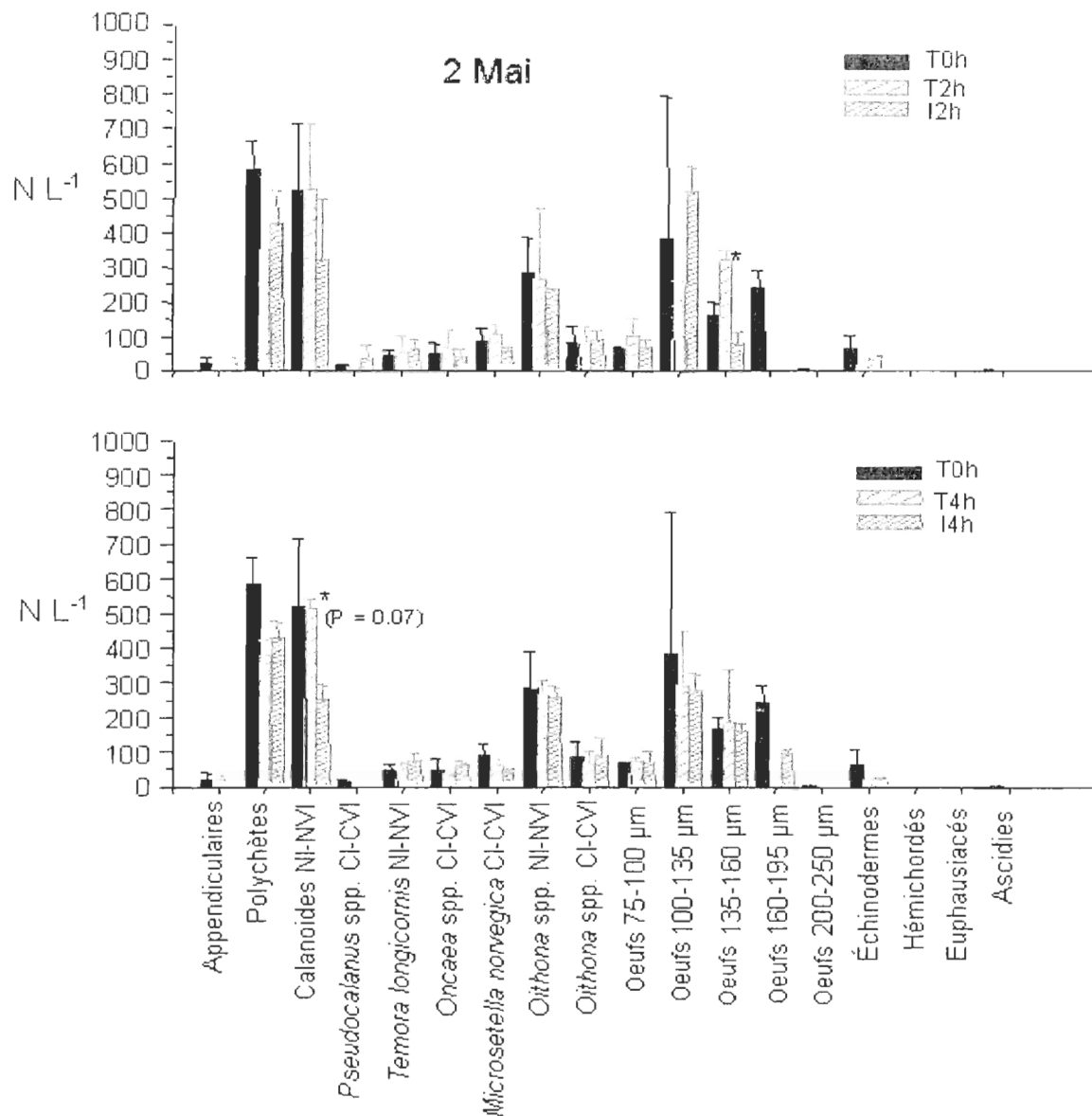


Figure 2.8. Comparaison des abondances moyennes (\pm écart type) de la communauté zooplanctonique offerte aux larves de *P. borealis* avant (T0h) et après 2 et 4 h d'incubation (bouteilles témoins sans larves: T2h, T4h; bouteilles avec des larves: I2h, I4h) lors de l'expérience de prédation du 2 mai 2006. Les astérisques montrent les différences significatives ($P < 0.05$) (ANOVA et test de comparaisons multiples Dunn-Sidak).

2.4. DISCUSSION

La communauté zooplanctonique contenue dans les bouteilles témoins était constituée principalement des premiers stades de développement et des juvéniles de 7 groupes taxonomiques listés dans la description du zooplancton faite pour le nord-ouest du GSL et présentée dans le premier chapitre. De plus, considérant exclusivement l'étendue de taille entre 75 et 200 μm , les analyses des assemblages planctoniques préparés pour les expériences de prédation incluaient majoritairement des particules de taille entre 75 et 120 μm . Dans cette gamme de tailles se retrouvaient une variété de proies planctoniques incluant, pour le zooplancton, certains stades de développement de copépodes calanoides ainsi que de petites espèces telles que *Temora longicornis* et *Oithona* spp. En ce qui concerne les cellules phytoplanctoniques, les spectres de tailles observés dans les bouteilles contenaient une grande quantité du phytoplancton dans la fraction $<100 \mu\text{m}$. Selon la communauté décrite au premier chapitre, dans cette gamme de taille se retrouverait un certain nombre de cellules formant des chaînes, tel que *Chaetoceros* spp. ainsi que des cellules considérées de grande taille ($\sim 50 \mu\text{m}$) par exemple *Thalassiosira* spp.

L'examen des concentrations en pigments et des contenus du tractus digestif des larves à 0 heure (témoin) et après 2 et 4 heures d'incubation a révélé que les larves de la crevette nordique se sont nourries lors des incubations. De plus, les contenus stomacaux des larves examinés au microscope ont montré une diversité alimentaire suggérant un comportement omnivore des larves de premier stade.

La communauté zooplanctonique présente dans les bouteilles était dominée par la catégorie Copepoda. Les copépodes calanoides présents dans les bouteilles étaient

particulièrement les espèces *Calanus finmarchicus* et *Pseudocalanus* spp. Au moment de l'échantillonnage dans le nord-ouest du GSL, *Calanus finmarchicus* et *Pseudocalanus* spp. étaient deux espèces abondantes dans la catégorie des grands et petits copépodes respectivement. *C. finmarchicus* comptait pour 11,3% et 17,5% de l'abondance totale de la catégorie Copepoda capturée avec les filets de mailles de 202 μm et 333 μm . Les stades de développement nauplii IV-VI et copepodites I-III étaient les plus abondants. *Pseudocalanus* spp. était le deuxième taxon le plus abondant dans le groupe des petits copépodes et on y retrouvait tous les stades de développement dans les assemblages du milieu naturel bien que les stades copepodites I-III et nauplii III-IV étaient les plus nombreux. Bien que des individus du genre *Metridia* aient été observés dans les bouteilles incubées ceux-ci n'étaient pas nombreux et ils ne l'étaient pas non plus dans la communauté zooplanctonique (202 μm) décrite au premier chapitre.

Les nauplii (NI-NVI) de *Temora longicornis* et d'*Oithona* spp. étaient aussi abondants dans les bouteilles incubées. La présence de nauplii de cette dernière espèce ainsi que d'autres petites espèces dans les bouteilles témoins pourrait s'expliquer par le fait que les assemblages ont été préparés à partir de l'échantillonnage de la couche de surface de la colonne d'eau avec un filet conique de 73 μm . Dans la description de la communauté zooplanctonique présentée dans le premier chapitre, la présence de femelles œuvées d'*Oithona* spp. a été notée alors que la présence de nauplii a été plutôt rare. L'échantillonnage avait été alors réalisé à l'aide de filets coniques de 202 μm , ce qui confirmerait le fait que cette maille ne serait pas efficace pour échantillonner les nauplii de copépodes de petite taille. La densité de proies zooplanctoniques potentielles dans les

bouteilles incubées était environ 1000 fois les concentrations du zooplancton estimées dans les assemblages du milieu naturel à partir de l'échantillonnage avec le filet de 202 μm , cela peut être dû au fait que les assemblages incubés ont été préparés en concentrant plusieurs échantillons pris dans la couche de surface avec une maille de 75 μm . Les particules appartenant à la fraction entre 75 et 120 μm étaient plus abondantes que les particules entre 120 et 200 μm .

Les observations démontrant une diminution de proies de petite taille sont en concordance avec Anger (2001) qui remarque une sélectivité des premiers stades larvaires de décapodes vers les proies de petite taille. Une étude en laboratoire suggère également que l'efficacité pour capturer et ingérer des particules en-dessous de 100 μm et au-dessus de 1 mm diminue chez les larves du premier stade de la crevette nordique (Stickney et Perkins 1981). Néanmoins, les particules (diatomées) relativement petites ($\sim 35 \mu\text{m}$) et en concentration élevées ($> 7 \times 10^7$ cellules par litre) pourraient servir de nourriture aux larves du premier stade (Stickney et Perkins 1981).

Dans mon étude les assemblages planctoniques préparés étaient constitués principalement de diatomées appartenant au genre *Chaetoceros* qui représentait plus de 50% de l'abondance totale de cellules de la communauté phytoplanctonique décrite et était dominé par *C. socialis*, cette espèce étant caractérisée par des cellules généralement petites. Toutefois, *C. socialis* forme généralement des chaînes plus ou moins longues, qui peuvent être courbées et réunies en grand nombre de colonies dans une substance gélatineuse commune. Ces caractéristiques pourraient expliquer que ce groupe ait été retenu par des

mailles de 75 μm et expliquer la présence des cellules de petite taille dans les estomacs des larves incubées.

Les concentrations de pigments estimées dans les larves du milieu naturel présentées dans le premier chapitre (moyenne = 1,08 ng larve^{-1} , écart type = 0,65) ressemblent à celles des larves incubées pendant les expériences de 2 heures (1^{ier} mai = 0,66 ng larve^{-1} , 2 mai = 1,74 ng larve^{-1} , $n = 25$, moyenne globale = 1,20 ng larve^{-1} , écart type = 0,31) et de 4 heures (1^{ier} mai 0,52 ng larve^{-1} , 2 mai = 1,46 ng larve^{-1} , moyenne globale = 0,99 ng larve^{-1} , écart type = 0,44). Une étude réalisée par Harvey et Morrier (2003) a montré que même s'il y a une variabilité des taux de prédation des larves de stade I de la crevette nordique sur de courtes périodes de temps (2 et 4 heures), ces taux sont assez stables sur des expériences de prédation de ≈ 24 heures. Ces résultats semblent confirmer, si on considère que le passage des pigments via du zooplancton servant de proies aux larves est négligeable, l'importance de l'ingestion de cellules phytoplanctoniques dans la diète du premier stade larvaire de *Pandalus borealis*.

En ce qui concerne les analyses des contenus stomacaux des larves, bien qu'il ne fût pas possible d'identifier taxonomiquement les restes de nature zooplanctonique, la diminution de l'abondance de certains taxons suggère fortement que ces catégories auraient pu être les principales proies des larves. Cette diminution pourrait aussi être associée à la présence de certains groupes d'hétérotrophes dans la communauté planctonique des bouteilles. Par exemple, les bouteilles contenaient des dinoflagellés hétérotrophes appartenant au genre *Protoberidinium*, qui sont prédateurs d'une vaste gamme de proies incluant des assemblages naturels de phytoplancton, ainsi que des œufs et nauplii de

copépodes (p. ex. *P. divergens*, Jeong 1999). D'autres prédateurs potentiels présents dans la communauté étaient les euphausiacés, par contre dans les bouteilles on retrouvait seulement des stades juvéniles de ce groupe et ils n'étaient pas abondants donc je considère qu'ils ont eu un effet négligeable dans la diminution des différents taxons.

La réalisation de cette expérience m'a permis de vérifier le choix de proies par les larves et de confirmer les conclusions présentées au premier chapitre concernant la position trophique et le régime alimentaire des larves de premier stade de la crevette nordique dans leur milieu naturel.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Les résultats de mon étude appuient l'hypothèse qu'une période de forte production planctonique au printemps au moment de l'émergence, tel que proposé par l'hypothèse du match/mismatch de Cushing (1990), serait crucial pour le succès d'alimentation et la survie des larves de la crevette nordique *Pandalus borealis* dans le nord-ouest du GSL. Cette conclusion est supportée par les résultats de l'examen microscopique de contenus stomacaux et l'analyse des pigments algaux (via la fluorescence) des larves de premier stade provenant du milieu naturel ainsi que des larves des expériences en incubateurs.

Au printemps 2006 l'émergence des larves de *Pandalus borealis* a eu lieu lors d'une période caractérisée par une floraison phytoplanctonique importante, dominée par des diatomées centriques, et par le début de la production secondaire, démontrée par l'abondance des stades juvéniles de copépodes calanoides (*Calanus finmarchicus*, *C. hyperboreus*, et *Pseudocalanus* spp.), Appendiculaires, Euphausiacés et par la présence importante des stades larvaires de Cirripèdes, Polychètes et Échinodermes lors de l'échantillonnage.

Bien que l'identification des constituants de la diète ait été partielle en raison de l'état des restes trouvés dans les estomacs des larves, les analyses des dissections effectuées et les observations au microscope indiquent une alimentation omnivore des larves de la crevette nordique dès l'émergence. Bien que nous n'ayons pas pu identifier taxonomiquement les restes zooplanctoniques dans les estomacs des larves tel que l'ont fait Stickney et Perkins

(1981), qui ont décrit la présence de fragments de cirripèdes, nauplii de copépodes, larves de polychètes ainsi que des restes de larves d'échinodermes, les caractéristiques et la nature de certains restes dans les estomacs des larves ainsi que l'évidence d'une diminution de l'abondance de certains groupes taxonomiques (p. ex. nauplii I-VI de copépodes Calanoides) dans les assemblages planctoniques après 2 et 4 heures d'incubation, laissent croire que ces proies font partie, de façon importante, de l'alimentation des larves.

Suite à des observations directes, j'ai aussi remarqué que les cellules phytoplanctoniques constituent un élément important de la diète des jeunes larves de la crevette nordique. Des diatomées appartenant aux genres *Thalassiosira* et *Navicula* ainsi que des flagellés et ciliés ont été trouvés répétitivement dans les estomacs. Une étude basée sur la composition lipidique des larves des premiers stades de la crevette nordique dans l'ouest du Groenland (Pedersen et Storm 2002), a démontré la présence d'acides gras typiques du phytoplancton chez des larves de stades I et II. En général, les concentrations de pigments dans les larves du milieu naturel et les larves incubées (2 et 4 heures) étaient constantes à $\approx 1 \text{ ng larve}^{-1}$. Considérant un taux d'évacuation constant de $\approx 0,02 \text{ min}^{-1}$ (dans le cas de copépodes herbivores; Irigoien, 1998), ceci impliquerait un taux d'ingestion estimé de $\approx 0,02 \text{ ng chl } a \text{ larve}^{-1} \text{ min}^{-1}$ ($\approx 28,8 \text{ ng chl } a \text{ larva}^{-1} \text{ j}^{-1}$). L'estimation journalière des besoins caloriques de larves de premier stade de la crevette nordique a été calculée de $0,251 \text{ cal mg}^{-1} \text{ poids sec}$ ($0,043 \text{ cal larve}^{-1}$) à 3.0°C (Paul et Nunes, 1983). Utilisant un facteur de conversion de $\approx 10.0 \text{ kcal g}^{-1} \text{ C}$ (Salonen et al., 1976) et un rapport carbone/chlorophylle de 40 (Båmstedt et al., 2000), les estimés de l'ingestion journalière de chl *a* correspondraient à 0.058 calories, ce qui représenterait approximativement de 25% à

30% des calories nécessaires pour les besoins énergétiques quotidiens des larves. Les concentrations des pigments chlorophylliens dans les larves de milieu naturel et aussi des larves lors des expériences d'incubation permettraient de conclure que le phytoplancton seul ne fournirait pas la quantité de calories nécessaires pour les larves de premier stade.

Cependant, le phytoplancton est la source d'acides gras polyinsaturés (AGPI) en milieu marin, bien que les teneurs varient d'une espèce à l'autre et selon les conditions environnementales (Pernet et al. 2003). Donc il est suggéré que l'ingestion directe de phytoplancton par les jeunes larves favorise la prise de ces AGPI essentiels.

Il serait intéressant par la suite d'utiliser de méthodes alternatives comme celles des isotopes stables (p. ex. via un spectromètre de masse isotopique). Ces méthodes permettraient de mesurer les rapports isotopiques d'éléments comme le carbone, l'azote entre autres, afin d'examiner la variabilité trophique des différents stades larvaires ou décrire les différences trophiques inter-populationnelles de la crevette nordique dans de différents écosystèmes. Des plus, ces analyses favoriseraient une meilleure compréhension de la dynamique trophique des jeunes stades et ils aideraient à compléter l'information des régimes alimentaires des larves de la crevette nordique dans le GSL.

BIBLIOGRAPHIE

- Anger, K. (2001) The biology of decapod crustacean larvae. *Crustacean Issues 14*. A. A. Balkema Publishers, Lisse.
- Anonymous (2007) Borstad Associates Remote Sensing Services
<http://www.borstad.com/gripweb/grip.html>.
- Båmstedt, U., D.J. Gifford, X. Irigoien, A. Atkinson, and M. Roman. 2000. Feeding. pp. 322-399. In, Harris, R., P. Wiebe, J. Lenz, H.R. Skjoldal, and M. Huntley. ICES Zooplankton Methodology Manual. Academic Press.
- Bautista, B. & Harris, R.P. (1992) Copepod gut contents, ingestion rates and grazing impact on phytoplankton in relation to size structure of zooplankton and phytoplankton during a spring bloom. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **82**, 41-50.
- Bergström, B.I. (2000) The biology of *Pandalus*. *Advances in Marine Biology*. Vol. 38. Academic Press, London, pp. 57-245.
- Clarke, K. R. & Warwick, R. M. (2001) *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. 2nd edition, PRIMER-E: Plymouth
- Cushing, D.H. (1990) Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. *Advances in Marine Biology*. Vol. 26. Academic Press, London, pp. 249-293.
- Dam, H.G. & Peterson, W.T. (1991) In situ feeding behavior of the copepod *Temora longicornis*: effects of seasonal changes in chlorophyll size fractions and female size. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **71**, 113-123
- de Lafontaine, Y., Demers, S. & Runge, J. (1991) Pelagic food web interactions and productivity in the Gulf of St. Lawrence: A perspective. In Therriault, J.C. (ed) The Gulf of St. Lawrence: Small ocean or big estuary? *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, **113**, 99-123.

- Doyon, P., Klein, B., Ingram, R.G., Legendre, L., Tremblay, J.-E. & J.-C. Therriault (2000) Influence of wind mixing and upper-layer stratification on phytoplankton biomass in the Gulf of St. Lawrence. *Deep-Sea Res. II*, **47**, 415-433.
- Edwards, M. & Richardson, A.J. (2004) Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature*, **430**, 881-884.
- Fock, H. (2000) Analysis of community structure. In Harris, R., Wiebe, P., Lenz, J., Skjoldal, H.R. *et al.* (eds), *ICES Zooplankton Methodology Manual*. Academic Press, London, pp. 154-192.
- Harms, J., Meyer-Harms, B., Dawirs, R.R. & K. Anger (1994) Growth and physiology of *Carcinus maenas* (Decapoda, Portunidae) larvae in the field and in laboratory experiments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **108**, 107-118.
- Harvey, M. & Morrier, G. (2003) Laboratory feeding experiments on zoea of northern shrimp *Pandalus borealis* fed with natural zooplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **265**, 165-174.
- Hopcroft, R.R., Clarke, C.R., Nelson, J. *et al.* (2005) Zooplankton communities of the Arctic's Canada Basin: the contribution by smaller taxa. *Polar Biol.*, **28**, 198-206.
- Houde, E. D. 1987. Fish early life dynamics and recruitment variability. *Am. Fish. Soc. Symp.* **2**:17-29.
- Irigoiien, X. 1998. Gut clearance rate constant, temperature and initial gut contents: a review. *Journal of Plankton Research* **20**: 997-1003.
- Jeong, H.J. (1999) The ecological roles of heterotrophic dinoflagellates in marine planktonic community. *J. Eukaryot. Microbiol* **46**, 390-396.
- Koski, M. (2007) High reproduction of *Calanus finmarchicus* during a diatom-dominated spring bloom. *Mar. Biol.*, **151**, 1785-1798.
- Krebs, C.J. (1999) Species diversity measures. In Krebs, C.J. (ed) *Ecological methodology*. 2nd ed. Addison Wesley Longman Inc, Menlo Park, pp. 410-452.
- Kristiansen, S., Farbot, T. & Naustvoll, L.J. (2001) Spring bloom nutrient dynamics in the Oslofjord. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **219**, 41-49.
- Lebour, M.V. (1922) The food of plankton organisms. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **12**, 644-677.

- Le Fouest, V., Zakardjian, B. & Saucier, F.J. (2005) Seasonal versus synoptic variability in planktonic production in a high-latitude marginal sea: The Gulf of St. Lawrence (Canada). *J. Geophys. Res.*, **110**, doi: 10.1029/2004JC002423.
- Leggett, W. & DeBlois, E. (1994) Recruitment in marine fishes: is it regulated by starvation and predation in the egg and larval stages? *Netherlands J. Sea Res.*, **32**, 119-134.
- Levasseur, M., Fortier, L., Therriault, J.C. & P. J. Harrison (1992) Phytoplankton dynamics in a coastal jet frontal region. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **86**, 283-295.
- Meyer-Harms, B. & Harms, J. (1993) Detection of phytoplankton pigments by HPLC in *Hyas araneus* larvae (Crustacea, Decapoda): Comparison of field and laboratory samples. *Netherlands J. Sea Res.*, **31**, 153-161.
- Mitchell, M., Harrison, G., Pauley, K. *et al.* (2002) Atlantic Zonal Monitoring Program Sampling Protocol. *Can. Tech. Rep. Hydrogr. Ocean Sci.* **223**: iv + 23 pp.
- Morales, C., Bedo, A., Harris, R.P. *et al.* (1991) Grazing of copepod assemblages in the north-east Atlantic: The importance of the small size fraction. *J. Plankton Res.*, **13**, 455-472.
- Ouellet, P. Savard, L. & Larouche, P. (2007) Spring oceanographic conditions and northern shrimp *Pandalus borealis* recruitment success in the north-western Gulf of St. Lawrence. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **339**, 229-241.
- Ouellet, P. & Allard, J.P. (2006) Vertical distribution and behaviour of shrimp *Pandalus borealis* larval stages in thermally stratified water columns: laboratory experiment and field observations. *Fish. Oceanogr.*, **15**, 373-389.
- Ouellet, P. & D. Chabot (2005) Rearing *Pandalus borealis* (Krøyer) larvae in the laboratory. I. Development and growth at three temperatures. *Mar. Biol.*, **147**, 869-880.
- Ouellet, P. & Lefaivre, D. (1994) Vertical distribution of northern shrimp (*Pandalus borealis*) larvae in the Gulf of St. Lawrence; implications for trophic interactions and transport. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **51**, 123-132.
- Ouellet, P. Taggart, C. T. & Frank, K. T. (1992) Lipid condition and survival in shrimp (*Pandalus borealis*) larvae. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **49**, 368-378.

- Ouellet, P. Lefaivre, D. & Koutitonsky, V. (1990) Distribution of shrimp (*Pandalus borealis*) larvae and hydrographic pattern in the northern Gulf of St. Lawrence. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **47**, 2068-2078.
- Parsons, T.R., Maita, Y. & Lalli, C.M. (1984) A manual of chemical and biological methods for seawater analysis. Pergamon Press. Oxford. 173 pp.
- Paul, A.J. & Nunes, P. (1983) Temperature modification of respiratory metabolism and caloric intake of *Pandalus borealis* (Krøyer) first zoeae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **66**, 163-168.
- Pedersen, S. & Storm, L. (2002) Northern shrimp (*Pandalus borealis*) recruitment in West Greenland waters. Part II. Lipid classes and fatty acids in *Pandalus* shrimp larvae: Implications for survival expectations and trophic relationships. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, **30**, 47-60.
- Pernet, F., Tremblay, R., Demers, E. & Roussy, M. (2003). Variation of lipid class and fatty acid composition of *Chaetoceros muelleri* and *Isochrysis* sp. grown in a semicontinuous system. *Aquaculture.*, **221**: 393-406.
- Plourde, S., Dodson, J., Runge, J.A. & J.-C. Therriault (2002) Spatial and temporal variations in copepod community structure in the lower St. Lawrence Estuary, Canada. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **230**, 211-224.
- Plourde, S., Joly, P., Runge, J.A., Zakardjian, B. & J. J. Dodson (2001) Life cycle of *Calanus finmarchicus* in the lower St. Lawrence Estuary: the imprint of circulation and late timing of the spring phytoplankton bloom. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **58**, 647-658.
- Quinn, G. P. & M. J. Keough. 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, Cambridge
- Rasmussen, T., Aschan, M. & Christiansen, J.S. (2000) The implementation of laboratory studies to shrimp recruitment modelling - a brief review of experimental procedures. *International Council for the Exploration of the Sea. CM Doc. R:07*.
- Rivkin, R., Legendre, L., Deibel, D. *et al.* (1996) Vertical flux of biogenic carbon in the ocean: Is there food web control? *Science.*, **272**, 1163-1166.

- Salonen, K., Sarvala, J., Hakala, I. & M.-L. Viljanen (1976) The relation of energy and organic carbon in aquatic invertebrates. *Limnol. Oceanogr.*, **21**, 724-730.
- Sargent, J.R., McEvoy, L.A. & Bell, J.G. (1997) Requirements, presentation and sources of polyunsaturated fatty acids in marine fish larval feeds. *Aquaculture*, **155**, 117-127.
- Saucier, F.J., Roy, F., Gilbert, D., Pellerin, P. & H. Ritchie. (2003) Modelling the formation and circulation processes of water masses and sea ice in the Gulf of St. Lawrence, Canada. *J. Geophys. Res.* 108(C8), 3269, doi: 10.1029/2000JC000686.
- Savard, L., Bouchard, H. & Couillard, P. (2003) Revue de la pêche à la crevette nordique (*Pandalus borealis*) dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent pour la période 1965-2000. *Rapp. stat. can. sci. halieut. aquat.* 2465.
- Simard, Y. & Savard, L. (1990) Variability, spatial patterns and scales of similarity in size frequency distributions of the Northern shrimp (*Pandalus borealis*) and its migrations in the Gulf of St. Lawrence. *Can. J. Fish. Sci.*, **47**, 794-804.
- Sévigny, J., Sinclair, M., El-Sabh, M.I. *et al.* (1979) Summer plankton distributions associated with the physical and nutrient properties of the Northwestern Gulf of St. Lawrence. *J. Fish. Res. Board Can.*, **36**, 187-203.
- Shumway, S., Perkins, H.C., Schick, D.F. & A. P. Stickney (1985) Synopsis of Biological data on the Pink Shrimp *Pandalus borealis* Krøyer, 1838. *NOAA Technical Report NMFS30*. FAO Fisheries Synopsis, **144**, 57 pp.
- Skogen, M., Budgell, W.P. & Rey, F. (2007) Interannual variability in Nordic seas primary production. *ICES J. Mar. Sci.*, **64**, 889-898.
- Starr, M., Himmelman, J.H. & Therriault, J.C. (1991) Coupling of nauplii release in barnacles with phytoplankton blooms: a parallel strategy to that of spawning in urchins and mussels. *J. Plankton Res.*, **13**, 561-571.
- Starr, M., St-Amand, L. & Bérard-Therriault, L. (2002) State of phytoplankton in the Estuary and Gulf of St. Lawrence during 2001. DFO Canadian Science Advisory Secretariat. Res. Doc. 2003/103.
- Steven, D.M. (1974) Primary and secondary production in the Gulf of St. Lawrence. McGill Univ. Mar. Sci. Centre, M. S. Rep **26**, 116 pp.

- Stickney, A. & Perkins, H.C. (1981) Observations on the food of the larvae of the Northern shrimp, *Pandalus borealis* Kröyer (Decapoda, Caridea). *Crustaceana.*, **40**, 36-49.
- Therriault, J-C. & Levasseur, M. (1985) Control of phytoplankton production in the lower St. Lawrence Estuary: Light and freshwater runoff. *Naturaliste Can.*, **112**, 77-96.
- Tirelli, V. & Mayzaud, P. (1999) Gut evacuation rates of Antarctic copepods during austral spring. *Polar Biol.*, **21**, 197-200.
- Utermöhl H (1958) Zur Vervollkommnung der quantitativen phytoplankton-methodik. *Mitt. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.* 9: 1-31.

APPENDICES

Appendice 1. Structure de la communauté phytoplanctonique à la profondeur du maximum de la fluorescence *in situ* (chl *a*) à la Station 2 dans le nord-ouest du GSL le 1^{er} mai 2006.

Groupes algaux	10 ³ cellules L ⁻¹	Abondance Relative (%)
Diatomées	1194.07	54.36
Centrales	1182.79	
<i>Arcocellulus cornucervis</i>	0.08	
<i>Attheya longicornis</i>	1.76	
<i>Chaetoceros atlanticus</i>	1.60	
<i>C. constrictus</i> (cellules)	18.0	
<i>C. constrictus</i> (spores)	0.16	
<i>C. contortus</i> (cellules)	1.12	
<i>C. convolutus</i>	0.20	
<i>C. convolutus</i> f. <i>trisetosa</i>	8.72	
<i>C. debilis</i> (cellules)	82.64	
<i>C. decipiens</i>	2.00	
<i>C. diadema</i> (cellules)	10.48	
<i>C. diadema</i> (spores)	0.08	
<i>C. furcellatus</i> (cellules)	3.92	
<i>C. ingolfianus</i> (cellules)	86.64	
<i>C. lacinosus</i> (cellules)	0.28	
<i>C. radicans</i>	1.60	
<i>C. similis</i>	0.16	
<i>C. socialis</i>	912.37	
<i>C. socialis</i> (spores)	5.59	
<i>C. subtilis</i>	0.08	
<i>C. tenuissimus</i>	13.27	
<i>C. teres</i> (cellules)	0.12	
<i>C. sp.</i>	2.40	
<i>Chaetoceros</i> spp. (0-20 µm)	9.60	
<i>Chaetoceros</i> spp. (20 µm et plus)	0.04	
<i>Dactyliosolen fragilissimus</i>	1.04	
<i>Eucampia groenlendica</i>	1.04	
<i>Lennoxia faveolata</i>	0.64	
<i>Leptocylindrus danicus</i>	0.48	
<i>L. minimus</i> (cellules)	6.80	
<i>Odontella aurita</i>	0.04	
<i>Proboscia alata</i>	0.04	
<i>Rhizosolenia hebetata</i> var. <i>semispina</i>	0.08	
<i>Skeletonema costatum</i>	0.08	
<i>Thalassiosira anguste-lineata</i>	0.20	
<i>T. bioculata</i>	0.08	
<i>T. bioculata</i> var. <i>exigua</i>	0.08	
<i>T. conferta</i>	2.40	
<i>T. gravida</i>	0.52	
<i>T. hyalina</i>	0.36	
<i>T. nordenskiöldii</i>	3.68	
<i>T. pacifica</i>	0.72	
<i>Thalassiosira</i> spp. (5-10 µ)	0.16	
<i>Thalassiosira</i> spp. (10-20 µm)	0.72	
<i>Thalassiosira</i> spp. (20-50 µm)	0.72	

Groupes algaux	10 ³ cellules L ⁻¹	Abondance Relative (%)
Pennales	11.28	
<i>Cylindrotheca closterium</i>	0.72	
<i>Fragilariopsis oceanica</i>	0.24	
<i>Navicula transitans</i> var. <i>derasa</i>	0.20	
<i>Navicula</i> spp. (20-50 µm)	1.76	
<i>Nitzschia longissima</i>	0.12	
<i>Plagiotropis</i> sp.	0.08	
<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i>	2.48	
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	2.04	
<i>Neodenticula seminae</i>	3.24	
Diatomés spp. (5-10 µm)	0.24	
Diatomés spp. (20-50 µm)	0.16	
Dinoflagellés	100.97	4.60
Dinoflagellés nus	93.29	
<i>Amphidinium crassum</i>	0.04	
<i>A.</i> aff. <i>Kesslitzii</i>	66.37	
<i>A. sphenoides</i>	1.12	
<i>Dicroerisma psilonereia</i>	0.04	
<i>Gymnodinium galeatum</i>	4.88	
<i>G. simplex</i>	0.64	
<i>G.</i> sp.	0.32	
<i>G.</i> aff. <i>subroseum</i>	0.16	
<i>G. verruculosum</i>	0.16	
<i>Gyrodinium</i> aff. <i>biconicum</i>	0.08	
<i>G. flagellare</i>	1.36	
<i>G. formosum</i>	0.08	
<i>G. fusiforme</i>	0.28	
<i>G.</i> aff. <i>grave</i>	0.04	
<i>G.</i> aff. <i>guttula</i>	2.48	
<i>G. pingue</i>	0.12	
<i>G.</i> sp.	0.16	
<i>G. spirale</i>	0.52	
<i>Gyrodinium</i> spp. (20-50 µm)	0.08	
<i>Gymno/Gyro</i> spp. (10-20 µm)	13.12	
<i>Gymno/Gyro</i> spp. (20-50 µm)	0.68	
<i>Katodinium glaucum</i>	0.04	
<i>Paulsenella chaetoceratis</i>	0.04	
<i>Pronoctiluca pelagica</i>	0.04	
<i>P. phaeocysticola</i>	0.08	
<i>Prothertyropsis vigilans</i>	0.24	
<i>Torodinium robustum</i>	0.12	
Dinoflagellés avec theca	7.68	
<i>Gonyaulax gracilis</i>	0.16	
<i>Heterocapsa</i> aff. <i>nei</i>	0.48	
<i>H. rotundata</i>	1.44	
<i>Oblea</i> sp.	0.08	
<i>Peridiniella danica</i>	0.16	
<i>Prorocentrum minimum</i>	4.76	
<i>Protoceratium reticulatum</i> (kyste)	0.04	
<i>Protoperidinium bipes</i>	0.04	
<i>P. brevipes</i>	0.04	

Groupes algaux	10 ³ cellules L ⁻¹	Abondance Relative (%)
<i>P. ovatum</i>	0.04	
<i>P. pellucidum</i>	0.04	
<i>Protoperidinium</i> spp. (20-50 µm)	0.04	
Dinoflagellés (10-20 µm)	0.20	
Dinoflagellés (20-50 µm)	0.08	
Kystes de Dinoflagellés (10-20 µm)	0.08	
Chlorophycées	0.16	0.01
<i>Chlorophyceae</i> spp. (10-20 µm)	0.16	
Chrysophycées	3.92	0.18
<i>Dinobryon faculiferum</i>	3.92	
Dictyochophycées	0.32	0.01
<i>Apedinella spinifera</i>	0.32	
Cryptophycées	62.76	2.86
<i>Cryptochrysis</i> aff. <i>vittata</i>	0.64	
<i>Hemiselmis virescens</i>	26.55	
<i>Plagioselmis prolonga</i> var. <i>nordica</i>	23.75	
<i>Rhodomonas marina</i>	0.64	
<i>Teleaulax amphioxeia</i>	4.19	
<i>Teleaulax</i> spp.	6.99	
Euglenophycées	0.32	0.01
<i>Eutreptiella gymnastica</i>	0.08	
<i>Eutreptiella</i> spp. (10-20 µm)	0.08	
Euglenophyceae sp. (10-20 µm)	0.16	
Prasinophycées	1.80	0.08
<i>Dolichomastix nummulifera</i>	0.56	
<i>D.</i> aff. <i>tenuilepis</i>	0.80	
<i>Pachysphaera pelagica</i>	0.04	
<i>Pyramimonas orientalis</i>	0.08	
<i>Pyramimonas</i> spp. (5-10 µm)	0.32	
Prymnesiophycées	86.10	3.92
<i>Chrysochromulina parkeae</i>	0.08	
<i>C. spinifera</i>	30.97	
<i>C. vexillifera</i>	0.04	
<i>Chrysochromulina</i> spp. (2-5 µm)	39.82	
<i>Chrysochromulina</i> spp. (5-10 µm)	13.27	
<i>Chrysochromulina</i> spp. (10-20 µm)	0.56	
<i>Phaeocystis pouchetii</i> (colonies)	0.40	
Prymnesiophyceae sp.	0.96	
Flagellés	524	23.85
Flagellés spp. (2-5 µm)	451.37	
Flagellés spp. (5-10 µm)	70.79	
Flagellés spp. (10-20 µm)	1.84	
Raphidophycées	0.48	0.02
<i>Heterosigma</i> aff. <i>akashiwo</i>	0.48	
Groupes hétérotrophes	8.8	0.40
<i>Cryothecomonas</i> sp.	0.16	
<i>Enigma aculeata</i>	0.08	
<i>Leucocryptos marina</i>	3.92	
<i>Meringosphaera mediterranea</i>	2.56	
<i>Notosolenus</i> sp.	1.2	
<i>Quadricilia rotundata</i>	0.56	

Groupes algaux	10 ³ cellules L ⁻¹	Abondance Relative (%)
<i>Rhyncobodo taeniata</i>	0.24	
<i>Vanella</i> aff. <i>simplex</i>	0.08	
Choanoflagellés	203.99	9.29
<i>Bicosta</i> spp.	44.71	
<i>Calliacantha natans</i>	32.14	
<i>C. longicaudata</i>	41.92	
<i>Diaphanoeca pedicellata</i>	1.40	
<i>Monosiga marina</i>	44.71	
<i>Parvicorbicula quadricostata</i>	2.79	
<i>P. socialis</i>	22.36	
<i>Pleurasiga minima</i>	1.40	
Choanoflagellés sp. (5-10 µm)	4.19	
Choanoflagellés sp. (10-20 µm)	8.38	
Ciliés	7.32	0.33
<i>Aspidisca</i> sp.	0.04	
<i>Cyclotrichium</i> aff. <i>sphaericum</i>	0.04	
<i>Laboea strobila</i>	0.08	
<i>Lohmanniella oviformis</i>	0.28	
<i>Mesodinium rubrum</i>	1.76	
<i>Strombidium spiralis</i>	0.04	
<i>Strombidium delicatissimum</i>	0.72	
<i>S.</i> aff. <i>rhyncum</i>	0.24	
<i>Strombidium</i> spp.	0.32	
<i>Strombidium</i> spp. (10-20 µm)	0.56	
<i>Strombidium</i> spp. (20-50 µm)	0.60	
Ciliés sp. 1	0.04	
Ciliés spp. (10-20 µm)	1.64	
Ciliés spp. (20-50 µm)	0.92	
Ciliés spp. (>50 µm)	0.04	
Autres	1.72	0.08
Kystes (10-20 µm)	0.24	
<i>Piropsis polita</i>	0.04	
Cellules non-identifiées (5-10 µm)	1.04	
Cellules non-identifiées (10-20 µm)	0.40	
PHYTOPLANKTON TOTAL	2196.73	100.00

Appendice 2. Structure de la communauté zooplanctonique (0-50 m) lors de la période d'échantillonnage dans le nord-ouest du GSL (moyenne des stations 1 et 2)

Groupes taxonomiques	BONGO	CONIQUE
	ind m ⁻³	ind m ⁻³
Phylum Cnidaria		
Hydrozoa		
Hydroméduses non identifiées	0.07	0.48
Phylum Ctenophora		
Cténophores non identifiés	0.02	0.00
Phylum Chaetognatha		
<i>Sagitta</i> spp.	0.30	0.00
Phylum Bryozoa		
Larves de Cyphonautes	0.15	0.00
Phylum Mollusca		
Gastropoda	0.27	2.63
Phylum Annelida		
Polychaeta		
Larves non identifiées	6.15	72.02
Phylum Arthropoda		
Crustacea		
Copepoda		
<i>Calanus finmarchicus</i> N3	0.00	3.97
<i>Calanus finmarchicus</i> N4	0.00	56.49
<i>Calanus finmarchicus</i> N5	0.10	52.86
<i>Calanus finmarchicus</i> N6	1.55	45.65
<i>Calanus finmarchicus</i> C1	19.29	27.46
<i>Calanus finmarchicus</i> C2	9.67	21.62
<i>Calanus finmarchicus</i> C3	2.24	0.68
<i>Calanus finmarchicus</i> C4	0.27	0.00
<i>Calanus finmarchicus</i> C5	0.37	0.00
<i>Calanus finmarchicus</i> C6f	0.05	0.00
<i>Calanus finmarchicus</i> C6m	0.12	0.00
<i>Calanus hyperboreus</i> C1	11.98	4.05
<i>Calanus hyperboreus</i> C2	16.83	1.83
<i>Calanus hyperboreus</i> C3	6.65	2.12
<i>Calanus hyperboreus</i> C4	0.24	0.00
<i>Calanus hyperboreus</i> C5	0.36	0.00
<i>Calanus hyperboreus</i> C6f	0.47	0.00
<i>Calanus hyperboreus</i> C6m	0.13	0.00
<i>Pseudocalanus</i> spp. N3	0.00	12.65
<i>Pseudocalanus</i> spp. N4	0.00	32.59
<i>Pseudocalanus</i> spp. N5	0.00	22.19
<i>Pseudocalanus</i> spp. N6	0.00	12.19
<i>Pseudocalanus</i> spp. C1-C3	1.17	63.83
<i>Pseudocalanus</i> spp. C4-C5	4.17	2.96
<i>Pseudocalanus</i> spp. C6f	1.50	0.48
<i>Pseudocalanus</i> spp. C6m	0.58	0.00
<i>Euchaeta norvegica</i> C1-C3	0.08	0.00
<i>Euchaeta norvegica</i> C4-C5	0.03	0.00
<i>Scolecithricella minor</i> C1-C3	0.01	0.00
<i>Scolecithricella minor</i> C4-C5	0.05	0.00

Groupes taxonomiques	BONGO	CONIQUE
	ind m ⁻³	ind m ⁻³
<i>Scolecithricella minor</i> C6f	0.03	0.00
<i>Scolecithricella minor</i> C6m	0.01	0.00
<i>Temora longicornis</i> N4-N6	0.01	6.36
<i>Temora longicornis</i> C1-C3	0.05	8.08
<i>Temora longicornis</i> C4-C5	1.23	2.04
<i>Temora longicornis</i> C6f	0.85	0.00
<i>Temora longicornis</i> C6m	3.06	0.90
<i>Metridia</i> sp. N3-N5	0.00	3.72
<i>Metridia</i> sp. C1-C3	0.00	0.92
<i>Metridia</i> sp. C4-C5	0.02	0.00
<i>Acartia</i> spp. N4-N6	0.00	0.24
<i>Acartia</i> spp. C1-C3	0.07	0.00
<i>Acartia</i> spp. C4-C5	0.15	1.59
<i>Acartia</i> spp. C6f	0.40	1.15
<i>Acartia</i> spp. C6m	0.09	0.00
<i>Oithona</i> spp. N3-N6	0.00	19.06
<i>Oithona</i> spp. C1-C3	0.01	10.85
<i>Oithona</i> spp. C4-C5	1.52	122.12
<i>Oithona</i> spp. C6f	0.77	178.06
<i>Oithona</i> spp. C6m	0.10	19.22
<i>Oncaea</i> spp. C1-C3	0.00	9.75
<i>Oncaea</i> spp. C6f	0.00	2.57
<i>Microsetella norvegica</i> C1-C6	0.02	1.40
Œufs 135-160 µm	0.00	8.10
Œufs 160-195 µm	0.00	19.88
Œufs 200-250 µm	0.00	7.13
Nauplii de calanoïde N1-N2	0.00	62.93
Harpacticoïde non-identifié		
Thecostraca		
Cirripedia		
Nauplii	18.43	42.07
Malacostraca		
Euphausiacea		
œufs d'euphausiacés	7.61	48.37
Nauplii d'euphausiacés	9.75	204.52
Metanauplii d'euphausiacés	8.00	44.87
Calypopes d'euphausiacés	1.47	0.97
Furciliae d'euphausiacés	0.04	0.00
Decapoda		
<i>Pandalus borealis</i> zoea I	5.34	0.23
Brachyura zoea	0.07	0.00
Larve non-identifiée	1.81	1.22
Phylum Echinodermata		
Larve non-identifiée	0.08	60.48
Phylum Chordata		
Appendicularia		
<i>Fritillaria</i> spp.	42.78	511.23
<i>Oikopleura</i> spp.	2.24	4.78
Ascidiacea		

Groupes taxonomiques	BONGO	CONIQUE
	ind m ⁻³	ind m ⁻³
Larve d'ascidie	0.00	0.22
Ichthyoplankton		
Oeufs non-identifiés	0.06	0.00
Larve non-identifiée	0.53	0.22
Zooplankton Total	191.47	1844.45

