



**La dynamique de population de *Neomysis americana*
(Mysidacea ; Crustacea) dans la zone de transition estuarienne
du Saint-Laurent**

Mémoire présenté

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

PAR

© LOTUS BOUCHARD

Août 2016

Composition du jury :

Jean-Claude Brêthes, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Gesche Winkler, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Stéphane Plourde, examinateur externe, Institut Maurice-Lamontagne

Dépôt initial le 31 août 2015

Dépôt final le 1 août 2016

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.

Je dédicace ce mémoire à ma
sœur, Yanis.

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier M. Brêthes et M. Plourde d'avoir accepté d'évaluer ce travail, qui est pour moi le plus important et le plus conséquent sur le plan professionnel accompli jusqu'à aujourd'hui.

C'est avec beaucoup d'émotion que je m'adresse à Madame Gesche Winkler : je te remercie pour ton soutien, ta patience, ta disponibilité et ton professionnalisme. Merci aussi de m'avoir guidé durant ces 3 dernières années à travers les différentes étapes de cette maîtrise et de m'avoir fait confiance. Je tiens aussi à te remercier pour ton humanité et la passion, avec laquelle tu travailles chaque jour, que tu transmets si bien. Je suis très heureuse de t'avoir eu comme directrice durant ma maîtrise.

J'aimerais tout particulièrement remercier Sylvain Leblanc, qui a fabriqué plusieurs aquariums, et les chambres qui les composent, utilisés lors des expériences de croissance. Merci de m'avoir aidée avec le montage et d'avoir été patient avec les différentes fuites découvertes au fur et à mesure qu'on avançait.

Il faut absolument que je remercie Valérie Massé sans qui les 6 mois de terrain n'auraient pas été aussi agréables. Merci pour toute l'aide que tu m'as apportée durant cet été 2013, avec les mues qui ne sont pas toujours faciles à voir, avec la température à surveiller au degré près, à porter le refroidisseur de Céline qui pèse très lourd et de m'avoir accompagné sur le terrain à 1h du matin pour arriver à marée haute à Saint-Jean-Port-Joli.

Un grand remerciement à tous ceux qui m'ont aidée durant le terrain, le laboratoire et la rédaction de ce mémoire. Merci à Mariève Marmen-Bouchard et Philippe Klotz qui

m'ont accompagnée durant une sortie terrain mais aussi Jean-Baptiste Favier, Magalie Colombes, Anne-Marie Trudel et Danaë Lemieux et Yann Folin pour l'aide en laboratoire. Je remercie particulièrement Charlotte pour son aide précieuse durant la rédaction mais aussi Mélanie et Nila.

Maintenant, j'aimerais remercier des personnes qui ont rendu ces années de maîtrise des plus agréables sur le plan humain.

Pour commencer, je dois remercier Chakib, mon compagnon, qui m'a supportée jusqu'à la fin de la rédaction. Merci de m'avoir soutenue, encouragée et de croire en moi. Tu es une personne positive, motivante et déterminée, ce qui m'a aidé à ne jamais abandonner quel que soit l'obstacle rencontré.

Merci à toutes les personnes qui ont contribué à mon épanouissement au quotidien et de m'avoir fait rire chaque jour, surtout dans les moments difficiles, à 16 000 km de mon petit coin de paradis et de ma famille. Un grand merci à mes colocataires, Robin et Aurore. Merci à Marion, Mélanie, Suzy, Anne-Claire, Kévin, Angy, Houcem, Philou et à tous les membres du NEMO pour tous ces bons moments.

Pour finir, je remercie ma mère de m'aider, de me soutenir et de me guider depuis toujours. Merci à Yanis, ma grande sœur, d'être présente pour s'assurer que tout va pour le mieux malgré la distance et le décalage horaire. Merci à ma petite sœur, Nila, pour l'aide et le soutien moral, merci de ta compréhension et de ta sérénité. Merci à mes deux frères pour les encouragements et le soutien.

RÉSUMÉ

L'espèce *Neomysis americana* est un maillon important du réseau trophique de la zone de transition estuarienne du Saint-Laurent. Dominant le macrozooplancton de la zone en termes d'abondance et de biomasse, elle est la ressource alimentaire principale de plusieurs espèces de poissons et crustacés. Capable de se nourrir à la fois de détritiques, de phytoplancton et de zooplancton, elle assure le transfert d'énergie des producteurs primaires et secondaires vers les niveaux trophiques supérieurs.

L'objectif de mon mémoire était de mesurer des paramètres individuels et populationnels importants de *N. americana* tels que le nombre de générations produites annuellement, la croissance et la taille des couvées ainsi que leur réponse face aux variations environnementales saisonnières. Pour ce faire, la population a été suivie toutes les 2 semaines de mai à octobre 2013. Afin de suivre l'évolution temporelle de la structure de la population en milieu naturel, la méthode de Bhattacharya a été appliquée pour détecter les générations produites annuellement. Finalement, un modèle généralisé de von Bertalanffy a été utilisé pour décrire la croissance des cohortes. En parallèle, des expériences de croissance avec des individus échantillonnés *in situ* ont été réalisées afin de déterminer des taux de croissance instantanés individuels. Les résultats des deux méthodes d'analyse de croissance ont été comparés. La taille des couvées a aussi été déterminée. Finalement, l'influence des conditions environnementales sur la croissance et la taille des couvées a été testée. Les deux méthodes ont permis d'obtenir des résultats complémentaires de croissance. L'étude a aussi montré que 3 générations ont été produites en 2013. Une génération présente durant la période plus froide était caractérisée par de grands individus à la croissance lente et par une plus grande taille des couvées. Deux autres générations présentes durant la période plus chaude, dont les individus croissaient plus rapidement et les femelles produisaient de plus petites couvées. La taille des femelles était positivement corrélée à la taille des couvées. Cependant, les plus grandes femelles semblaient ne pas investir autant d'énergie dans la production de larves. La taille de la couvée et la croissance des adultes étaient principalement influencées par la quantité de nourriture alors que les juvéniles semblaient plus performants à faibles salinités.

Mots clés : *Neomysis americana*, *cohorte*, *croissance*, *taille des couvées*, *zone de transition estuarienne*.

ABSTRACT

The species *N. americana* is an important link in the food web of the estuarine transition zone of the St. Lawrence. Dominating the macrozooplankton of the area in terms of abundance and biomass, it is the main food resources of several species of fishes and crustaceans. Able to feed on detritus, phytoplankton and zooplankton, it ensures the energy transfer from primary and secondary producers to higher trophic levels.

The objective of the present thesis was to measure important individual and population parameters of *N. americana* such as the number of generations produced annually, growth and clutch size as well as their response to seasonal environmental changes. To do this, the population was sampled every two weeks from May to October 2013. To follow the temporal evolution of the population structure in natural environment, the Bhattacharya method was applied to detect generations produced annually. Finally, a generalized von Bertalanffy model was used to describe the growth of cohorts. In parallel, growth experiments with *in situ* sampled individuals were performed to determine the individual instantaneous growth rate. The results of both growth analysis methods were compared. Clutch size was also determined. Finally, the influence of environmental conditions on growth and clutch size was tested. Both methods have resulted in complementary growth results. The results showed that three generations were produced in 2013. One present during the colder period characterized by largest individuals with slow growth and largest clutch size. Two others present during the warmer period, which individuals grew faster and females produced smaller clutches. Female size correlated positively with clutch size. However, biggest females seemed not to invest much energy in the production of offspring. Reproduction seemed to stop during the cold period. The clutch size and adult growth were mainly influenced by the amount of food while juveniles appeared to be more efficient at low salinities.

Keywords: *Neomysis americana*, *cohort*, *growth*, *clutch size*, *estuarine transition zone*.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	ix
RÉSUMÉ	xi
ABSTRACT	xiii
TABLE DES MATIÈRES.....	xv
LISTE DES TABLEAUX	xix
LISTE DES FIGURES	xxi
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
CHAPITRE 1 LiFE CYCLE, GROWTH and REPRODUCTION OF <i>NEOMYSIS</i>	
<i>AMERICANA</i> IN THE ESTUARIENNE TRANSITION ZONE OF THE St.	
LAWRENCE	17
1.1 ABSTRACT	17
1.2 RÉSUMÉ.....	18
1.3 INTRODUCTION.....	19
1.4 MATERIALS AND METHODS	21
1.4.1 Sampling	21
1.4.2 Environmental parameters	22
1.4.3 Classification of <i>N. americana</i> by stages.....	23
1.4.4 Measurements	23
1.4.5 Growth analyses.....	24
1.4.6 Analyses on reproduction parameter	26

1.4.7	Statistical analyses	26
1.5	RESULTS	27
1.5.1	Environmental conditions	27
1.5.2	Population structure	28
1.5.3	Cohorts and growth.....	28
1.5.4	Reproductive traits.....	29
1.5.5	Influence of environmental variables on clutch size	36
1.6	DISCUSSION	39
1.6.1	Life cycle	39
1.6.2	Growth	41
1.6.3	Reproductive traits.....	42
1.6.4	Dynamics of the <i>N. americana</i> population in the St. Lawrence ETZ.....	47
CHAPITRE 2 VARIATIONS OF GROWTH RATES IN <i>NEOMYSIS AMERICANA</i>		
of THE ST. LAWRENCE ESTUARINE TRANSITION ZONE: A LABORATORY		
STUDY.....		
2.1	ABSTRACT	49
2.2	RÉSUMÉ.....	50
2.3	INTRODUCTION.....	51
2.4	MATERIALS AND METHODS	53
2.4.1	Sampling.....	53
2.4.2	Experimental protocol.....	54
2.4.3	Instantaneous Growth Rate.....	55
2.4.4	Statistical analyses	56
2.5	RESULTS	57
2.5.1	Environmental conditions	57
2.5.2	Increment and intermoult period.....	57
2.5.3	Instantaneous growth rate	58

2.5.4	Environmental influence.....	60
2.6	DISCUSSION	61
2.6.1	Intermoult period	62
2.6.2	Growth rates.....	63
2.6.3	Environmental influence on growth parameters	65
2.6.4	IGR method <i>versus</i> cohort analyse method	66
	CONCLUSION GÉNÉRALE	69
	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	77

LISTE DES TABLEAUX

Table 1. Total length (TL) to uropod length (UL) and TL to antenna scale length (AL) regressions for each stage. All regressions were significant at a level of $p < 0.001$	24
Table 2. Growth parameters of the von Bertalanffy growth curves of the 3 types of cohorts for all individuals. L_{∞} : asymptotic length (mm). K: growth constant. T_0 : age at zero length. R^2 : a measure of goodness of fit.	34
Table 3. Number of generations and sex ratios (males: females) of <i>N. americana</i> at different locations compared to present results in St. Lawrence ETZ. The maximum temperature of the year is indicated for each location. Ow: overwintering generation. Sp: spring generation. Sm: summer generation.	40
Table 4. Comparison of size, growth rates (G), growth constant (K) and time to maturation of <i>Neomysis</i> spp. of field and laboratory studies.	45
Table 5. Comparison of clutch sizes of <i>N. americana</i> , <i>N. awatschensis</i> and <i>N. integer</i> . Ow: overwintering generation. Sp: spring generation. Sm: summer generation.	47
Table 6. Kendall's correlation coefficient Tau between increment, intermoult period (IMP), instantaneous growth rate (IGR) and environmental variables on each stage. ns: not significant; * $p = 0.05-0.01$; ** $p = 0.01-0.001$; *** $p < 0.0001$	62
Table 7. Comparison of growth rates (\pm standard deviation) of juveniles and adults calculated using the two methods, cohort analysis and IGR method, for each cohort.	64

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Carte de la zone de turbidité maximale (ZTM) estuarienne du Saint-Laurent, située entre l'île d'Orléans et l'île-aux-Coudres.....	7
Figure 2. Photos des stades de vie juvéniles et adultes de <i>Neomysis americana</i>	12
Figure 3. a) Mean temperature (°C) (◆), b) mean salinity (●), c) mean chl _a (mg.m ⁻³) (▲) and d) mean POM (mg.L ⁻¹) (■) concentration on each sampling data	30
Figure 4. Stage based population structure of <i>N. americana</i> over the sampling period from May 28 th to October 10 th at Saint-Jean Port-Joli.....	31
Figure 5. Length-frequency distribution of <i>N. americana</i> per stage on each sampling date. n indicated the number of individual in the sample.....	33
Figure 6. Growth curves of the 4 cohorts. Cohort I: overwintering cohort. Cohort II: spring cohort. Cohort III: Summer cohort. Cohort IV: next overwintering cohort.....	34
Figure 7. a) Frequency of non-ovigerous and ovigerous females of <i>N. americana</i> . b) Frequency of females carrying eggs, eyeless embryos and embryos with eyes at each sampling date.....	35
Figure 8. a) Mean length of ovigerous females and b) mean number of egg/embryo per ovigerous female at each sampling date.....	37
Figure 9. Clutch size as a function of ovigerous female length per type cohort type: overwintering cohort I (●) and spring/summer cohorts II/III (o).. ..	38
Figure 10. a) Mean total length (mm),b) mean increment (mm), c) intermoult period (d) (calculated based on experiments one value per date) and d) mean growth rate (mm.d ⁻¹) per stage at each sampling date.. ..	59

INTRODUCTION GÉNÉRALE

L'état des estuaires et leur importance écologique

Un estuaire correspond à la zone située entre les cours d'eau douce et la mer ; l'eau des estuaires est donc salée, saumâtre ou douce (Wilkinson et al. 2009). Il peut aussi être définie comme la zone où la présence des marées est perceptible. Il s'agit d'un écosystème où le niveau de l'eau varie dans le temps et dans l'espace, en même temps que la température, salinité et la turbidité. Chaque estuaire est un système physique et écologique dynamique et unique. Les estuaires présentent beaucoup de différents types d'habitats : des eaux très profondes aux eaux peu profondes, des eaux très salées aux eaux presque douces. On peut également y trouver des marais salés, des marais, plages de sable, de boue et de sable meuble, des côtes rocheuses, des récifs d'huîtres, des forêts de mangrove, des deltas, des bassins de marée, et des herbiers (L'agence de protection de l'environnement (EPA) 2012). Ainsi, on peut y trouver diverses espèces : des espèces marines, des espèces d'eau douces et des espèces endémiques aux estuaires.

L'abondance et la biomasse produites dans les estuaires sont exceptionnellement importantes (Pêches et Océans Canada 2009a). Les estuaires sont à l'origine de nombreux réseaux trophiques, et sont une zone de reproduction et d'alimentation nécessaire à de nombreuses espèces (EPA 2012). Beaucoup d'espèce d'oiseaux, de mammifères, de poissons et d'autres animaux dépendent des habitats estuariens ; ils sont leur lieu de vie, d'alimentation, et de reproduction. Certaines espèces comptent sur les eaux abritées des estuaires pour protéger leur ponte. Ainsi, les estuaires sont souvent appelés les

"pouponnières de la mer". Beaucoup de juvéniles d'espèces marines dépendent de ces zones au cours de leur développement (EPA 2012). De plus, les estuaires sont des zones idéales pour que les espèces migratrices puissent se reposer et accumuler de l'énergie au cours de leur voyage (EPA 2012, Vincent et Dodson 1999).

L'agence de protection de l'environnement a présenté son premier rapport sur l'état de 28 estuaires pour célébrer le 20^e anniversaire du Programme National de l'Estuaire (National Estuary Program, NEP). Ce rapport a indiqué que les ressources côtières étaient en mauvais état. Les effectifs des principaux groupes de faune et de flore des estuaires connaissent une importante diminution à cause de l'activité humaine. L'analyse de 12 estuaires d'Europe, d'Amérique du Nord et d'Australie a permis de montrer que cette diminution est visible depuis plusieurs siècles, mais avec une nette accélération au cours des dernières années. Seules les populations de microbes, d'algues et d'humains seraient en augmentation (Barbault et al. 2005).

Dans le contexte actuel du changement climatique, les estuaires pourraient subir de nombreuses modifications et de lourdes conséquences. Les grandes menaces des changements climatiques sur l'estuaire du Saint-Laurent sont la variation des niveaux d'eau, l'apparition d'espèces envahissantes non-indigènes, la baisse des stocks de poissons, les contaminants dans les tissus des poissons (EPA 2012). Ces changements pourraient influencer l'abondance de poissons, la diversité de l'écosystème, et la santé de l'estuaire de façon significative (EPA 2012). Ainsi, il est primordial d'évaluer rapidement la dynamique des populations de cet estuaire afin de comprendre comment ces changements pourraient les influencer. Ainsi, on doit faire des suivis des populations qui composent cet estuaire du Saint-Laurent, en commençant par les principales ou les plus importantes des réseaux trophiques des différentes zones.

La dynamique des populations du zooplancton

L'étude de la dynamique des populations s'intéresse aux fluctuations au cours du temps du nombre d'individus qui compose une population. Il s'agit plus précisément de l'étude à court et à long termes de la composition, de la taille et de l'âge des individus de la population, et des processus biologiques et environnementaux qui influencent ces changements (Mauchline 1980, Tarling 2010). Étudier la dynamique des populations du zooplancton consiste à déterminer des caractères et des processus à l'échelle de l'individu et à l'échelle de la population. Il s'agit de caractères individuels tels que la taille, l'âge, le stade de développement, le sexe ou le comportement *via* lesquels on détermine des caractères populationnels tels que la densité, la distribution spatiale et temporelle, la structure de la population ou le sex-ratio (Mees et al. 1994, Viñas et al. 2005, Sudo et al. 2011, Yamada et al. 2007). Il s'agit également d'analyse des processus individuels tels que le développement, l'alimentation, la croissance, la reproduction et la mortalité qui permettent de comprendre différents processus populationnels tels que la croissance de la population, les changements dans la distribution des stades ou la mortalité de la population (Astthorsson et Ralph 1984, Mees et al. 1994, Gorokhova 2002, Winkler et Greve 2004, Hanselmann 2011). Les processus qui influencent les variations de ces différents paramètres font également partie de son champ d'étude. La dynamique des populations a pour but, en plus de prévoir l'accroissement ou la diminution des populations, de comprendre l'influence des processus intrinsèques tels que la physiologie, la taille, le sexe ou le stade de vie (Mees et al. 1994, Fockedey 2006). Elle s'intéresse aussi aux processus extrinsèques, à la fois d'ordre biotique (taux de natalité et de mortalité, immigration, émigration ou dispersion) et abiotiques (comme par exemple, la température, la salinité, la matière particulaire en suspension, la chlorophylle *a* et l'oxygène) ayant une influence sur les effectifs et la structure de ces populations (Mauchline 1980, Toda et al. 1984, Mauchline 1998, Winkler et Greve 2002, Tarling et al. 2006, Tarling 2010).

La dynamique de population des mysidacés

Les mysidacés

Les mysidacés sont des crustacés qui font partie du sous-ordre des Peracarida (Mauchline 1980). Les mysidacés font parties soit du micronecton grâce à leur bonne capacité de nage soit du macroplankton à cause de leur taille (Marshall 1954, Mauchline 1980). Environ 1000 espèces de mysidacés ont été décrites à travers les océans (Fukuoka 2001). Il s'agit d'un groupe capable de s'adapter à toutes les régions de l'océan (Mauchline 1980). Cependant, la plupart des espèces vivent proche des zones côtières (Mauchline 1980). Elles sont capables de réaliser des migrations verticales en fonction de la quantité de lumière mais vivent généralement à la frontière benthopélagique (Herman 1963, Mauchline 1980). De ce fait, elles occupent généralement une position importante entre le benthos, le necton et le plancton (Mauchline 1980, Winkler et Greve 2004).

Suivi et structure de la population : l'étude du cycle de vie

Pour la plupart des espèces de mysidacés, le nombre d'individus dans la population fluctue de façon saisonnière (Mees et al. 1994, Sudo et al. 2001, Chikugo 2013). La méthode standard utilisée pour l'étude de la dynamique de ces populations implique un suivi de l'espèce *via* l'échantillonnage successif de la population à intervalles de 1 à 4 semaines, selon l'espèce étudiée (Mauchline 1980). Elle consiste ensuite à identifier les individus récoltés selon leur stade de vie. D'un point de vue morphologique (Fig. 2), les juvéniles sont les plus petits individus et ne présentent aucun caractère sexuel, alors que les stades de développement qui le succède, appelés « immatures », présentent des caractères sexuels secondaires en cours de développement. Chez les mâles adultes, le caractère le plus

visible est l'allongement de la 4^e paire de pléopodes. L'identification des femelles est facilitée par la présence d'une poche transparente bien développée et visible entre les pléopodes, le marsupium. Durant la période de reproduction, les oeufs de mysidacés se développent dans ce marsupium en passant par différents stades : œufs, embryons sans yeux puis avec yeux. Les femelles sont alors dites femelles ovigères (Mauchline 1980). L'identification des stades de vie permet d'évaluer la structure de la population, d'évaluer l'état de la population au moment échantillonné et en complément des mesures de la taille des individus d'estimer le nombre de génération produite annuellement.

Une génération est une cohorte d'individus, nés durant la même période, qui ont partagé les mêmes évènements particuliers durant une période donnée. En effet, c'est la mesure de la taille des individus aux différents stades de vie permet ensuite de déterminer le nombre de générations présentes dans la population au cours d'une année. Par la suite, le suivi de l'évolution des fréquences de taille au cours du temps permet de déterminer le nombre de générations produit durant une période étudiée (Clutter et Theilacker 1971, Pezzack et Corey 1979, Astthorsson et Ralph 1984, Winkler et Greve 2002, Delgado et al. 2013).

Cette méthode a permis de montrer que le nombre de générations produites annuellement est variable en fonction des espèces de mysidacés (Wigley et Burns 1971, Mauchline 1980). Par exemple, l'espèce *Gnathophausia ingens* nécessite plus de deux ans pour atteindre sa maturité sexuelle et produit moins de 0,5 génération par an. C'est le cas de l'espèce d'eau douce *Mysis relicta* qui se reproduit dans le lac Char, dans le Grand lac des Esclaves et dans le lac Supérieur et deux espèces, *Mysis litoralis* et *Mysis oculata* en Sibérie orientale et Mer de Laptev. D'autres espèces se reproduisent une fois par an et donc produisent une génération par an. C'est le cas de *Mysis Stenolepsis* dans la baie de Passamaquoddy ou *Mysis mixta* dans le Golf de Maine. D'autres espèces, qui atteignent leur maturité plus rapidement, produisent 2 à 3 ou plus de 3 générations par an (Mauchline

1980). C'est le cas des populations de *Praunus flexuosus* en Ecosse et au Danemark ou de *Neomysis americana* dans la baie de Passamoquoddy qui produisent 2 générations par an. Le nombre de génération peut varier entre les espèces mais aussi entre les populations d'une même espèce à différentes latitudes (Hopkins 1965, Richards et Riley 1967, Wigley et Burns 1971, Pezzack et Corey 1979, Viñas et al. 2005). C'est le cas par exemple de l'espèce *N. americana* qui produit 3 générations dans la baie de Narragansett et dans la baie de Chesapeake alors que la population de la baie de Passamaquoddy n'en produit que 2 (Cowles 1930, Herman 1963, Mauchline 1980).

Le nombre de générations est aussi peu régulier car leur période de reproduction est longue et que la plupart des femelles produisent plus d'une couvée durant la saison chaude (Pezzack et Corey 1979, Mauchline 1980). Ceci résulte parfois en un chevauchement des générations (Mees et al. 1984, Lejeusne et Chevaldonné 2005, Sudo et al. 2011, Delgado et al. 2013) qui complique la détection et la séparation des cohortes. Cependant, les individus présents durant la période plus chaude étant plus petits que ceux de la période la plus froide durant l'année, l'analyse des histogrammes de fréquence de taille aide à la détermination du nombre de générations (Mees et al. 1984, Mauchline 1980).

Le maintien de la population par la croissance et la reproduction

Le maintien d'une population est assuré par la capacité de ses individus à rester en vie, croître et devenir mature afin de se reproduire. Parmi les caractéristiques et processus importants d'un cycle biologique, on peut retenir l'âge auquel la maturité sexuelle est atteinte mais aussi la croissance, la fréquence de reproduction ainsi que le nombre de descendants par individu. Ces caractéristiques sont très variables d'une espèce à l'autre. Divers facteurs abiotiques et biotiques jouent également un rôle important dans les cycles biologiques des populations (Mauchline 1980).

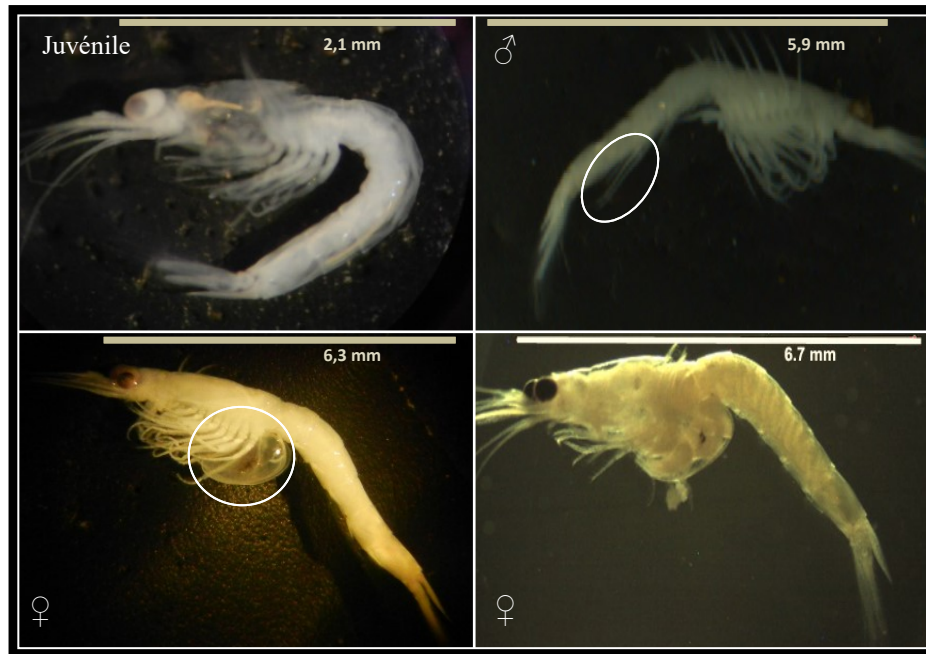


Figure 2. Les stades de vie juvéniles et adultes de l'espèce *N. americana* : juvénile (a), mâle adulte présentant la 4^e paire de pléopodes allongés (cercle blanc) (b), femelle adulte montrant un marsupium développé (cercle blanc) (c) et femelle ovigère dont le marsupium contient des embryons (d).

La croissance varie entre les générations produites au cours l'année. Durant les périodes très froides, les mysidacés investissent le peu d'énergie qu'elles arrivent à accumulée dans leur croissance au détriment de la reproduction, qui parfois s'arrête totalement (Winkler et Greve 2002). Cependant, cette croissance reste plus lente que celle des individus présents durant la période plus chaude (Mees et al. 1994, Winkler et Greve 2002). Cette variation de la croissance s'accompagne habituellement d'une variation de la longévité. Généralement, les individus de la période chaude ont une durée de vie relativement courte (6 à 8 semaines) alors que ceux de la période froide vivent durant 5 à 7 mois (Mauchline 1980).

La croissance somatique des mysidacés se fait par mue. La variation de taille de l'individu durant la mue est appelée l'incrément. Après une mue, une période est nécessaire pour que l'individu puisse accumuler assez d'énergie pour la prochaine mue ; cette période d'inter-mue est variable selon les individus. La détermination de l'incrément et la période d'inter-mue permettent de calculer des taux de croissance individuel c'est à dire pour chaque individu qui compose la population. L'analyse de ces paramètres de croissance permet de déterminer de manière précise l'état de l'animal dans le milieu où il a été échantillonné (Gorokhova 2002, Winkler et Greve 2002). Cependant, durant le développement des oeufs dans leur marsupium, les femelles ne muent pas. Ainsi le temps de développement embryonnaire peut être associé à la période d'inter-mue des femelles ovigères (Mauchline 1980). Les plus récentes études montrent que la croissance des mysidacés et des euphausiacés est principalement influencée par la température et la quantité de nourriture disponible dans le milieu. En effet, une augmentation de la température et de la quantité de la nourriture dans le milieu induit généralement une croissance plus rapide des crustacés (Winkler et Greve 2002, Tarling et al. 2006, Pinchuk et Hopcroft 2007).

La reproduction saisonnière est l'une des principales causes de fluctuation du nombre d'individus de la plupart des espèces de mysidacés. La plupart des espèces de mysidacés ont une saison de reproduction plus intense (Mauchline 1980). Cette période correspond à la période la plus chaude de l'année et varie donc entre les espèces et entre les populations d'une même espèce à différentes latitudes (Mauchline 1980). Généralement, durant cette période, le sex-ratio est en faveur des femelles et la proportion des juvéniles est très élevée, ce qui permet d'assurer un maintien de la population. La reproduction des mysidacés est étroitement liée à la température (Pezzack et Corey 1979, Wittmann 1984, Winkler et Greve 2002). Cependant, la qualité et la quantité de nourriture sont aussi connues pour avoir un effet sur leur reproduction, même s'il est de moindre importance (Pezzack et Corey 1982, Toda et al. 1984). En effet, un milieu riche en ressources alimentaires durant

cette période intense de reproduction fournit une énergie suffisante qui assurent la survie des femelles et le bon développement des larves à l'intérieur de leur marsupium.

Les stades qui se développent dans le marsupium peuvent être identifiés et le nombre d'œufs ou d'embryons peut être compté ; la taille de couvée peut être déterminée et varie en fonction d'un facteur intrinsèque important : la taille des femelles (Mauchline 1980, Wittmann 1984, Viñas et al. 2005). Pour la plupart des espèces, il existe une relation positive entre la taille des couvées et la taille des femelles, qui elle-même diminue avec l'augmentation de la température (Mauchline 1980, Mees et al. 1994, Viñas et al. 2005, Yamada et al. 2007, Delgado et al. 2013). La taille des couvées est donc plus grande pour les plus grandes femelles présentes durant la période froide. Ces femelles présentant des taux de croissance plus lents mais une longévité plus élevée durant la période froide, atteignent leur maturité à plus grande taille (Mauchline 1980).

La dynamique de la population de *Neomysis americana* : cycle de vie, croissance et reproduction

Neomysis americana est une espèce de mysidacé recensée principalement sur les côtes du continent américain. Plusieurs études montrent que le long de ses côtes, *N. americana* produit 2 à 3 générations par an selon la latitude. Dans les zones localisées au-dessus de 40° de latitude, où la température maximale de l'eau est généralement inférieure à 20 °C (El-Sabh et Silverberg 1990), 2 générations sont généralement observées (Pezzack et Corey 1979, Wigley et Burns 1971). En-dessous de cette latitude, où la température favorise un développement rapide, généralement 3 générations sont produites chaque année (Cowles 1930, Herman 1962, Hopkins 1965, Viñas et al. 2005).

Généralement, ces générations peuvent être classées en 2 types, comme la plupart des espèces de mysidacés localisées dans des zones où il y a une variation importante de la

température durant l'année (Mauchline 1980, Pezzack et Corey 1979, Toda et al. 1984, Mees et al. 1994, Winkler et Greve 2002, Viñas et al. 2005, Kotta et al. 2007, Delgado et al. 2013). Le premier type est associé aux conditions hivernales et le seconde, est associé à la période la plus chaude de l'année. Ces deux types de générations présentent des patrons de croissance et de reproduction différents.

Peu d'études rapportent des données de croissance ou de reproduction sur les populations de *N. americana*. Les données existantes montrent que la génération d'hiver est composée des plus grands individus, caractérisés par une croissance lente et qui atteignent leur maturité sexuelle en 5 à 10 mois, selon la localisation de la population (Pezzack et Corey 1979, Viñas et al. 2005). Les générations d'été et de printemps, quant à elles, sont composées des plus petits individus, caractérisés par une croissance plus rapide et une période de développement à la maturité plus court, de 1 à 1,5 mois. Durant cette période chaude, le sex-ratio (mâle : femelle) de *N. americana*, est en faveur de femelle (entre 1:1,1 et 1:2,6), quelque soit la localisation (Wigley et Burns 1971, Viñas et al. 2005). Durant cette période, les épisodes de reproduction sont fréquents, les femelles sont capables de produire 2 à 3 couvées successives avant de mourir (Pezzack et Corey 1979). Par ailleurs, Pezzack et Corey (1979) n'identifient aucun juvénile de *N. americana* durant l'hiver dans la Baie de Passamaquoddy où la température atteint 2 °C. Une étude en laboratoire montre aussi que, chez *N. americana*, lorsque la température est inférieure à 4 °C, les œufs ne se développent pas dans les marsupiums de femelles (Pezzack et Corey 1979).

Généralement, les femelles des générations de la période froide et celles de la période chaude ne présentent pas les mêmes tailles de couvées. Les plus grandes femelles, qui sont généralement celles qui ont survécu aux conditions extrêmes de l'hiver, produisent habituellement les plus grandes couvées observables durant l'année. Viñas et al. (2005) montrent que la taille des couvées des femelles de la génération d'hiver varie entre 20 et 25 larves, et que celle des générations de printemps et d'été varie entre 10 et 15 larves.

L'espèce *N. americana* est ainsi capable de s'adapter face aux variations des conditions environnementales, qui peuvent parfois être très grandes (Wigley et Burns 1971, Pezzack et Corey 1979, Pezzack et Corey 1982, Viñas et al. 2005).

La zone de transition estuarienne du Saint-Laurent et son importance écologique

La zone de transition estuarienne (ZTE) du Saint-Laurent se situe dans l'estuaire moyen entre l'île d'Orléans et l'entrée du Fjord du Saguenay à Tadoussac (Fig. 1). Il s'agit d'une zone de front où se rencontrent les eaux douces continentales venant principalement du fleuve et les eaux salées de l'estuaire maritime (Saucier et Chassé 2000). Cette zone est très dynamique et hétérogène, ce qui est principalement dû aux forts courants de marées (Saucier et Chassé, 2000) ainsi qu'aux importants gradients environnementaux tels que la température et la salinité (El-Sabh et Silverberg 1990, Simons et al. 2006). Par ailleurs, les apports d'eau douce continentale sont des sources considérables en sels nutritifs et en matière particulaire en suspension, particulièrement dans la partie la plus en amont de cette ZTE, (El-Sabh et Silverberg 1990, Lapierre et Frenette 2008) d'où le nom de cette partie de zone de turbidité maximale (ZTM) (Fig. 1). Cet apport, couplé à l'allongement du temps de résidence hydraulique dû à la circulation estuarienne, permet une forte production primaire (Vincent et al. 1996) qui est capable de soutenir une importante communauté zooplanctonique (Winkler et al. 2003). Comme toutes les zones de transition, la ZTE du Saint-Laurent est reconnue comme zone de rétention et constitue donc une pouponnière importante pour les crustacés et les poissons (Dodson et al. 1989). Ainsi, cette zone présente une valeur écologique très importante dû à la forte productivité biologique (Vincent et Dodson 1999). Toutefois, en raison de leur complexité physique, les ZTE sont beaucoup moins étudiées que les écosystèmes marins ou d'eau douce.



Figure 1. Carte de la zone de turbidité maximale (ZTM) estuarienne du Saint-Laurent, située entre l'île d'Orléans et l'île aux Coudres. La couleur brune de l'estuaire indique une forte quantité de matière particulaire.

Le zooplancton du Saint-Laurent et le rôle de *N. americana*

Le zooplancton de l'estuaire Saint-Laurent est typique de celui des grands estuaires de l'hémisphère Nord (Runge et Simard 1990, Laprise et Dodson 1994). Le long de l'estuaire, trois assemblages zooplanctoniques dominés par différentes espèces ont été identifiés (Laprise et Dodson 1994, Winkler et al. 2003). Leur distribution dépend principalement de la salinité et de la stratification verticale (Winkler et al. 2003). Un

premier assemblage, dominé principalement par *Bosmina longirostris* et par *Gammarus sp.*, se trouve à la limite d'entrée d'eau salée, où les teneurs en salinité sont les plus faibles (Laprise et Dodson 1994, Winkler et al. 2003). Un second assemblage, composé d'espèces euryhalines endémiques de l'estuaire telles que *Eurytemora affinis*, *Neomysis americana* et *Mysis stenolepis*, se situe entre l'île d'Orléans et l'île aux Coudres qui correspond à la ZTM du Saint-Laurent où l'eau est saumâtre et très turbide (Dodson et al. 1989, Laprise et Dodson 1994, Winkler et al. 2003). Un dernier assemblage se situe en aval de l'île aux Coudres dans les eaux les plus froides, salées et profondes du Saint-Laurent (Runge et Simard 1990, Laprise et Dodson 1994). Les taxons qui le dominent sont *Calanus spp.*, *M. littoralis*, les euphausiacés et les chaetognathes.

La communauté de macrozooplancton de la ZTE du Saint-Laurent est dominée par deux espèces d'invertébrés de la famille de Mysidacea, *N. americana* et *M. stenolepis*. L'espèce de mysidacé *N. americana* est la plus commune des eaux côtières et estuariennes de l'Atlantique (Wigley et Burns 1971, Schiariti et al. 2006). Étant euryhaline et eurytherme, elle est capable de supporter les grandes variations des conditions environnementales comme celles de la ZTE du Saint-Laurent (Mauchline 1980, Pezzack et Corey 1982, Winkler et al. 2003). Dans cette zone, *N. americana* occupe une position importante pour le réseau trophique. En effet, elle y domine le macrozooplancton en termes d'abondance et de biomasse, ce qui fait d'elle une espèce fourragère ; c'est à dire qu'elle y constitue une proportion substantielle pour l'alimentation annuelle de nombreuses espèces de poissons et de plus gros crustacés – tels que l'éperlan, le poulamon, le bar rayé, le hareng, la morue ou encore la crevette grise de sable – ainsi que pour leurs larves ou leurs juvéniles (Pêches et Océans Canada 2009b, Winkler et al. 2003, Dodson et al. 1989). De plus, étant omnivore, elle est capable de se nourrir à la fois de débris, d'espèces phytoplanctoniques et zooplanctoniques (Mauchline 1890). Cette espèce joue donc aussi un rôle important sur la quantité de débris, de phytoplancton et de zooplancton de cette ZTE.

Globalement, *N. americana* assure une grande partie du transfert de l'énergie des producteurs primaires et secondaires vers les niveaux trophiques supérieurs.

Deux méthodes d'analyse de la croissance de *N. americana*

Evaluer la croissance d'une espèce, notamment d'une espèce aquatique, représente encore un véritable défi. Au cours de ces travaux, deux études sont réalisées et comparées : une première méthode de terrain et une seconde en laboratoire. Le but d'obtenir des données précises de la croissance et de voir plus précisément comment des différents paramètres environnementaux influencent cette croissance chez cette espèce clé du Saint-Laurent.

La première méthode d'« analyse de cohorte » est une méthode classique de suivi de la population de mysidacés *via* un échantillonnage à intervalle régulier de la population. Elle consiste à détecter et séparer les cohortes durant la période étudiée *via* des histogrammes de fréquences de taille et de tracer les courbes de croissance de chacune d'elles (Mees et al. 1994). Ces courbes permettent alors de calculer des taux de croissance par cohortes et par taille. Cette méthode permet de voir l'évolution de la croissance des différentes cohortes détectées au cours du temps. Cependant, le défi de cette méthode est de s'assurer d'échantillonner la même population tout le long de la saison (Mees et al. 1994).

La seconde méthode est celle du « taux de croissance instantané », surtout utilisée chez les euphausiacés (Quetin et Ross 1991, Shaw et al. 2010). Elle consiste à conserver des individus en aquarium dans des conditions *in situ* durant 3 jours afin d'observer la proportion d'individus qui ont mué. La mue étant fréquente, les animaux croissent de manière discontinue lors des mues. L'estimation de l'incrément (*i.e.*, l'augmentation de taille) des individus lors d'une mue couplée au calcul d'une période d'inter-mue (grâce à la proportion d'individus mués et non-mués) permettront d'estimer des taux de croissance

individuels. L'avantage de cette méthode est qu'on obtient des taux de croissance pour chacun des individus de l'expérience qui ont mué. Elle permet aussi d'obtenir des données sur 2 autres paramètres de croissance : l'incrément et la période d'inter-mue. Finalement, elle permet de voir l'influence de chacun des paramètres environnementaux sur ces 3 paramètres de croissance et à des échelles temporelles relativement courtes (Quétin et Ross 1991, Tarling et al. 2006, Pinchuk et Hopcroft 2007, Shaw et al. 2010).

Problématique

Actuellement, les travaux de recherche réalisés sur la distribution spatiale et la densité de la population de *N. americana* (Laprise et Dodson 1994, Winkler et al. 2003) mais aussi sur ses stratégies d'alimentation (Winkler et al. 2007) ont permis de montrer l'importance de *N. americana* au sein du réseau trophique de la ZTE du Saint-Laurent. Cependant, malgré son rôle-clé, cette espèce reste relativement peu étudiée. Généralement, une espèce fourragère est soumise à une forte mortalité en raison d'une forte pression de prédation. Ce qui, ajouté à une probable diminution de la population durant l'hiver due à un arrêt de la reproduction et à une mortalité élevée, pourrait avoir des effets considérables sur la population et par la suite sur l'écosystème de la ZTE du Saint-Laurent. Ainsi, des études sur la dynamique de la population de cette espèce visant la structure de la population, la croissance et la reproduction sont primordiales. Celles-ci permettraient aussi de mieux comprendre la complexité du fonctionnement de cette zone relativement peu étudiée, malgré sa valeur écologique considérable.

Objectifs et hypothèses

Ce projet de maîtrise propose une première étude de la dynamique temporelle de la population de *N. americana* de la ZTE du Saint-Laurent afin d'améliorer les connaissances scientifiques sur une espèce fourragère, représentant un maillon important du réseau trophique. Le premier objectif sera de déterminer le nombre de cohortes produites au cours de l'année. Étant donnée la localisation nordique de la ZTE, l'hypothèse est que l'espèce *N. americana* produit 2 cohortes durant la saison de croissance. Le second objectif sera d'estimer la fécondité *via* la taille des couvées de *N. americana* et de mettre en évidence l'effet de la taille des femelles d'une part, et des principaux facteurs environnementaux d'autre part, sur cette fécondité. La première hypothèse est que la taille de couvée augmente avec l'augmentation de la taille des femelles. La seconde hypothèse est que l'augmentation de la température et de la quantité de nourriture correspond à une diminution de la taille des couvées, liée à une réduction de la taille des femelles ovigères. Finalement, le dernier objectif sera d'estimer la croissance de *N. americana* et de mettre en évidence l'influence des facteurs environnementaux sur cette croissance *via* deux méthodes qui seront comparées. La première hypothèse est que *N. americana* montre des patrons saisonniers de croissance clairs. La seconde hypothèse est qu'une augmentation de la température, de la quantité de nourriture disponible et de la salinité induit une accélération de la croissance.

CHAPITRE 1
LIFE CYCLE, GROWTH AND REPRODUCTION OF *NEOMYSIS AMERICANA*
IN THE ESTUARIENNE TRANSITION ZONE OF THE ST. LAWRENCE

1.1 ABSTRACT

N. americana dominates the macrozooplankton of the St. Lawrence estuarine transition zone (ETZ) and assures the energy transfer from lower trophic levels to high trophic levels. The aim of this first study is to determine the individual and population parameters of this species in the St. Lawrence and the influence of main environmental factors on these parameters. The population was sampled at Saint-Jean Port-Joli fortnightly around high tide from May 28th to October 10th 2013. The Bhattacharya method was applied to the length-frequency data to separate different cohorts during that time. The growth of each cohort followed a curve, described by a generalised von Bertalanffy function. The seasonal structure of the population showed 3 peaks of juveniles higher than 50 % between May and October. This suggests that 3 cohorts were produced by year. Females of the overwintering cohort produced the juveniles of the spring cohort in May, which was detected until August. The summer cohort was born at the end of July and followed until October. The summer cohort produced juveniles of the new overwintering cohort in September and October. Two types of life history could be distinguished in the St. Lawrence ETZ: individuals of the overwintering cohort had an estimated longer life span (8-10 months) and showed larger size at maturity than those of the spring and summer

cohorts (1.5 months). The small adults of the spring and summer cohorts grew faster than adults of overwintering cohort. Ovigerous females of the overwintering cohort showed larger clutch size than those of the 2 others cohorts. However, the largest ovigerous females of this cohort appeared to not invest as much energy into reproduction as the slightly smaller ones, so that a decrease of clutch size was observed. Reproduction seemed to stop during the cold period ($T < 10\text{ }^{\circ}\text{C}$), as ovigerous females were not present at the end of the sampling period. Finally, clutch size was mainly influenced by food quantity unlike in many studies, in which it was temperature dependant.

1.2 RÉSUMÉ

N. americana domine le macro-zooplancton de la zone de transition estuarienne (ZTE) du Saint-Laurent et assure le transfert d'énergie des niveaux trophiques les plus bas vers les niveaux supérieurs. Le but de cette première étude est de déterminer les paramètres individuels et populationnels de cette espèce dans le Saint-Laurent ainsi que l'influence des principaux paramètres environnementaux sur ces paramètres. La population a été échantillonnée Saint-Jean-Port-Joli tous les 15 jours à marée haute du 28 mai au 10 octobre 2013. La méthode d'analyse de Bhattacharya a été appliquée aux données de fréquence de taille afin de séparer les différentes cohortes présentes durant cette période. La croissance de chaque cohorte suivait une courbe qui fut décrite par un modèle général de von Bertalanffy. Le suivi de la structure de population durant la saison montre 3 pics de juvénile supérieur à 50 % dans la population. Ceci suggère que 3 cohortes sont produites annuellement. Les femelles de la cohorte d'hiver ont produit les juvéniles de la cohorte de printemps en mai, laquelle a été détectée jusqu'à août. La cohorte d'été est née à la fin de juillet et a été suivit jusqu'en octobre. La cohorte d'été a produit les juvéniles de la nouvelle cohorte d'hiver en septembre et en octobre. Deux modes de vie distincts peuvent être

remarqués : les individus de la cohorte d'hiver ont une plus longue durée de vie (8-10 mois) et sont plus grand à maturité que ceux des cohortes de printemps et d'été (1.5 mois). Les petits adultes des cohortes de printemps et d'été ont grandi plus vite que ceux d'hiver. Les femelles ovigères de la cohorte d'hiver ont montrées un nombre de larve plus important que celles des 2 autres cohortes. Cependant, les plus grandes femelles ovigères de cette cohorte semblaient ne plus investir autant d'énergie dans la reproduction que celles légèrement plus petites, de sorte qu'une diminution du nombre de larves a été observée. La reproduction semblait s'arrêter durant la période froide ($T < 10\text{ }^{\circ}\text{C}$) car les femelles ovigères ne sont plus présentes à la fin de la période d'échantillonnage. Finalement, la taille de la couvée a été principalement influencée par la quantité de nourriture contrairement à de nombreuses études, dans lesquelles elle était température-dépendante.

1.3 INTRODUCTION

Mysids are widespread across the world and often dominate the macrozooplankton communities in coastal regions (Mauchline 1980, Fulton 1982). The genus *Neomysis* is very common in brackish and estuarine environments from temperate to subarctic waters (Mauchline 1980), probably because of their salinity tolerance (Pezzack and Corey 1982, Roast et al. 1999) and their opportunistic omnivorous feeding habits (Fockedey and Mees 1999). Among this genus, *Neomysis americana* (Smith 1873) inhabits depths from 1 to 250 meters along the east coast of North America from Quebec, southern Newfoundland to northern Florida (Williams et al. 1974, Laprise and Dodson 1994) and has been introduced to the east coast of South America (Viñas et al. 2005). Despite the wide geographical distribution of *N. americana* and its importance in energy transfer from lower to higher trophic levels (Winkler et al. 2003, Lecomte and Dodson 2004, Buchheister et al. 2015), their life history is not well understood.

Some studies showed that the number of cohorts produced by *N. americana* fluctuates between 2 and 3 depending on the location (Hopkins 1965, Richards and Riley 1967, Wigley and Burns 1971, Pezzack and Corey 1979, Viñas et al. 2005). These generations show temperature-dependent growth and reproduction patterns over different seasons (Pezzack and Corey 1979, Viñas et al. 2005). Faster growth, continuous reproduction, earlier maturity and shorter longevity are observed in warmer than in colder months (Pezzack and Correy 1979, Mauchline 1980, Viñas et al. 2005). At the same time fecundity varied with female size and temperature, showing smaller clutch sizes in warmer months (Wigley and Burns 1971, Pezzack and Correy 1979, Viñas et al. 2005). However, no data are available on these life cycle traits on *N. americana* populations north of the St. John River estuary (45 °N).

In the St. Lawrence estuary (47°N) peak abundances of the *N. americana* were found in the weakly stratified turbidity maximum (MTZ) of the estuarine transition zone (ETZ) in salinities 0.6-8 PSU (Laprise and Dodson 1994, Winkler et al. 2003). This region is very heterogeneous and dynamic as it is controlled by freshwater discharge from the continent and salt water inflow from the Gulf of St. Lawrence (Saucier and Chassé 2000), creating a strong estuarine circulation and environmental gradients of temperature, salinity and turbidity (El-Sabh and Silverberg 1990, Simons and al. 2006). Important nutrient contributions advected from upstream maintain a high phytoplankton stock (Vincent and al. 1996, Lapierre and Frenette 2008), which supports an abundant zooplankton community (Winkler et al. 2003). Eurythermal and euryhaline abilities of *N. americana* (Mauchline 1980) allow this species to contribute to biological productivity in this ecological significant environment (Vincent and Dodson 1999).

Population size increased during the growing season while mesozooplankton decreased, suggesting a strong trophic relationship between both compartments (Laprise and Dodson 1994). *N. americana* is an omnivorous species feeding on phytoplankton, zooplankton and detritus (Winkler et al. 2003, 2007) and in turn represent an important

food source for juvenile tomcod and smelt, and for sand shrimp (Dodson et al. 1989, Lecomte and Dodson 2004). Thus, given its key role in the St. Lawrence estuarine transition zone (ETZ) (Frenette et al. 1995, Vincent et al. 1996, Winkler et al. 2003), it is important to increase our understanding of its life history and ultimately its population dynamics.

The purpose of the study was to gain insights on population dynamic parameters of the species *N. americana* in the St. Lawrence ETZ during the growing season (May to October), evaluating life history traits. Firstly, we hypothesise that due to the higher northern latitude of the ETZ compared to sites of earlier studies (Pezzack and Corey 1979, Viñas et al. 2005), *N. americana* would produce two cohorts per year. The number of generations was estimated by monitoring temporal evolution of the population structure. Secondly, timing and growth rates of generations were estimated using von Bertalanffy growth curves. Thirdly, reproduction patterns of the *N. americana* populations were determined by comparing sex ratios, number of ovigerous females compared to total females and fecundity in terms of clutch size among the different putative generations. Growth and reproduction patterns were then linked to environmental conditions.

1.4 MATERIALS AND METHODS

1.4.1 Sampling

N. americana was sampled at Saint-Jean-Port-Joli fortnightly around high tide (2h-window) from May 28th to October 10th 2013 using a 0.5 m diameter plankton net (250 μ m mesh). Water depth varied between 3 and 5 meters, depending on the tidal cycle. The net was drawn by hand horizontally above the bottom along the dock. Specimens were recovered and preserved in 95% ethanol. Temperature and salinity were monitored at the moment of sampling using an YSI probe. Additionally, water was collected from the surface layer (1 m depth) using an electric diaphragm pump (Flojet) connected to a 12 volts

DC battery. Two water samples of 1L were taken at the beginning, in the middle and at the end of the sampling period. These were kept in brown bottles and were placed in a cooler and transported in less than 3h to the laboratory to analyse suspended particulate matter (SPM) and chlorophyll *a* (chl *a*).

1.4.2 Environmental parameters

Total chl *a* and SPM concentration were used as proxies for food. Measurement of chl *a*, SPM, POM, temperature and salinity were obtained for each sampling date at the beginning, in the middle and at the end of the sampling. For total chl *a* concentration, two technical replicates of 15-50 mL water were filtered through precombusted 25mm GF/F filters. Chl *a* was extracted in 90% acetone in the dark at 4°C for 24h and the fluorescence was measured (10AU, Turner Designs). Chl *a* concentration ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) was calculated following methods described by Mundy et al. (2011). For total SPM concentration, two technical replicates of 15-80 mL water were filtered through precombusted and preweighed 25mm GF/F filters. These were dried for 48 hours at 60°C. SPM concentration was calculated by the difference between the weight of precombusted filter and freeze-dried filter. The same filters were combusted at 450°C during 4 hours and reweighed. POM concentrations ($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$) were calculated as the difference between the weight of precombusted filter and combusted filter. Measurement for the three time points were average and standard error was calculated at each sampling date for all variables (T, S, chl *a*, SPM, POM).

1.4.3 Classification of *N. americana* by stages

To assess population structure, all sampled individuals of *N. americana* were classified into 6 different life cycle stages according to Mauchline (1980):

- (1) Juveniles: no secondary sexual characteristics.
- (2) Immature males: 4thpleopods are elongated but do not reach the posterior edge of the last abdominal segment; the lobus masculinus is not fully developed and lacks setation.
- (3) Immature females: oostegites are visible only from the ventral side
- (4) Mature males: 4thpleopods reach the posterior edge of the last abdominal segment; the lobus masculinus is fully setose.
- (5) Mature females: marsupia are visible from the lateral side but empty.
- (6) Ovigerous females: marsupia are filled with eggs or embryos.

At each sampling date, all individuals were counted and classified by stage. To determine clutch size, the marsupium of at least 20 ovigerous females (when available) were emptied and young were classified into 3 stages: (1) eggs, (2) eyeless embryos and (3) embryos with eyes.

1.4.4 Measurements

All measurements were made using a stereomicroscope Leica M2 12.5 equipped with a camera Leica Microsystems Ltd DCF 420 connected to a computer. The software Leica Application Suite V3.1.0 allowed length measurement from the images. Total length (TL) was measured from the base of the eye to the base of the telson (Mauchline 1980) to establish regressions for total length (TL) - uropod length (UL) and TL - antennal scale length (AL) for 42 juveniles, 60 males and 75 females (Table 1). Afterwards, only the UL

was measured and which was then converted to total length (TL) using the regressions. In case of broken or missing uropod, the TL - AL regression was used instead to determine TL (Table 1). For TL estimation immature males and immature females were included into the juvenile category.

At each sampling date, at least 20 individuals per stage, when available, were measured. For ovigerous females, eggs and embryos were extracted from marsupial pouch, counted and their length measured.

Table 1. Total length (TL) to uropod length (UL) and TL to antenna scale length (AL) regressions for each stage. All regressions were significant at a level of $p < 0.001$.

Stage	n	TL-UL relationship	R ²	TL-AL relationship	R ²
Juvenile	42	TL = 3.814* UL +1309	0.81	TL = 3.887* AL + 1131	0.87
Male	60	TL = 4.203* UL + 1829	0.87	TL = 4.020* AL + 1985	0.83
Female	75	TL = 4.390* UL + 1862	0.87	TL = 3.908* AL + 2088	0.88

1.4.5 Growth analyses

At each sampling date, mysids were pooled in 0.5 mm length classes. The length-frequency distributions of *N. americana* at each sampling date were analyzed using the Bhattacharya method included in the Fisat II software to detect different cohorts (Pauly and Caddy 1985). In brief, length-frequency distributions are divided into distinct normal distributions (Sparre 1985). The modal length progression of the cohorts was traced by linking the means of the normal distributions over all sampling dates. To determine cohort growth curve parameters for each cohort the resulting mean size by age was submitted to the generalized von Bertalanffy growth model:

$$L(t) = L_{\infty} * [1 - \exp(-K*(t-t_0))] \quad (\text{eq. 1})$$

where $L(t)$ is the predicted standard length at age t , L_{∞} is the asymptotic length, K is a growth constant and t_0 is the age at zero length. The unit of t is day and K is a fraction of days?

Individuals of the overwintering cohort of 2012, represented by large individuals in May, June and at the beginning of July (cohort I), and the overwintering cohort of 2013, mostly juveniles (cohort IV) were pooled together to obtain “one putative generation”, providing enough data to perform the von Bertalanffy growth model. The same regression was used to establish the growth curves of the two cohorts. As winter data are lacking for the ETZ, it is unknown if *N. americana* has reproduction activity in that time period, so that we referred to winter data from a congener *Neomysis integer*. For *N. integer* in the Westerschelde, no reproduction occurs during winter and breeding season starts in April at 10 °C and ends in October with temperatures below 10 °C (Mees et al. 1994). Due to similar temperatures in the ETZ (Fig. 3), we assumed that *N. americana* might show similar reproduction patterns, resulting in one overwintering cohort. Thus, we consider it was reasonable to combine spring and autumn individuals to this putative generation to plot a continuous curve with these data.

Moreover, identification of stages and measurement of each individual per date (Fig. 5) allowed us to estimate which stages were presented at each point on the curve obtained with the previous model. Thus, we were able to estimate the other growth rates G (mm.d^{-1}) for 2 groups on growth curve. The first regrouped juveniles and immatures in the population and the second one gathered adults. We did not separate juveniles and immatures because they mostly were present simultaneously in the population.

1.4.6 Analyses on reproduction parameter

The proportion of ovigerous vs non-ovigerous females were calculated at each sampling date. Among these ovigerous females, the frequency of female carrying eggs, eyeless embryos or embryos with eyes at each sampling date were also calculated.

In addition, to analyse reproductive traits of *N. americana*, ovigerous females were separated in 2 groups: the overwintering cohort (Cohort I) that lived during the colder period whereas the spring and summer cohorts (Cohort II/III) that lived during the warmer period. We combined the cohorts II and III, as at some of the sampling dates cohorts were overlapping and females of both cohorts were inseparable in the size frequency distributions. Mean ovigerous female lengths, mean clutch sizes and standard errors were calculated for each type of cohort and at each sampling date.

1.4.7 Statistical analyses

Statistical analyses were applied to differentiate the 2 groups of cohorts: cohort I and cohorts II/III. To test differences of ovigerous female length and clutch size between cohorts a Wilcoxon sum-rank test and a one-way Kruskal-Wallis ANOVA were used (JMP Pro 11.0). Non-parametric statistics were chosen, because even after transformations normality and variance homogeneity were not respected.

In cohort I the best fit of clutch size in relation to ovigerous female length was obtain by a breakpoint regression, whereas for cohorts II/III, a linear regression with square root transformation on clutch size resulted in the best fit (SigmaPlot 12.0). Independency of observations, normality residuals and homogeneity of variance were respected. The presence of outliers was checked.

First, ANCOVAs with length as co-variable were tested to evaluate the influence of environmental parameters on clutch size but were not significant. Thus, a stepwise forward

regression (multiple regression) was used for each group to see which combination of environmental parameters proposed the best coefficient of determination (R^2) improving the model in each step. The best model was chosen which respected the assumptions: residuals of clutch size followed a normal distribution and the variance was homogeneous. Multicollinearity among temperature, salinity, chl a , SPM and POM was checked. As SPM and POM were strongly correlated, only POM was kept for the multiple regression analyses. The number of observations (individuals; $n \leq 71$) was always higher than the number of predictors (environmental parameters; $n=4$). Clutch size data of cohort I and cohorts II/III underwent square root and fourth root transformations, respectively.

1.5 RESULTS

1.5.1 Environmental conditions

During the study period, temperature fluctuated between from 10.9 ± 0.04 °C to 19.5 ± 0.1 °C in Saint-Jean Port-Joli. The highest mean temperatures (18.7 ± 0.3 °C) was obtained in July and August and decreased gradually to 12.8 ± 0.09 °C in October 2013 (Fig. 3.a).

Salinity fluctuated between 0.86 ± 0.1 and 7.45 ± 0.3 over the sampling period with lowest values at the beginning of June (Fig. 3.b). Chl a concentration increased from May to August, 3.24 ± 0.4 and 10.98 ± 3.4 mg.m $^{-3}$, respectively and then decreased to 0.40 ± 0.01 mg.m $^{-3}$ in September (Fig. 3.c). POM concentration fluctuated by showing two peaks with values higher than 22 mg.L $^{-1}$ in May and July (Fig. 3.d). The lowest value was recorded 6.07 ± 3.3 mg.L $^{-1}$ in August.

1.5.2 Population structure

Population structure was characterised by pronounced variations of *N. americana* stage composition (Fig. 4). Three peaks of adults, which comprised 70 % of the population, were followed by 85%, 70% and 50% of juveniles in June 11th, July 24th and September 6th, respectively. Following these three sampling dates, an increase in the percentage of immatures was observed, indicating the gradual growth from juveniles to immature stages and finally to adults (Fig. 4). At the end of the sampling period, adults disappeared progressively and juveniles and immatures represented more than 90% of the population on October 10th.

1.5.3 Cohorts and growth

Four cohorts of *N. americana* were identified in the length-frequency distribution. Relatively large overwintering adults (cohort I, size classes 8.5 to 18.5 mm) detected at the end of May to July in Saint-Jean Port-Joli. These adults produced the first spring generation of the year (cohort II) and disappeared from the samples at the end of July (Fig. 5). Cohort II matured at a smaller size (6.5 to 9.5 mm) with first adults appearing at the end of June. This generation produced the second generation of the year (cohort III) when high proportion of juveniles occurred in the samples on July 24th. Juveniles of cohort III appeared to mature rapidly at a small size (size classes 5.0 to 9.5 mm). These relatively small adults produced cohort IV, the third generation of the year, in September. In October immature individuals of cohort IV (3.5 to 7.5 mm) were larger than those of spring/summer cohort (2.5 to 7 mm) (Fig. 5).

Bhattacharya method detected 4 cohorts and their growth was estimated using von Bertalanffy curves. Larger-sized individuals of cohort I ($L_{\infty} = 10.03$ mm) showed slow growth ($K = 0.012$ d⁻¹; Table 2; Fig. 6) from May to July. In contrast, from July to

September, the smaller-sized individuals of cohort II ($L_{\infty} = 8.09$ mm) and III ($L_{\infty} = 7.92$ mm), showed greater growth, indicated by the growth constant (K) from the model equal to 0.021 d^{-1} and 0.028 d^{-1} , respectively (Table 2). Moreover, growth rates were calculated for each cohort using separated cohorts points (Fig. 6). Growth rate (G) derived from the field data of each cohort were in the same range than the growth constant (K). The overwintering cohort showed always slower growth of $G = 0.029 \pm 0.04 \text{ mm.d}^{-1}$ than the spring cohort ($G = 0.046 \pm 0.05 \text{ mm.d}^{-1}$) and the summer cohort ($G = 0.05 \pm 0.04 \text{ mm.d}^{-1}$) (Table 4).

Growth curves showed steeper slopes in the beginning of the curves, representing mainly faster growth of juveniles and immature individuals compared to adults (Fig. 6). The growth of adults of the overwintering generation was almost nonexistent ($G = -0.0002 \pm 0.015 \text{ mm.d}^{-1}$ and $K = 0.003 \text{ mm.d}^{-1}$), which showed on the curve where the slope was almost zero. The spring and the summer adults grew faster with $G = 0.009 \pm 0.044 \text{ mm.d}^{-1}$ and $K = 0.022 \text{ mm.d}^{-1}$ and $0.018 \pm 0.002 \text{ mm.d}^{-1}$ and $K = 0.02 \text{ mm.d}^{-1}$, respectively. In September, juveniles and immatures of cohort IV grew with $G = 0.076 \pm 0.04 \text{ mm.d}^{-1}$ and $K = 0.095 \text{ mm.d}^{-1}$ than juveniles and immatures of cohort II and III, showing $G = 0.092 \pm 0.02 \text{ mm.d}^{-1}$ and $K = 0.070 \text{ mm.d}^{-1}$ and $G = 0.057 \pm 0.03 \text{ mm.d}^{-1}$ and $K = 0.065 \text{ mm.d}^{-1}$, respectively (Fig. 6).

1.5.4 Reproductive traits

Sex ratio: number of males / number of females

The sex ratio was in favour of males at the beginning of the season (1:0.84 in May 28th and 1:0.69 in June 30th). An exceptional low ratio (1:22.5) was calculated in June 11 when only 4 males (for 90 females) were identified in the sample. The following months (July to October), sex ratio was in favour of females with a mean of 1:2.4 (± 0.4).

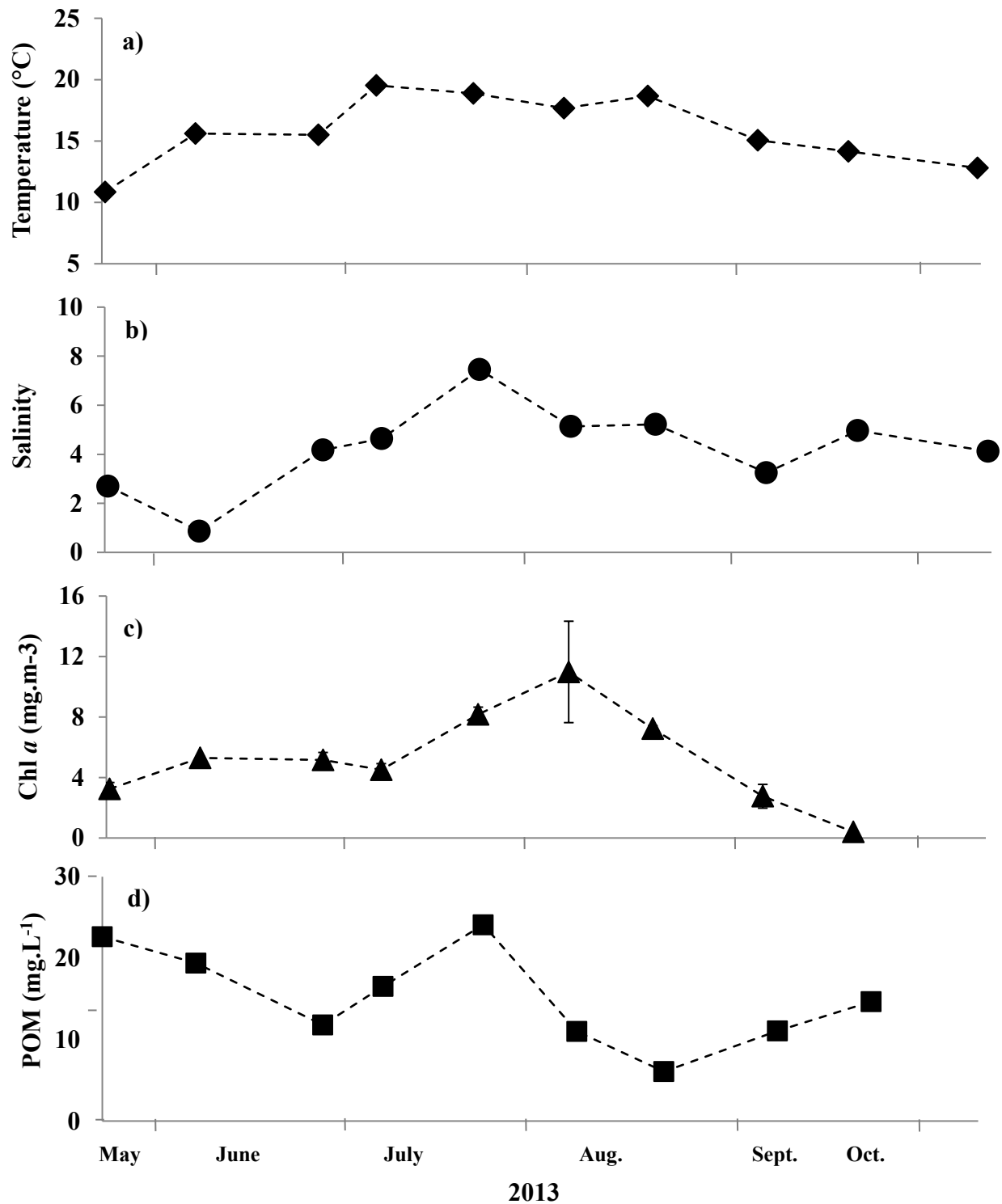


Figure 3. a) Mean temperature (°C) (◆), b) mean salinity (●), c) mean chl *a* (mg.m⁻³) (▲) and d) mean POM (mg.L⁻¹) (■) concentration on each sampling data. Error bars indicate ± standard error. At most of the sampling dates, the standard errors bars were smaller than the data points in the figure.

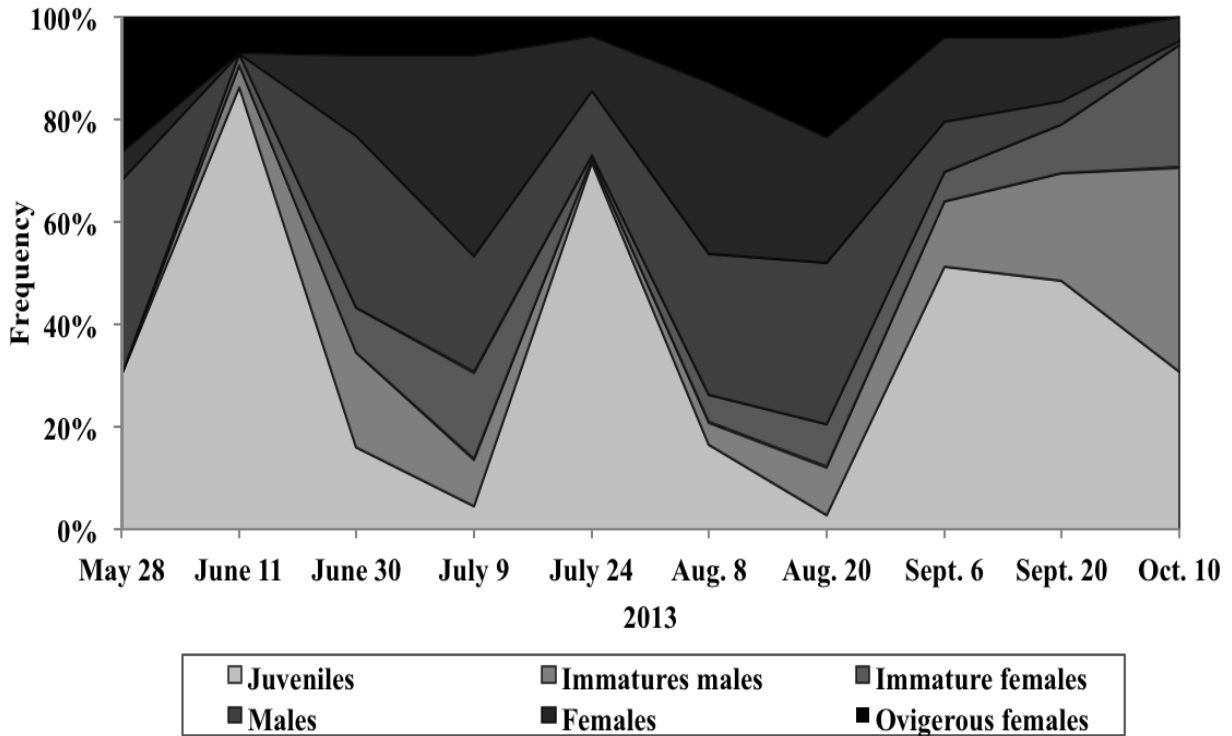


Figure 4. Stage based population structure of *N. americana* over the sampling period from May 28th to October 10th at St. Jean Port-Joli.

Ratio of ovigerous to non-ovigerous females and larval stage frequency

The ratio of mature females (empty marsupium) to ovigerous females was strongly in favour of ovigerous females at the beginning of the season (May 28th and June 11th) dominating at over 80% (Fig. 7.a). Afterwards non-ovigerous females dominated the rest of the season with over 70% except for August 20th, when the ratio was equilibrated. At the beginning of the season (May-June), most of the ovigerous females (95%) carried embryos whereas ovigerous females (70%) with eggs dominated in July (Fig. 7.b). The proportion of ovigerous females carrying embryos with eyes decreased compared to females with eyeless embryos from July to September. No ovigerous females were present in the population in October.

Clutch size

Mean ovigerous female length per sampling date varied from 9.1 ± 0.1 to 12.1 mm for cohort I and 6.5 ± 0.1 to 7.5 ± 0.2 mm for cohort II/III (Fig. 8.a). Corresponding mean clutch size per sampling date varied between 23 ± 0.0 and 46.3 ± 2.2 eggs and embryos for cohort I and between 6.1 ± 0.3 and 19.8 ± 4.8 for cohorts II/III (Fig. 8.b). Cohort I was composed of significant larger ovigerous female (overall mean 9.9 ± 0.1 mm) than the ones of the cohorts II/III, measuring 7.1 ± 0.1 mm (Wilcoxon sum-rank test: $H = 137.8$; $df = 1$; $n = 212$; $p < 0.0001$). Correspondingly, overall mean clutch size was significantly larger (37.6 ± 0.9 eggs and embryos) in cohort I females than those (12.4 ± 0.7 eggs and embryos) of cohorts II/III females (Kruskal-Wallis ANOVA with foursquare transformation: $F_{(1,212)} = 456.2$; $p < 0.0001$).

In general, there was a positive relationship between clutch size C and ovigerous female length (l) was found in cohort I (eq. 2.1) and cohorts II/III (eq. 3) (Fig. 9). However, clutch size of ovigerous females over 10.3 mm (breakpoint) of cohort I decreased, according to the second half of the breakpoint regression (eq.2.2; Fig. 9.a).

Cohort I (breakpoint regression (Fig. 7.a)): $R^2=0.19$; $df=4$; $n=75$; $p=0.0004$)

$$\text{Region 1}(t) : C = (25.92 * (T_1 - l) + 45.38 * (l - t_1)) / (T_1 - t_1) \quad (\text{eq. 2.1})$$

$$\text{Region 2}(t) : C = (45.38 * (t_2 - t) + 31.00 * (l - T_1)) / (t_2 - T_1) \quad (\text{eq. 2.2})$$

$$f = \text{if}(t = T_1, \text{region1}(t), \text{region2}(t))$$

Cohort II/III (linear regression with square root transformed n (Fig. 7.b)): $R^2 = 0.33$; $df = 1$; $n = 137$; $p < 0.0001$)

$$\sqrt{C} = -0.6630 + 0.5807 * l \quad (\text{eq. 3})$$

where C was the clutch size, l in the ovigerous female length, t_1 was the length in region 1, t_2 was length in the region 2 and T_1 was the breakpoint (= 10.3 mm).

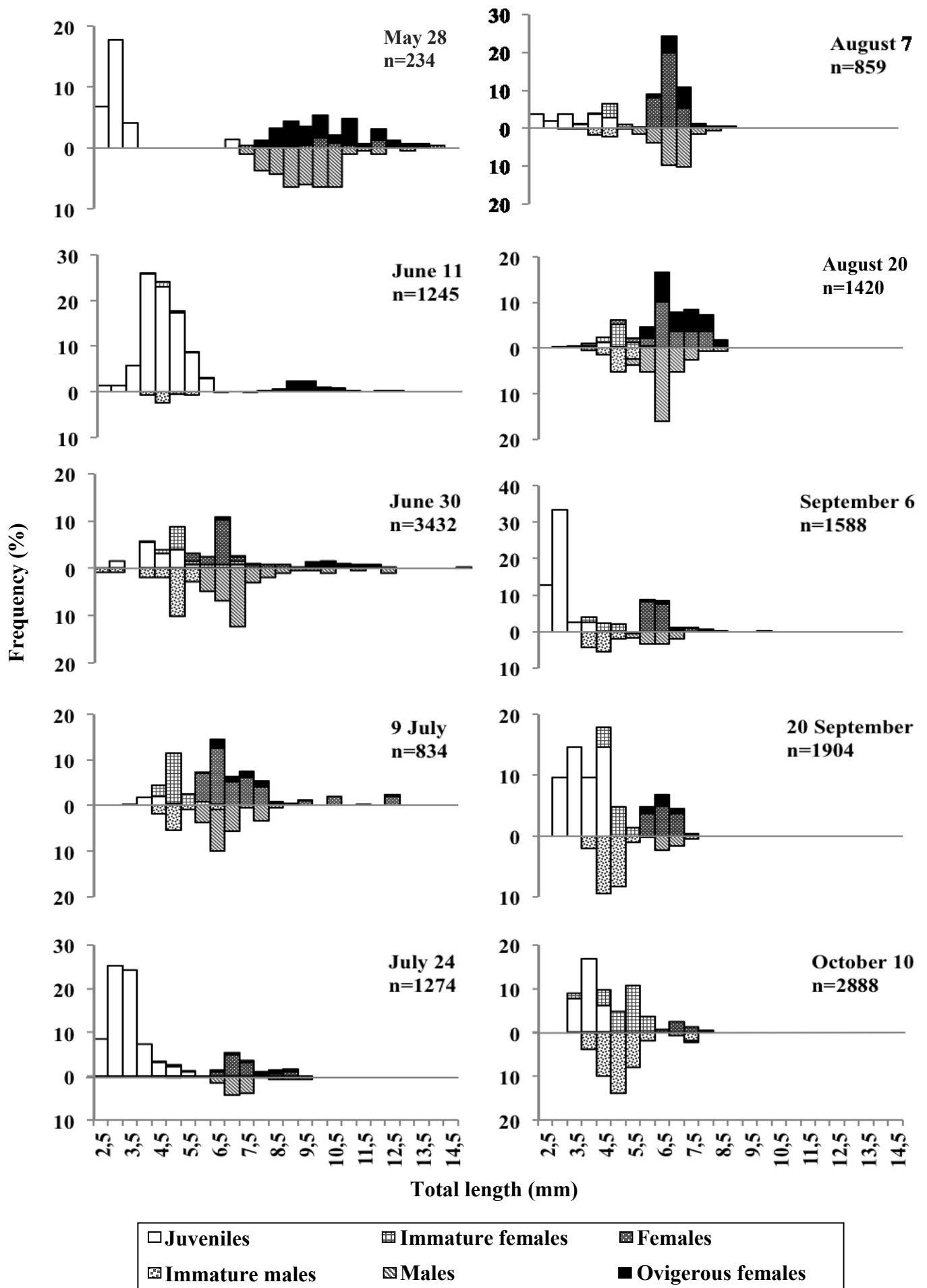


Figure 5. Length-frequency distribution of *N. americana* per stage on each sampling date in 2013. n indicated the number of individuals in each sample.

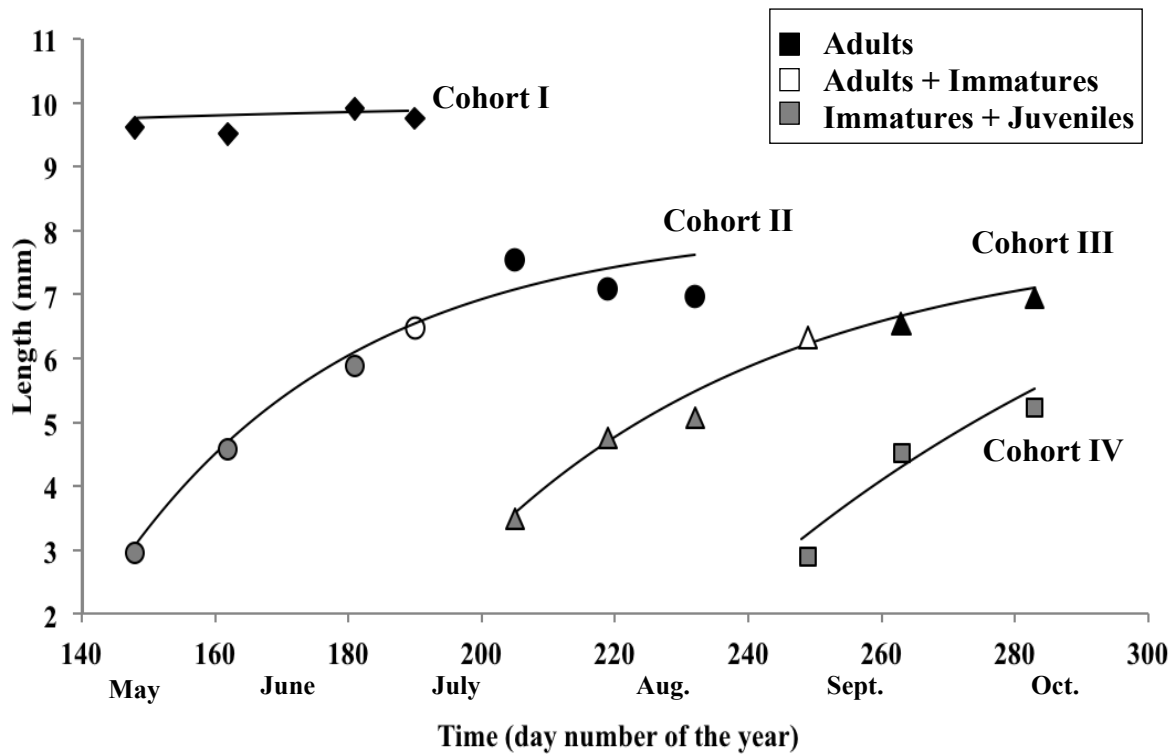


Figure 6. Growth curves of the 4 cohorts. Cohort I: overwintering cohort. Cohort II: spring cohort. Cohort III: Summer cohort. Cohort IV: next overwintering cohort.

Table 2. Growth parameters of the von Bertalanffy growth curves of the 3 types of cohorts for all individuals. L_{∞} : asymptotic length (mm). K: growth constant. T_0 : age at zero length. R^2 : a measure of goodness of fit.

Cohort	L_{∞}	K	t_0	R^2
Cohort I/IV	10.03	0.012	-30.59	0.995
Cohort II	8.10	0.028	-16.04	0.976
Cohort III	7.92	0.021	-27.15	0.973

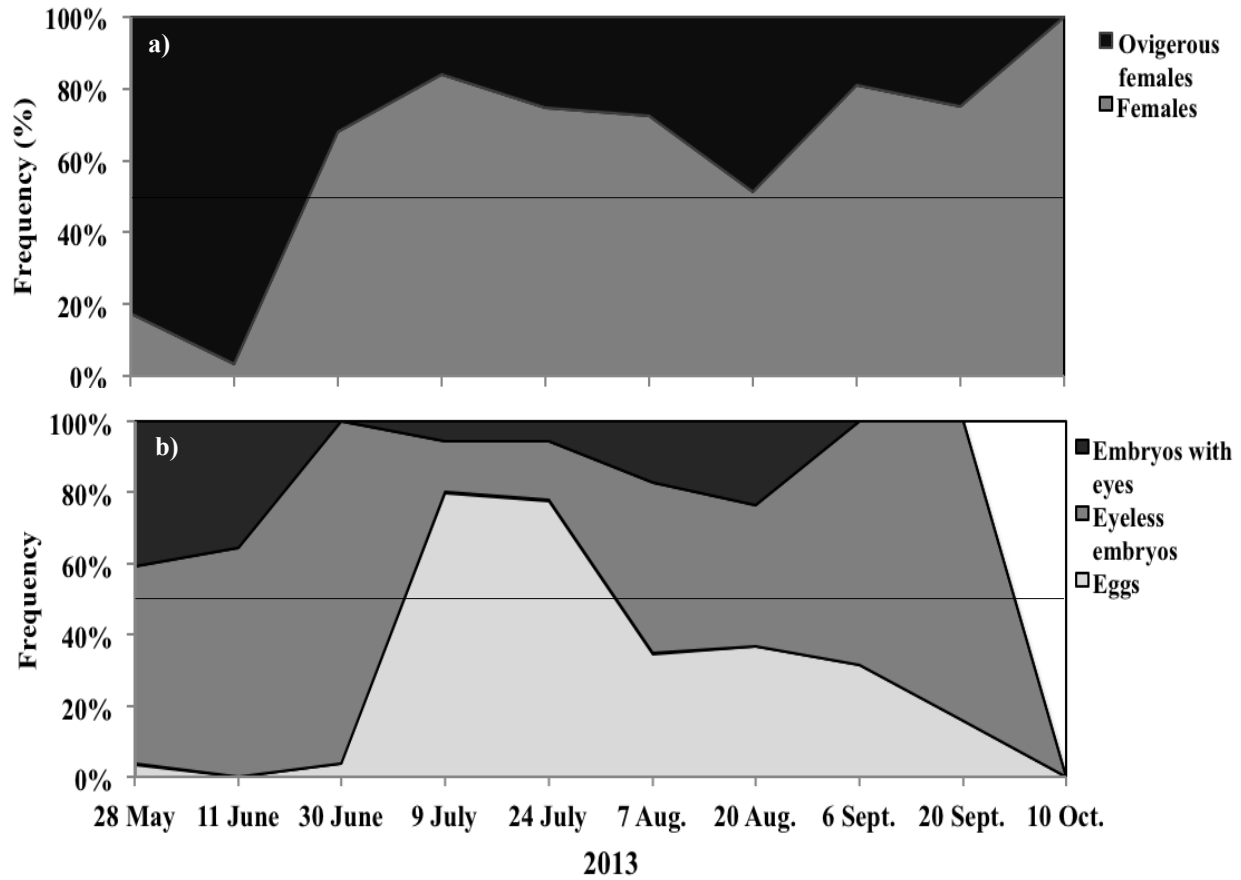


Figure 7. a) Frequency of non-ovigerous and ovigerous females of *N. americana*. b) Frequency of females carrying eggs, eyeless embryos and embryos with eyes at each sampling date. The black line represents 50 %.

1.5.5 Influence of environmental variables on clutch size

Clutch sizes I of *N. americana* cohort I females were positively related to chl *a* and negatively related to temperature and POM (multiple regression: eq. 4). In cohorts II/III, clutch size was positively related to chl *a* and POM and negatively related to temperature and salinity (eq. 5). Negative coefficients for temperature confirmed that when temperature decreased, clutch size increased. Positive coefficients for chl *a* and POM concentrations (only cohort I) indicated that when food quantity increased, clutch size also increased. Salinity showed only a slightly negative effect on clutch sizes of cohort II/III. Chl *a* and POM concentrations explained most of the variance in clutch size of cohort I ($R^2 = 0.17$) and cohorts II/III ($R^2 = 0.15$). However, in both cohorts only 21 % (cohort I) and 23 % (cohorts II/III) of the variance in clutch size could be explained by all environmental variables.

Cohort I (Multiple regression with square root transformed n : $R^2 = 0.21$; $df = 3$; $n = 75$; $p = 0.0002$):

$$\sqrt{C} = 0.39 * Chl\ a - 0.27 * T - 0.13 * POM + 10.47 \quad (\text{eq. 4})$$

Cohorts II/III (Multiple regression with fourth root transformed n : $R^2 = 0.23$; $df = 4$; $n = 137$; $p < 0.0001$):

$$\sqrt[4]{C} = 0.05 * Chl\ a - 0.01 * T - 0.08 * S + 0.01 * POM + 2.02 \quad (\text{eq. 5})$$

Where C = clutch size, $Chl\ a$ = chl *a* concentration (mg.m^{-3}), T = temperature ($^{\circ}\text{C}$), S = salinity and POM = POM concentration (mg.L^{-1}).

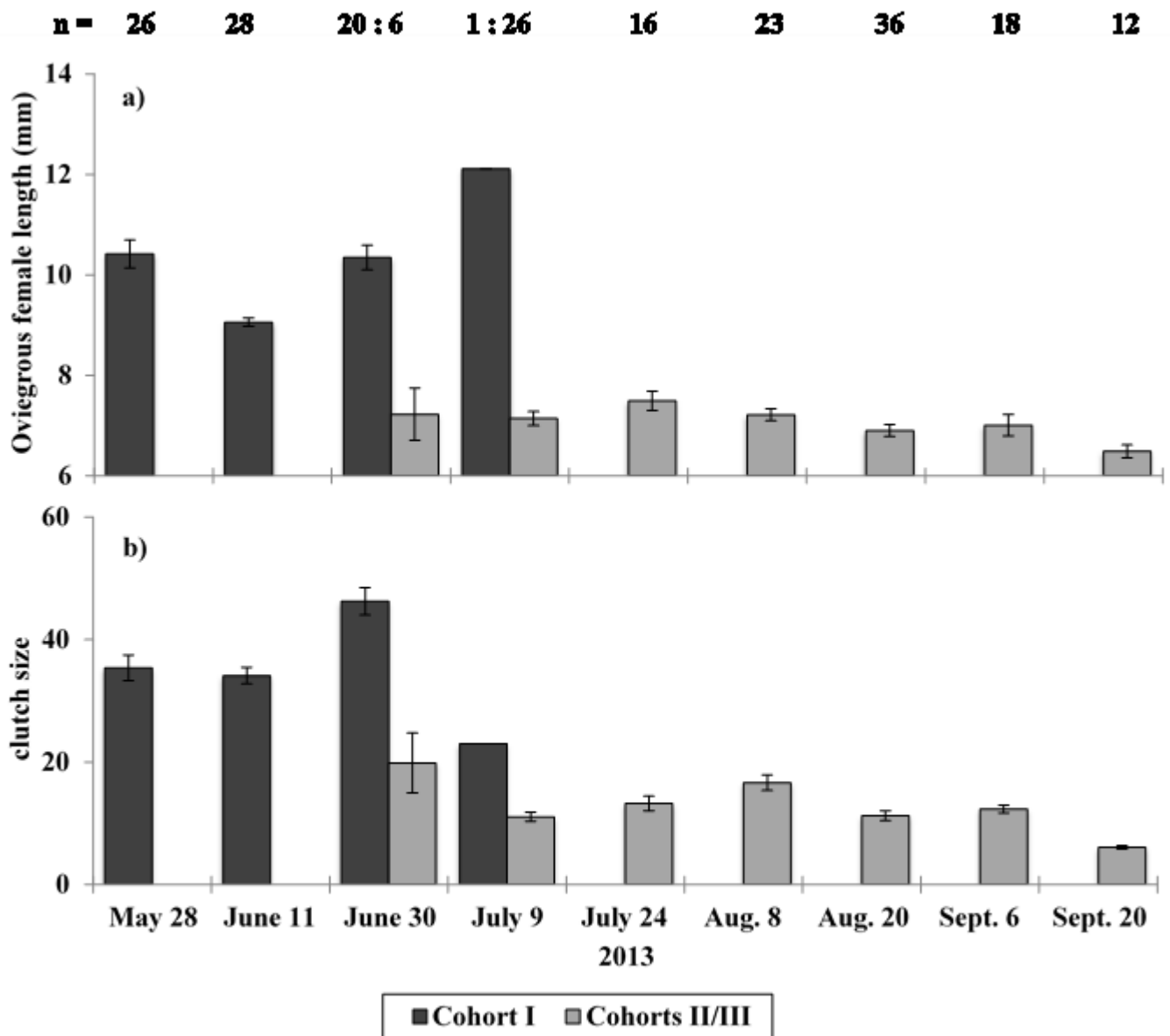


Figure 8. a) Mean length of ovigerous females and b) mean clutch size (number of eggs/embryos) per ovigerous female at each sampling date. Error bars indicate \pm standard error and n represent the number of ovigerous females measured.

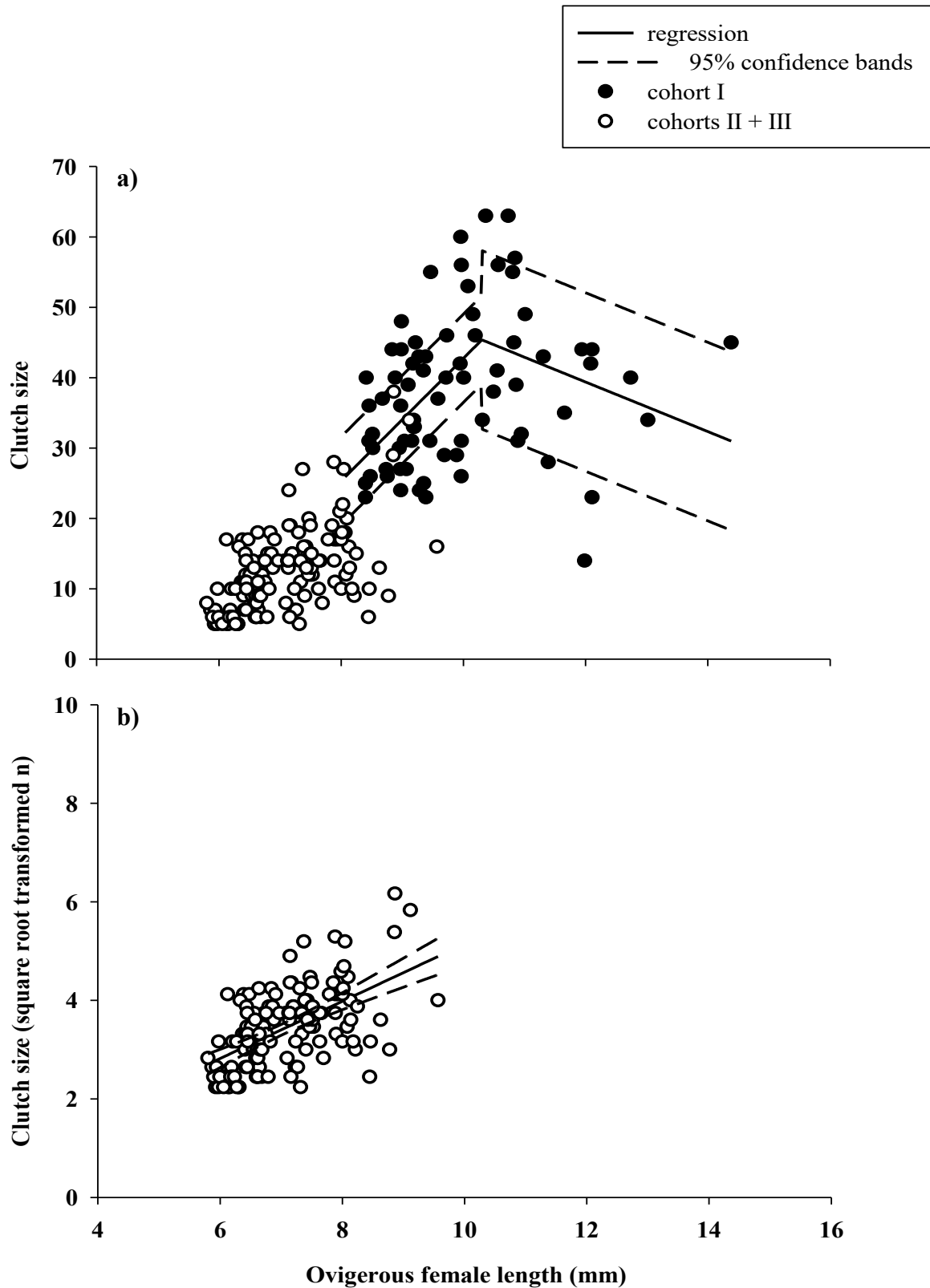


Figure 9. a) Clutch size as a function of ovigerous female length per cohort type: overwintering cohort I (\bullet) and spring/summer cohorts II/III (\circ). The breakpoint regression of the overwintering cohort I ($R^2 = 0.19$; $df = 4$; $n = 75$; $p = 0.0004$). b). The linear regression of the spring/summer cohort II/III with square root transformed n ($R^2 = 0.33$; $df = 1$; $n = 137$; $p < 0.0001$).

1.6 DISCUSSION

Life history of *N. americana* in the estuarine transition zone of the St. Lawrence during the growing season (May to October) was characterized by 3 generations, so that our hypothesis that only 2 generations per year are produced due to the northern latitude was rejected. Population structure clearly showed temporal evolution, so that different cohorts were identified expressing variable growth rates, very low in the overwintering adults and increasing for juveniles from spring to autumn. Two reproduction patterns of the *N. americana* were found, with large females producing large clutches in spring, whereas the spring and summer generations females reached maturity at a smaller size and thus produced less offspring per female per clutch. Around 20% of clutch size variance could be explained by environmental variables such as chl *a*, POM, temperature and salinity. In the following we will compare and discuss these findings in relation to population dynamics of *N. americana* in particular and mysids elsewhere.

1.6.1 Life cycle

Previous studies of *N. americana* have shown variations in the number of generation. Depending on the latitude, two or three generations per year were reported at different locations of the American east coast (Table 3). When temperatures were $\geq 20^{\circ}\text{C}$ during the warm period of the year, *N. americana* produced three annual generations. If maximum temperature was lower than 20°C , only two annual generations occurred (which corresponded to latitudes higher than 40°C) (Table 3). However, there are exceptions to this general rule. In Long Island Sound, only 2 generations were produced despite a maximum temperature above 20°C (Richards and Riley 1967). In St. Lawrence ETZ, we recorded three annual generations of *N. americana* at a maximum temperature of 19.5°C in July.

However, it is likely that water temperatures rose also to above 20 °C which probably did not coincide with our sampling dates. In the vicinity of Saint-Jean-Port-Joli, water temperatures in summer of ≥ 20 °C have already been reported (Laprise and Dodson 1994, Cabrol et al. 2015). Favier and Winkler (2014) also found peak abundances of *N. americana* in the ETZ close to Montmagny where temperatures of 22-23 °C were recorded.

Table 3. Number of generations and sex ratios (males: females) of *N. americana* at different locations compared to present results in St. Lawrence ETZ. The maximum temperature of the year is indicated for each location. Ow: overwintering generation. Sp: spring generation. Sm: summer generation.

Location	Latitude	T _{max} (°C)	Nb	Sex ratio	Sources
St. Lawrence ETZ	50-40°N	<20	3	Ow 1:0.84 Sp/Sm 1:2.4	Present study (2013)
Passamaquoddy Bay	50-40°N	<20	2	Winter 1:1 Summer 1:2.6	Pezzack and Corey (1979)
George Bank	50-40°N	<20	2	1:1.1	Wigley and Burns (1971)
Narragansett Bay	50-40°N	>20	3	-	Herman (1963)
Long Island Sound	40-30° N	>20	2?	-	Richards and Riley (1967)
Inland River Inlet	40-30° N	>20	3	-	Hopkins (1965)
Chesapeake Bay	40-30° N	>20	3	-	Cowles (1930)
Samborombón Bay	40-30° S	>20	3	1:1.4	Viñas et al. (2005)

N. americana presented two types of life history in St. Lawrence ETZ as observed in the other studies (Pezzack and Corey 1979, Viñas et al. 2005, Yamada et al 2007, Delgado 2013). A generation of larger sized adults were present in the samples from May to July, likely representing an overwintering generation, which survived during the cold winter period. These overwintering individuals produced the first generation that reached maturity rapidly (1.5 months) at a smaller size (5.9 mm). Over the warm period (May to September), generations were produced and intensive and continuous breeding occurred. These patterns correspond to the warm-season breeding which is typical of the iteroparous mysid species of cold and temperate climates (Wittmann 1984) including other *Neomysis* species (Pezzack and Corey 1979, Toda et al. 1982, Cooper et al. 1992, Mees et al. 1994, Viñas et al. 2005). These two distinct life history patterns are likely determined by temperature (McLaren 1963, Lasenby and Langford 1972, Fockedey et al. 2005) and food availability (Morgan 1981).

1.6.2 Growth

In St. Lawrence ETZ, individuals of the overwintering generation grew slowly ($G = 0.029 \text{ mm.d}^{-1}$) in cold temperatures ($< 10^{\circ}\text{C}$) over a long period (9-10 months), so that adults reached large sizes. In contrast, spring and summer generations grew faster ($G = 0.046 \text{ mm.d}^{-1}$ and $G = 0.05 \text{ mm.d}^{-1}$, respectively) reaching maturity after *ca.* 1-1.5 months at a much smaller size that coincided with higher temperatures. These two types of growth patterns were found for *Neomysis* populations and *N. americana* in particular at other boreal and temperate locations, characterized by large temperature ranges over the year (Mauchline 1980, Pezzack and Corey 1979, Toda et al. 1984, Mees et al. 1994, Winkler and Greve 2002, Viñas et al. 2005, Kotta et al. 2007, Delgado et al. 2013). Under laboratory conditions, temperature was negatively correlated with the asymptotic length and positively correlated with the growth for *N. integer* (Fockedey et al. 2005). In general,

growth rates of *Neomysis* also depended on developmental stages (Table 4), showing faster growth in juveniles than in older stages, such as immature individuals and adults (Toda et al. 1984, Winkler and Greve 2002, Fockedey et al. 2005, Delgado et al. 2013). In our study, juveniles and immatures of spring/summer cohorts grew around 3 to 10 times faster than adults (Table 4).

Adult growth rates calculated were generally slower than those reported for the species in the other locations (Table 4). Especially, growth of overwintering *N. americana* in the St. Lawrence ETZ was much slower (at least 10 times) than reported for *Neomysis* of similar size and spring temperature in San Francisco Bay and Samborombón Bay (Table 4: Viñas et al. 2005, Dean et al. 2005), possibly due to sampling bias as in the present study sampling started only in May lacking individual growth in the winter months. Adults in spring and summer also grew slower than those of Samborombón Bay, where higher maximal temperatures occurred than in the St. Lawrence ETZ (Table 4). Juvenile growth rates calculated in St. Lawrence ETZ were similar to those reported for the congener *N. integer* in laboratory (Winkler and Greve 2002, Fockedey et al. 2005) and *in situ* (Astthorsson and Ralph 1984, Mees et al. 1994).

1.6.3 Reproductive traits

Sex ratio and the maintenance of the population

Overwintering males were the first to disappear from the population. The sex ratio (number of males: number of females) was 1:0.84 in May but in early June only 4 males were found and ovigerous females occupied 93% of the adult population (sex ratio = 1:22.5). Hakala (1978) found that males died immediately after copulation, which might explain the sudden decrease in males. Overwintering females disappeared from the samples in the beginning of July, thus their mortality increased after releasing their young (the first

generation of the year). The mean sex ratio was in favour of females for the spring and summer generations (1:2.39). In northeastern Baltic Sea, *N. integer* showed similar pattern; the sex ratio was 1:1 in March and in early June males accounted for only about 29% (Kotta et al. 2007). In Passamaquoddy Bay, the sex ratio of *N. americana* sex ratio was 1:1 during winter and in favour of females (1:2.6) in summer (Pezzack and al. 1979). These fluctuations in the sex ratio seen to be a common pattern in many mysid species (Kinne 1955, Brown and Talbot 1972, Pezzack et Corey 1979, Mauchline 1980, Viñas et al. 2005, Kotta et al. 2007, Delgado et al. 2013). Changes in the sex ratio could be the result of different life span, different rates of mortality among males and females (Hakala 1978), migration or differences in the minimum size at which secondary sexual characteristics appear (Mauchline 1980). In regard of population persistence, the dominance of females during the warm period is of advantage. Breeding activity throughout the season (May to September) allows an intense reproduction so that a high number of offspring can be released to ensure the maintenance of the population. This might be especially important in the view of a long and cold winter. A large number of individuals of the third generation in September might increase the chances of population survival.

Clutch size variations and the environmental effect

As recorded for several mysid populations (Table 5) clutch size varied among females, in relation of female length within a given cohort and among the overwintering cohort and the spring and summer cohorts. Larger females of the overwintering cohort produced larger clutches in May and June than the females of the spring and summer cohorts from July to September. However, larger females (> 10.3mm) of the overwintering generation showed a decrease in clutch size, suggesting that these females corresponded to older females which might not have enough energy to produce bigger clutches. These largest females in the ETZ disappeared between May and July. Their reduced reproductive

output is likely due to a negative relationship between clutch size and successive broods or senescence as known for other peracaridean crustaceans (Sutcliffe 1983).

The clutch size in the St. Lawrence ETZ was within the range reported for the *N. americana* populations (Table 5). In the St Lawrence ETZ, the clutch sizes observed were similar to those reported by Wigley and Burns (1971) and Viñas (2005) but smaller than the ones in Passamaquoddy Bay (Pezzack and Corey 1979). However, in Passamaquoddy Bay only 2 generations are produced per year, so that adults from each generation might live longer, reach larger sizes and produced larger clutch sizes. In Akkeshiko estuary, *N. awatschensis* overwintering female sizes and temperatures were similar to the ones in this study and also presented a mean clutch size was similar to our results (Table 5: Yamada et al. 2007). Moreover, in the Westerschelde estuary, the closely related *N. integer*, but usually larger species, showed a maximum of 98 egg/embryos by female, demonstrating a high reproductive potential in this species (Mees et al. 1994). Although similarities in clutch size were noted with others populations, some differences were found. In *N. integer* large differences in clutch sizes among populations have also been reported (Mauchline 1971, Mees et al. 1994) which might be controlled by temperature, salinity, nutritional, and genetic differences (Kinne 1959, Pezzack et Corey 1979, Johnston and Northcote 1989, Mauchline 1980). Temperature was found to have the strongest influence on mysids female size (Mauchline, 1980, Toda et al. 1984, Sudo et al. 2003, Viñas et al. 2005, Winkler and Greve 2002, Yamada et al. 2007, Delgado et al. 2013), which in turn is strongly related to clutch size (Mauchline 1980, Viñas et al. 2005, Yamada et al. 2007, Delgado et al. 2013). As such temperature is generally the environmental factor that has the most influence on fecundity and food availability to a lesser extent (Johnston and Northcote 1989). However, in this study, the inverse situation was found. When temperature, salinity and food quantity were tested in relation to clutch size of the overwintering and the spring/summer cohorts, food quantity (chl *a* and MOP concentrations) was the most influential environmental parameter on clutch size, showing a

Table 4. Comparison of size, growth rates (G), growth constant (K) and time to maturation of *Neomysis* spp. of field and laboratory studies. Ow: overwintering generation. Sp: spring generation. Sm: summer generation. CL: Carapace Length: Pezzack and Corey (1979) measured CL so their growth rates are not comparable to the others.

Species	Stage/Size (mm)	G (mm.d ⁻¹)	K (mm.d ⁻¹)	Time to maturity (months)	T (°C)	Location	Source
<i>N. americana</i>	Ow	0.029 ± 0.04	0.012	9-10	10.9-12.8	St. Lawrence ETZ	This study (2013)
	Adults 9.7-9.9	- 0.0002 ± 0.015	0.003				
	Juveniles 3.6-5.5	0.076 ± 0.04	0.095				
	Sp	0.046 ± 0.05	0.028	1-1.5			
	Adults 7.1-7.6	0.009 ± 0.044	0.022		19.5		
	Juveniles 3.6-5.5	0.092 ± 0.02	0.070				
	Sm	0.05 ± 0.04	0.021	1-1.5			
Adults 6.7-7.1	0.018 ± 0.002	0.02					
Juveniles 3.6-5.5	0.057 ± 0.03	0.065					
<i>N. americana</i>	Ow			5	10-24	Samborombón Bay	Viñas et al. (2005)
	Male-Female 8.4-9.6	0.037-0.039	-				
	Sp			1.5			
	Male-Female 7.8-8.7	0.105-0.188	-				
Sm			1.5				
Male -Female 6.5-6.7	0.074-0.078	-					
<i>N. americana</i>	Ow CL: 4-4.3	0.016	-	8-10	2-14	Passamaquoddy Bay	Pezzack and Corey (1979)
	Sp/Sm CL: 2.6-3.1	0.054	-	1-1.5			
<i>N. integer</i>	2.5-8.5	0.04-0.06	-		8	Laboratory	Fockedeley et al. (2005)
	2.5-8.5	0.09-0.14	-	2-3	15		
	8.5-12.5	0.04-0.09	-	1.7-2.2	20		
	2.5-8.5	0.8-0.14	-				
<i>N. integer</i>	3-7	0.05-0.09	-		10	Laboratory	Winkler and Greve (2002)
		0.12-0.19	-		15		
	8-12	0.03-0.08	-	5-6	10		
		0.03-0.09	-	1.5	15		
<i>N. integer</i>	Juveniles	0.1-0.13	-	Ow 7-8	Sep/Nov	Westerschelde estuary	Mees et al. (1994)
	Adults	0.03-0.07	-	Sp/Sm 1-2	Ap/Aug		
<i>N. integer</i>	Ow			8-10		Ythan Estuary and laboratory	Astthorsson and Ralph (1984)
	Juveniles	0.1-0.13	-				
	Immatures	0.03-0.06	-				
	3-13	0.02-0.09	-		9		
	3-12	0.03-0.15	-		16		
	Sm			4-5			
Juveniles	0.13-0.16	-					
Adults/Immatures	0.03-0.06	-					
<i>N. kadiakensis</i>	Ow	0.07	-		15	San Francisco estuary	Dean et al. (2005)
	10-17	0.1-0.13	-	5-7	10-15		

positive relationship. Temperature was less important and showed an overall negative correlation with clutch size.

Seasonal variation of the fecundity

Mysids producing three generations per year usually showed more or less continuous breeding with periods of seasonal maxima across the year (Mauchline 1980). In laboratory experiments, *N. americana* summer ovigerous females produced two or three broods (Pezzack and Corey 1979). These successive broods resulted in overlapping cohorts that make separation of the spring and the summer cohorts difficult (Winkler and Greve 2002). Mauchline (1988) found that small sized mysids can increase fecundity through production of successive clutches whereas larger females can increase the number of eggs by decreasing egg size. However, in the St. Lawrence ETZ egg size was similar in both small and large females (data not shown). The presence of ovigerous females from May to September indicated continuous reproduction as observed in other populations under favourable conditions. In October, no ovigerous female was present in our sample, when temperatures approached 10 °C. No data were available over the winter period. The St. Lawrence estuary has a long period of ice cover (December-April) so that sampling was not possible. Thus, we hypothesize that reproduction of *N. americana* was strongly reduced or completely absent during overwintering as recorded in other mysid populations. In Passamaquoddy Bay, only few gravid females were observed in winter, with no evidence of young specimens being released, and in the laboratory, at temperatures below 4°C no development of eggs occurred (Pezzack and Corey 1979). In the Westerschelde, *N. integer* reproduction stopped during winter and restarted in April when the temperature rose to 10°C (Mees et al. 1994). *Limnomysis* invested energy in growth and delayed reproduction during winter until spring (Hanselmann et al. 2011). However, in Samborombón Bay high fecundity values were recorded for *N. americana* even during winter, probably because winter temperatures were always above 10°C (Viñas et al. 2005).

Table 5. Comparison of clutch sizes of *N. americana*, *N. awatschensis* and *N. integer*. Ow: overwintering generation. Sp: spring generation. Sm: summer generation.

Species	Clutch size	Female size (mm)	T (°C)	Location	Sources
<i>N. americana</i>	Ow 38 (14-63)	8.1	10.9-19.5	ETZ St. Lawrence	Present study (2013)
	Sp/Sm 12 (5-38)	5.8			
<i>N. americana</i>	Ow 20-25	9.6	10-24	Samborombón Bay	Viñas et al. (2005)
	Sp/Sm 10-15	8.7/6.7			
<i>N. americana</i>	Sp 45	-	2-14	Passamaquoddy Bay	Pezzack and Corey (1979)
	Sm 32				
<i>N. americana</i>	Sp 6	11-12	0-25	Nova Scotia to Chesapeake Bay	Wigley and Burns (1971)
	Sm 26	6-8			
<i>N. awatschensis</i>	Ow 39	9.5-17	May-July	Akkeshi-ko estuary	Yamada et al. (2007)
	Sp/Sm 15	8-12.5	8-23		
<i>N. integer</i>	Ow 10-98	8-18	Ap-Aug	Westerschelde estuary	Mees et al. (1994)
			10-23		
<i>N. integer</i>	Winter 35.1	14.8	6-22	Westerschelde estuary	Rappé et al. (2011)
	Spring 44.4	14.3			
	Summer 13.0	10			

1.6.4 Dynamics of the *N. americana* population in the St. Lawrence ETZ

In the St. Lawrence ETZ, *N. americana* reached highest abundances among others zooplankton species in salinities between 0.5 and 13 (Laprise and Dodson 1994, Favier and Winkler 2014). Mean density of *N. americana* was 4 times higher in the second part of July (68.7 ind.m⁻³) then early in June (17.9 ind.m⁻³) when the temperature increased progressively from 14.8 to 19.7 °C (Laprise and Dodson, 1994). Moreover, Favier and

Winkler (2014) noted the presence of *N. americana* close to St. Jean Port Joli in early June, at low densities at temperatures varying between 10°C and 15°C. An important density peak was observed around Montmagny in the ETZ in August (17-23°C) (Favier and Winkler 2014). Data from 2001 showed *N. americana* densities were highest (200 ind.m⁻³) in September in the ETZ (Winkler, unpublished data). These density dynamics and the results of our study suggested that few adults from the overwintering cohort produced big broods, which then successfully recruited lots of individuals into the spring generation (cohort II), which in turn, mature at smaller size producing smaller broods. Therefore, more females rapidly reproduced successfully that may result in increased densities in July and August. This coincides with increasing temperatures from May to August in the ETZ. Therefore, three generations can be produced over the warm period until October and may result in increasing densities over this period as seen in the above mentioned studies. Thus, the life cycle, reproduction and growth of *N. americana* during the growth season could explain these important density peaks in the St Lawrence ETZ observed since 1987.

CHAPITRE 2
VARIATIONS OF GROWTH RATES IN *NEOMYSIS AMERICANA* OF THE
ST. LAWRENCE ESTUARINE TRANSITION ZONE: A LABORATORY
STUDY

2.1 ABSTRACT

The mysid *Neomysis americana* is a key pelagic grazers and an important prey for many fish species and their juveniles in the estuarine transition zone (ETZ) of the St. Lawrence. To better understand the ecology of *N. americana* in this ecosystem, their growth rates were examined from May to August 2013, using the instantaneous growth rate (IGR) method. In the laboratory, growth experiments were carried out in aquaria linked by a cascading water circulation over 3 days. Temperature and salinity were maintained at *in situ* conditions measured using a hydro-cooler spiral system. The water was collected from the St. Lawrence ETZ containing natural food for mysids ($< 63 \mu\text{m}$). In each experiment, the intermoult period (IMP) was determined per stage. The growth increment of each moulted individual during an experiment was calculated. Juvenile intermoult periods and increments were generally shorter and smaller, respectively, than those of adults. During the growth season, mean increment of juveniles, males and females varied from 0.20 - 0.50 mm, 0.37 - 0.61 mm and 0.40 - 0.58 mm and the IMP varied from 5.1 - 12.7 d, 7.1 - 17.3 d and 7.3 - 32.3 d, respectively. Calculated mean IGRs of juveniles ranged between 0.016 - 0.098 $\text{mm}\cdot\text{d}^{-1}$. Those of adults varied from 0.033 to 0.052 $\text{mm}\cdot\text{d}^{-1}$ and from 0.015 to 0.057 $\text{mm}\cdot\text{d}^{-1}$, for males and females, respectively. These results were compared with data of

mysids and *Neomysis* species elsewhere. Length did not have a significant effect on growth in our results but large females from the overwintering cohort tended to show a slower growth rate than warm-period individuals. IGR, IMP and growth increments were highly variable among individuals and experiments, so that no clear seasonal pattern of growth was detected. Thus, the highlighting of seasonal patterns was difficult. Food availability was the main factor that explained this variability of these growth parameters of adults. Juvenile seemed to grow better at low salinity than at high salinity in the ETZ.

2.2 RÉSUMÉ

L'espèce *N. americana* est un brouteur pélagique clé et une proie importante pour plusieurs espèces de poissons et leurs juvéniles dans la zone de transition estuarienne (ZTE) du Saint-Laurent. Pour mieux comprendre l'écologie de *N. americana* dans cet écosystème, leurs taux de croissance ont été déterminés de mai à août 2013, via la méthode du taux de croissance instantané. En laboratoire, des expériences de croissance ont été faites en aquariums liés par un système de circulation d'eau en cascade durant 3 jours. La température et la salinité ont été maintenues aux conditions *in situ* mesurées par un système en spirale de refroidissement d'eau. L'eau fut collectée dans la ZTE du Saint-Laurent contenant des ressources alimentaires naturelles pour les mysidacés ($< 63 \mu\text{m}$). A chaque expérience de croissance, la période d'inter-mue a été déterminée par stage. L'incrément de chaque individu mué lors d'une expérience a aussi été mesuré. Les périodes d'inter-mues et les incréments des juvéniles étaient généralement plus courts et plus petits, respectivement, que ceux des adultes. Durant la période de croissance, l'incrément moyen des juvéniles, des mâles et des femelles variaient de 0.20 - 0.50 mm, 0.37 - 0.61 mm and 0.40 - 0.58 mm et leur période d'inter-mue de 5.1 - 12.7 d, 7.1 - 17.3 d and 7.3 - 32.3 d, respectivement. Les taux de croissance instantanés moyens calculés des juvéniles variaient de 0.016- 0.098 $\text{mm}\cdot\text{d}^{-1}$. Ceux des adultes de 0.033 à 0.052 $\text{mm}\cdot\text{d}^{-1}$ et de 0.015 à 0.057 $\text{mm}\cdot\text{d}^{-1}$, pour les

mâles et les femelles, respectivement. Ces résultats ont été comparés à des données de mysidacés et des espèces de *Neomysis* d'ailleurs. La taille n'a pas eu d'effets significatifs sur la croissance dans notre étude mais les femelles de la cohorte d'hiver ont tendance à avoir un taux de croissance plus lente que ceux de la période chaude. Le taux de croissance instantanée, la période d'inter-mue et l'incrément montraient une grande variabilité entre les individus et entre les expériences, ainsi des patrons saisonniers claires de croissance ne furent pas détectables. La disponibilité en nourriture a été le principal facteur qui expliquerait la variabilité de ces paramètres de croissance chez les adultes. Les juvéniles sembleraient mieux performer en termes de croissance à faible salinité dans ETZ du Saint-Laurent.

2.3 INTRODUCTION

The estuarine transition zone (ZTE) of the St. Lawrence has a significant ecological value in terms of biological productivity. The species *N. americana* occupy an essential and fundamental position in estuarine food web assuring the energy transfer from primary and secondary producers to higher trophic levels (Laprise and Dodson 1994, Winkler et al. 2003). However, information on population dynamics of this species from in the ETZ is scarce. To get a better understanding of population dynamics of *N. americana*, it is essential to determine growth rates and yet obtaining this basic measurement remains a challenge. Thus, an experimental method was used to measure individual growth rates and was ultimately compared to the growth parameters obtained in situ (chapter 1).

The most commonly used method to determine mysids growth is the cohort analysis *i. e.* the change in the mean length of cohorts on a sampled population over time (Mees et al. 1994, Viñas et al. 2005, Yamaha et al. 2007, Kotta et al. 2007, Chikugo et al. 2013, this study chapter 1). However, a challenge of such studies is to assure sampling of the same population repeatedly and to sample in short intervals (Clarke and Morris 1983). In

addition, the identification of a mode in size-frequency histograms can be subjective and in some studies separation of different cohorts was difficult (Mauchline 1980, Mees et al. 1994, Yamaha et al. 2007, Ouellet et al. 2013). The experimental studies conducted in the laboratory are therefore an alternative to estimate growth rates of mysids in the field. However, this is not without challenges. It is difficult to obtain growth measurements which are unaffected by experimental conditions (Fockedey et al. 2005). Experimental incubations in the laboratory over long periods overcome the problems mentioned above. But it is impossible to keep the exact environmental conditions such as the food concentration and/or taxonomic composition over long time periods. This can probably introduce error due to stress.

An alternative to cohort analysis that measures individual growth directly but minimizes exposure to experimental conditions exists. It is the Instantaneous Growth Rate (IGR) method that was originally adapted to krill by Quentin and Ross (1991). Subsequently, this method has also been used on mysid (Gorokhova 2002). It permitted to obtain individual growth rates under *in situ* conditions during short-term laboratory incubations (Quentin and Ross 1991, Tarling et al. 2006, Atkinson et al. 2006, Pinchuk and Hopcroft 2007, Shaw et al. 2010). Being crustaceans, mysids grow discontinuous by performing moults from post-larvae stage to adulthood (Mauchline 1980). The instantaneous growth rate (IGR) is calculated as function of increment size at moult and the moult cycle duration or intermoult period (IMP) (Gorokhova 2002, Tarling et al. 2006, Atkinson et al. 2006, Pinchuk and Hopcroft 2007, Shaw et al. 2010). Increments are observed directly from live animals moulting shortly after the transfer to the aquarium and are assumed to represent the cumulative food intake and hence growth of the previous intermoult period.

Laboratory studies on growth of crustaceans have concluded that the water temperature and food are the most important influential factors on growth of crustaceans (Toda et al. 1984, Gorokhova 2002, Sudo 2003, Hirst et al. 2003, Tarling et al. 2006,

Pinchuk and Hopcroft 2007). The intermoult period seems to be affected mainly by temperature (Tarling et al. 2006) but the increment appears to be strongly influenced by quantity and quality of food (Ross et al. 2000, Gorokhova 2002, Tarling et al. 2006, Pinchuk and Hopcroft 2007). Moreover, growth could also be affected by length, sex and maturity stage (Mees 1994, Roudy and Buchholz 1999, Tarling et al. 2006, Atkinson et al. 2006). Information on growth and its variations during the season will allow to determine the physiological state of the mysids and their response to environmental fluctuations.

The first goal of the study was to use the IGR method to describe growth and a potential seasonality of growth patterns of *N. americana* in the ETZ of St. Lawrence using the IGR method, according to developmental stages and length. Secondly, we tended to detect the effect of temperature, salinity, and quantity of food on growth parameters. Finally, we compared growth rates derived from the IGR method and the cohort analysis (chapter 1).

2.4 MATERIALS AND METHODS

2.4.1 Sampling

N. americana was collected at Saint-Jean-Port-Joli fortnightly at high tide from May to October 2013 using a 0.5 m diameter plankton net (250 μm mesh). Water depth varied between 3 and 5 meters, depending on the tides. The net was drawn by hand horizontally above the bottom from a dock. The mysids were placed in black plastic bags in the dark in a cooler and transported (less than 3h) to the laboratory. Temperature and salinity monitoring at the moment of sampling using an YSI probe. Water was collected from the surface layer (1m depth) using a diaphragm pump (Flojet) connected to a 12 volts DC battery. Two water samples (1L) each were taken at the beginning, in the middle and at the end of the sampling period. These were kept in brown bottles and placed in a cooler until analyses in the laboratory (less than 3h). At the same time, 15 containers of 20 liters were

filled with filtered water over a 63 μm mesh. All samples were transported in less than 3h to the laboratory to start growth experiments and analyses of suspended particulate matter (SPM) and chlorophyll *a* (chl *a*). Methods for chl *a*, SPM and POM analyses, and temperature and salinity measurements are described in chapter 1.

2.4.2 Experimental protocol

Back in the laboratory, growth experiments were carried out in aquaria. Each aquarium held 15 plastic chambers (72 ml), which were equipped with gauze (63 μm) at the bottom and top. The water flow with a counter current from bottom to the top in each chamber. Two systems of five aquaria were connected to the same water supply. Each system had a cascading water circulation; the water was pumped from the same reservoir to the first aquarium and flowed sequentially through the following to finally return to the reservoir (Winkler and Greve 2002). The reservoir and aquariums were filled with *in situ* surface water (pre-filtered over 63 μm) that still contained small food items for mysids that circulated freely through gauzes. Pre-filtered (63 μm) *in-situ* water was added once in the reservoir at day 2. Temperature and salinity were maintained at *in situ* conditions measured using a hydro-cooler spiral system and controlled 2 times a day. For each of the 7 experiments, 150 individuals of *N. americana* were randomly selected and placed individually in these chambers. The chambers were checked every 12 hours during 2 or 3 days for the presence of moults and dead specimen. Moulded-individuals were preserved individually with their moult in 95 % ethanol. Non-moulded individuals were replaced randomly into the aquaria from the same system to avoid an experimental bias due to the order of the aquaria in the circulation system. At the end of the experiment all non-moulter individuals were preserved together in 95% ethanol. *N. americana* were classified into 6 life cycle stage according to Mauchline (1980):

- (1) Juveniles: no secondary sexual characteristics.
- (2) Immature males: 4th pleopods are elongated but do not reach the posterior edge of the last abdominal segment; the lobus masculinus is not fully developed and lacks setation.
- (3) Immature females: oostegites are visible only from the ventral side
- (4) Mature males: 4th pleopods reach the posterior edge of the last abdominal segment; the lobus masculinus is setose.
- (5) Mature females: marsupia are visible from the lateral side but empty.
- (6) Ovigerous females: marsupia are filled with eggs or embryos.

All measurements were made using the same method describes in chapter 1. As moults are fragile and easily deformed, only uropod or antenna were measured. The uropod length (UL) was measured via image analysis. UL measurements were converted to total length using the regressions obtained in laboratory (Chapter 1: section 1.4.4). Using the uropod lengths of the preserved moult and the corresponding individual, the pre-moult and post-moult lengths of the mysid were calculated. All moulted individuals in an experiment were measured.

2.4.3 Instantaneous Growth Rate

Different parameters were calculated to obtain an instantaneous growth rate (IGR) for 3 different stage or gender categories, juveniles, females and males. For IGR estimation immature males and immature females were included into juvenile category.

1. Increment: post-moult length minus pre-moult length of the individual provided the increase in size during moulting:

$$\text{Increment} = L_{\text{postmoult}} - L_{\text{premoult}} \quad (\text{eq. 6})$$

2. Intermoult period (IMP): the period during which all individuals of the same stage or gender category moulted. IMP was calculated according to Tarling et al. (2006):

$$\text{IMP} = (d * N) / m \quad (\text{eq. 7})$$

Where N is the number of *N. americana* alive at the end of the experiment plus the number of individuals that moulted during the experiment, m is the number of *N. americana* that moulted and d is the length of the incubation in days. Note that IMP was not calculated in experiments with less than 15 surviving *N. americana* per stage/gender or less than 3 moults per stage/gender because the number of individuals and/or moults was too small to yield robust results (Shaw et al. 2010).

3. IGR was calculated for each individual that moulted according to Shaw et al. (2010), using the ratio between increment and IMP:

$$\text{IGR (mm.d}^{-1}\text{)} = \text{increment (mm)} / \text{IMP (d)} \quad (\text{eq. 8})$$

2.4.4 Statistical analyses

Kruskal-Wallis ANOVAs followed by post hoc Tukey-Kramer tests were used to determine a potential seasonality on growth rates and intermoult period. These ANOVAs were applied to each stage (juveniles, males and females) among all sampling data. Moreover, Kendall's tau correlation coefficients were calculated to show the relationship between environmental variables and growth parameters but also to quantify the influence of each variable (JMP pro 11.0).

2.5 RESULTS

2.5.1 Environmental conditions

The same values of environmental conditions as in chapter 1 were used in this chapter but only from May to August. From May 28th to June 30th, temperature increased from 10.9 ± 0.04 °C to 15.6 ± 0.0 °C. In July and August, the zone reached highest of temperature which fluctuated between 17.7 ± 0.27 °C and 19.5 ± 0.15 °C (Fig. 3.a). Values of salinity were lowest at the beginning of the period and fluctuated from 0.86 ± 0.0 to 7.45 ± 0.35 (Fig. 3.b). Chl *a* values fluctuated between 3.24 ± 0.43 and 5.29 ± 0.40 mg.m⁻³ from May 28th to July 9th and then increased from end of July and August Chl *a* fluctuating between 7.23 ± 0.49 and 10.98 ± 3.35 mg.m⁻³ (Fig. 3.c). POM values showed a peak (22.65 mg.L⁻¹) in May 28th followed by a general decrease and reached it minimum at the end of August (6.07 mg.L⁻¹) (Fig. 3.d).

2.5.2 Increment and intermoult period

In the experiments, individual length showed an evolution (Fig.10.a.) juvenile length varied from 4.62 ± 0.15 mm in June to 3.27 ± 0.09 mm in July. For males, length varied from from 9.22 ± 0.14 mm in May to 6.36 ± 0.07 mm in August. Females larger than males ranged in length between from 9.90 ± 0.20 mm in May to 6.69 ± 0.09 mm in August.

Juvenile, male and female mean increment varied from 0.20 ± 0.03 mm to 0.50 ± 0.01 mm, 0.37 ± 0.01 mm to 0.61 ± 0.05 mm and 0.40 ± 0.02 to 0.58 ± 0.02 mm, respectively, during the season (Fig.10.b)). However, Kruskal-Wallis rank-based ANOVA was only significant for juveniles ($H = 10.84$; $df = 4$; $n = 79$; $p = 0.0285^*$) but the pairwise comparisons Tukey-Kramer test did not display differences between dates. Thus, there was

probably a difference between the smallest value (August 20th) and the largest value (June 11th). Over 200 moulted-individuals that were measured from all experiments, only 9 showed negative increments (3 juveniles, 4 males and 2 females) from June 30th and August 20th.

At the beginning of the season, adults IMPs seemed to be higher than juveniles IMPs. During July and August, juvenile and adults IMPs seemed to be similar but higher for juveniles at the last date (Fig. 10.c). Juvenile IMPs oscillated between 5.1 and 12.7 days while male IMPs varied between 7.1 and 17.3 days and female IMPs between 7.3 and 32.3 days (Fig. 10.d). Females showed large IMP variation among dates. It seemed that large females (Fig. 10.a; mean length: 9.2 mm) at the beginning of the season tend to have high IMPs (30.6 and 32.3 days). Small females (Fig. 10. a; mean length: 6.9 mm) showed an IMP between 7.3 and 11.3 days.

2.5.3 Instantaneous growth rate

Juveniles mean IGR varied between $0.016 \pm 0.006 \text{ mm.d}^{-1}$ (August 20th) and $0.098 \pm 0.017 \text{ mm.d}^{-1}$ (June 11th) during the season (Fig. 10.d). Variations of IGRs were not related to the size as all juveniles were in the same size ranges (Fig. 10.a). Kruskal-Wallis ANOVA revealed differences in juvenile IGRs during the season (Fig. 10.d) ($H = 33.36$; $df = 4$; $n = 79$; $p < 0.0001^*$). On June 11th, mean IGR was significantly higher than during the rest of the season, except the August 7th, where the variability of IGRs among individuals resulted in high error bars of the mean IGR (Fig. 10.d).

Male mean IGR varied between 0.033 ± 0.011 (May 28th) and $0.052 \pm 0.012 \text{ mm.d}^{-1}$ (August 20th) (Fig. 10.b). IGR showed a lot of variability and no difference between dates (Kruskal-Wallis ANOVA, $p = 0.42$).

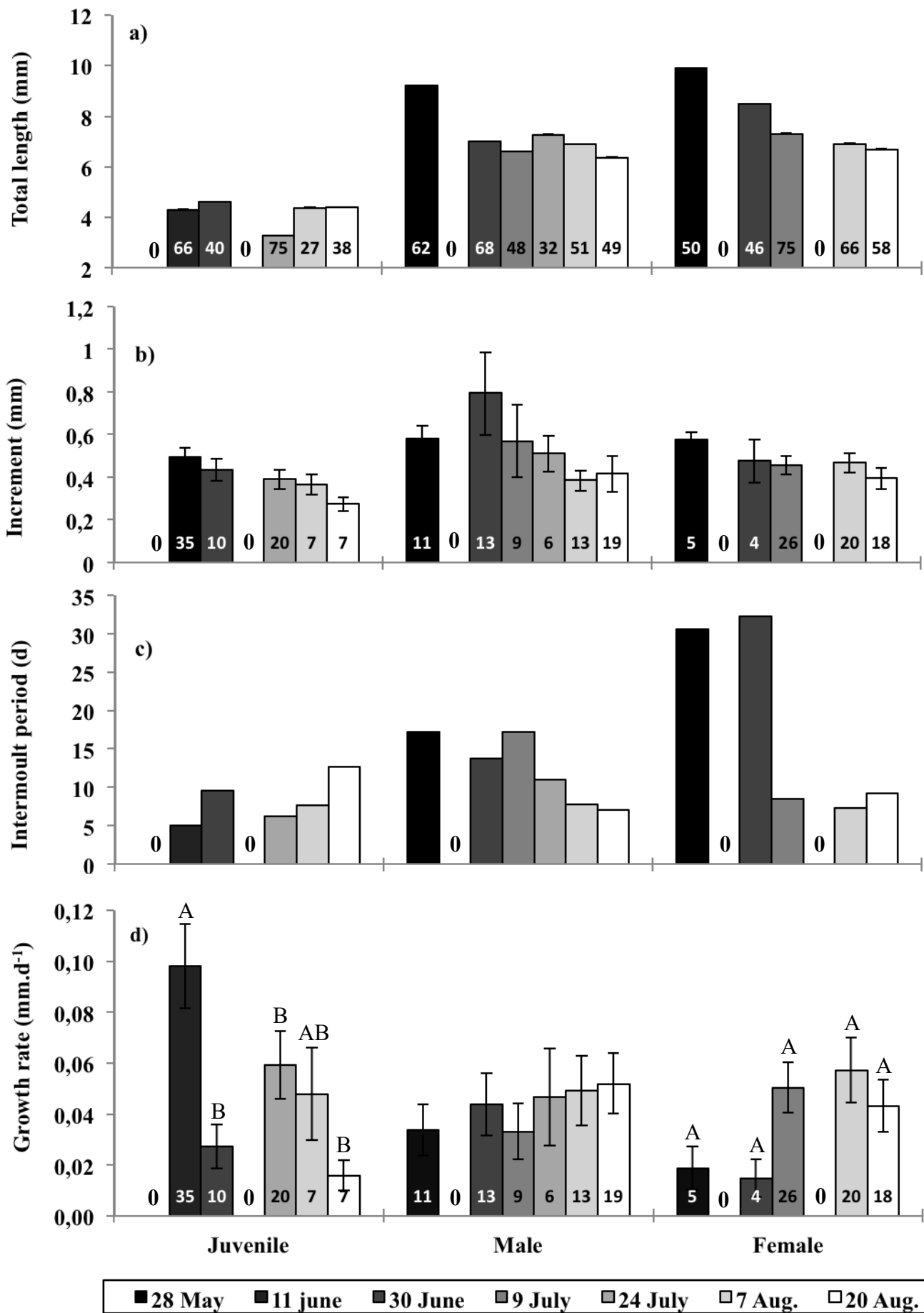


Figure 10. a) Mean total length (mm), b) mean increment (mm), c) intermoult period (d) (calculated based on experiments one value per date) and d) mean growth rate (IGR, mm.d⁻¹) per stage at each sampling date. Error bars indicate \pm standard error. The number of individual used to calculate each parameter is indicated in each bar.

In females, the only reliable information that can be concluded was that there was a significant difference between the smallest IGR (June 30th, 0.015 mm.d⁻¹) and the largest IGR (August 8th, 0.057 mm.d⁻¹) ($H = 20.95$; $df = 4$; $n = 73$; $p = 0.0003^*$). The Tukey-Kramer test, more sensitive to variance analyses, did not display differences between dates (Fig. 10.d). Moreover, there was no detectable significant effect of female size, however there was a trend. Larger females of the beginning of the season tended to have a lower IGR (0.019 ± 0.008 and 0.015 ± 0.007 mm.d⁻¹) than smaller females from July 9th to August 20th (0.043 ± 0.010 to 0.057 ± 0.013 mm.d⁻¹) (Fig. 10.a-d).

2.5.4 Environmental influence

For juveniles the Kendall's tau coefficient showed a significant inverse relationship between salinity and IGR while POM concentrations were positively correlated to juvenile IGRs (Table 6). Juvenile increments were also negatively correlated to salinity and temperature. Kendall's tau coefficients were low -0.17 and -0.23, respectively. Correlation coefficients between juvenile IMP and environmental parameters were higher.

Salinity and chl *a* were positively correlated with juvenile IMPs showing correlation coefficient of 0.50 and 0.27, respectively. IMPs of juveniles were negatively correlated with POM concentration (Table 6). Among environmental variables measured in the field, salinity showed the strongest influence on juvenile growth in general. In the ETZ, when the salinity ranged between 0.86 and 7.45, an increase in salinity induced a decrease in IGRs and increments but an increase in IMPs of juveniles.

Male IGRs showed no significant correlations with environmental parameters measured in the field. However, the increments and the IMPs of males were positively correlated with POM (Kendall's tau coefficient; 0.21 and 0.71, respectively). In general, POM showed the strongest influence on male growth. During the season, an increase of POM induced an increase of the increment and the IMP of males. However, the IMPs were also strongly

negatively correlated to salinity and chl *a* and to a lesser extent to temperature (Table 6) suggesting that higher salinity and chl *a* might decrease the IMPs of males.

In females, only chl *a* concentration showed significant correlations with IGR and IMPs. In the range of chl *a* between 7.23 and 10.98 mg.m⁻³ in the ETZ, an increase of chl *a* might provoke an increase in IGR and an IMP decrease (Table 6).

2.6 DISCUSSION

IGR values of *N. americana* in the estuarine transition zone of the St. Lawrence during the growing season (May to August) presented values comparable to other mysid populations. No clear seasonal growth pattern was detected using IGR method due to high variability of data and unequal sampling sizes. However, some trends suggested a general decrease in juvenile IGR and a stepwise increase of IGR in females. These results were similar to results obtained with the cohort analyses. However, the IGR method gave a more detailed image of growth rate variability than the cohort method, revealing that the growth increments and the IMPs influence the IGR. Furthermore, environmental parameters seemed to influence to a certain degree each of these growth parameters. Moreover, using the IGR method allowed to differentiating the growth response of each developmental stage to environmental variations. Food quantity and salinity influenced the most the different growth parameters of juveniles and adults, respectively. In the following, we will compare and discuss variations of these growth parameters and the influence of environmental parameters on growth of *N. americana* and others mysids species elsewhere.

2.6.1 Intermoult period

Laboratory observations showed that the IMP remained constant until the development of the secondary sexual characters in *Metamysidysis elingata* and *N. americana* (Clutter

and Theilacker 1971, Pezzack and Corey 1979). In our study, juveniles and immatures (first sign of secondary sexual characters) have been grouped into the juvenile category as only few immatures were present (<10 %). Results showed that juvenile IMPs varied a lot (5.1 - 12.7 d) and variability in IMP did not seem to coincide with mean length of juveniles throughout the season. In others studies, IMP generally increased with increasing length during the life cycle of *Neomysis* (Winkler and Greve 2002, Gorokhova 2002, Fockedey et al. 2005), which not coincided with our findings in St. Lawrence. In our study, only one value per experiment was estimated whereas in other studies individual IMPs were calculated. This might explain that this trend is not observed.

Table 6. Kendall's correlation coefficient Tau between increment, intermoult period (IMP), instantaneous growth rate (IGR) and environmental variables on each stage. ns: not significant; *p = 0.05-0.01; **p = 0.01-0.001; ***p < 0.0001.

	Temperature (°C)	Salinity	Chl <i>a</i> (mg.m ⁻³)	POM (mg.-L ⁻¹)
Juvenile				
Increment	-0.17*	-0.23**	ns	ns
IMP	ns	0.50***	0.27**	-0.30**
IGR	ns	-0.35***	ns	0.23**
Male				
Increment	ns	ns	ns	0.21*
IMP	-0.27**	-0.60***	-0.55***	0.71***
IGR	ns	ns	ns	ns
Female				
Increment	ns	ns	ns	ns
IMP	ns	ns	-0.38***	ns
IGR	ns	ns	0.20*	ns

In the ETZ St. Lawrence, *N. americana* juveniles showed longer IMPs (5.1 -12.7 d) than the IMPs of juveniles of its congener *N. integer* (2 - 10 d) at similar temperature (Fockedey et al. 2005). However, *N. americana* females showed similar IMPs (7.3 - 11.3 d) than *N.*

integer adults (5 – 10 d) for a temperature range between 15 and 20 ° C (Fockedey et al. 2005). Thus, *N. americana* IMPs calculated with IGR method for the St. Lawrence in the temperature range of 15 to 19.5 ° C seemed to be realistic and are similar to IMP values presented in others studies for closely related species.

For *N. integer*, IMP was longer at colder temperatures than at warmer temperatures (Astthorsson and Ralph 1984). Similarly, in our study, females present at lowest temperatures (10.5 to 15 °C) showed higher IMPs (30.6 and 32.3 d) than those IMP (7.3 - 11.3 d) presented during the warm period. In laboratory experiments, individuals of *N. integer* presented maximal IMP values of 18 d at 16 °C and 24 d at 9 °C (Astthorsson and Ralph 1984). At 8 °C, values of IMP (14 d) were noted for *N. integer* (Fockedey 2005). Although, temperature seemed to influence IMPs in females, the fact that biggest females occur at lowest temperatures, might also be confounding factor here. As seen before, biggest females reduced reproductive output, so that it might be probable that delayed molting occurred due to slow metabolism or lack of energy.

2.6.2 Growth rates

In the St. Lawrence ETZ, juvenile mean IGRs varied between 0.016 and 0.098 mm.d⁻¹. The highest growth rates calculated during IGR experiments were in the same range than the ones found in others field or laboratory studies (Table 4). However, the smallest growth rates of *N. americana* in our study appeared to be lower than in others studies (Table 4).

Adults IGR calculated in our study were generally close to adult growth rates of *N. integer* measured in others studies in similar conditions, except for slowest IGRs (Table 4). In our study, adult mean IGR ranged between 0.033 - 0.052 mm.d⁻¹ and 0.015 - 0.057 mm.d⁻¹ for males and females, respectively, which grew slower than *N. americana* of Samborombo Bay (Viñas and al. 2005) but were more similar to IGR in others studies (Table 4).

Generally, a decrease in growth rate coincided with maturation (Clutter and Theilacker 1971, Toda et al. 1984, Winkler and Greve 2002, Fockedeý et al. 2005). Our IGR results showed a general decrease in growth rate from juveniles to adults for some dates (Fig.10.d.), however it was not the case for all dates due to a high variability in our data set.

Generally, large adults of the overwintering cohort, tended to have a slower growth rate than small adults of the spring and summer cohort (Table 4, Table 7). This trait was visible for overwintering females that disappeared from the samples in July than for males that had a rapid development and disappeared first from the population. Large females in the beginning of the season had lower IGRs than smaller females presented from July to October, which was consistent with cohort analyses results (Chapter 1). The growth rate is a function of the intermoult period and the moult increment; changes in both of these factors might cause variations of growth rates. Thus, low female growth rates at the beginning of the season could be explained by high IMPs, which may be induced by female senescence (Pezzack and al. 1979). These high IMPs combined with the low number of moulted females at these dates induced lowest IGRs of females.

Table 7. Comparison of growth rates (\pm standard deviation) of juveniles and adults calculated using the two methods, cohort analysis and IGR method, for each cohort.

Mean growth rates (mm.d ⁻¹)	Cohort analysis		IGR method	
Overwintering cohort	Adults	- 0.0002 \pm 0.042	Adults	0.026 \pm 0.013
Spring cohort	Juveniles	0.092 \pm 0.02	Juveniles	0.082 \pm 0.059
	Adults	0.009 \pm 0.043	Adults	0.048 \pm 0.036
Summer cohort	Juveniles	0.057 \pm 0.032	Juveniles	0.048 \pm 0.032

Few adults showed negative growth rates, due to negative increments, in summer months. Negative growth rates in euphausiids during the summer season were likely a result of investing ingested energy in reproduction rather than in growth (Shaw and al. 2010). This trait might increase fitness during reproduction, mainly in summer, or might be a good survival strategy when quantity of food resources is low, mainly in winter (Shaw and al. 2010). The warm season is the period of intense reproduction for *N. americana*, as each female could produce 2 or 3 successive clutches (Pezzack et Corey 1979, Mauchline 1980). In euphausiids, negative growth was uncommon in small individuals but just when they became adults and started to reproduce (Shaw and al. 2010). Thus, IGR method allowed measuring individual low, zero or negative growth unlike the cohort analyses method. The latter may bias the growth rates towards higher values than measured by the IGR method and in reality (Gorokhova 2002). However, this was not the case in our study as only 3 individuals had showed negative increments.

The cohort analysis and IGR method gave mean growth rates that were in the same range and close to those presented in others studies (Table 4, Table 7). In the IGR experiments, adults grew more rapidly than in the cohort analyses (Table 7) and growth rates were closer to those estimated under similar conditions of other *Neomysis* populations (Table 4). Even if, IGRs seemed to be more realistic, high natural variability among individuals was present, so that seasonal patterns of growth were difficult to detect, whereas cohort analyses clearly showed growth pattern according to the seasons.

2.6.3 Environmental influence on growth parameters

Although most studies have shown that the temperature is the main factor that affects growth (Toda et al. 1984, Pezzack and Corey 1979, Winkler and Greve 2002, Fockedey et al 2005, Tarling et al. 2006, Yamada et al. 2007), temperature did not influence growth in the St. Lawrence ETZ from May to August. There is only one study on *N. integer* that also

did not detect any temperature effect on the growth factor (Astthorson and Ralph 1984). Additionally, in the most studies, growth was also positively related to the standard length. However, even if length seemed to show some trends in our study, regressions were not statistically proven. In our study, food quantity and salinity influenced the most the growth parameters of adults and juveniles, respectively. On the one hand, juveniles seemed to perform better at lower salinities, as the correlations were negative for the increment and positive for the IMP with the increase of salinity. On the other hand, males seemed to grow better at higher salinity, reducing IMP with increasing salinity. This coincided with low POM but high chl *a* concentration which might contribute to an increase in the increment. Chl *a* concentration was the only biotic factor that had a significant influence on female growth rate; a high quantity of food in the environment induced low IMPs and high growth rates. Even if the ETZ of St. Lawrence is very rich in POM concentration, females may prefer the quality rather than quantity by feeding on phytoplankton resource rather than on detritus. During the growth season, high quality resources might be of advantage to assure high energy intake which can be allocated to reproduction.

2.6.4 IGR method versus cohort analyse method

The IGR method compared to cohort analysis method provided more detailed information on additional growth parameters such as IMP and the growth increment for juveniles, males and females than averaged growth rates extracted from cohort analyses. Thus, we were able to disentangle how IMP or growth increment influence individual growth rates and to show natural variability of the growth increment. Moreover, in contrast to the cohort analyses on *N. americana* growth, the results on growth parameters using the IGR method could be related to influential environmental factors such as salinity, temperature and quantity of food, revealing differential impacts on growth parameters and

N. americana life history stages. Carrying this research further into the future, our data might be very valuable for modeling of population dynamics.

High natural variability of the data within each experiment (Fig. 10) did not allow us to detect clear seasonal growth patterns compared to results from chapter 1. However, some trends were suggesting a general decrease in juvenile growth rate and a stepwise increase in female. This coincides with results from chapter 1, where the overwintering cohort composed of largest individuals was characterized by slowest growth whereas the smallest individuals of spring and summer cohorts showed faster growth.

However, the cohort separation method presented some difficulties to assign specific individuals to a cohort when there was some overlap in the size frequency histograms for two cohorts. In contrast, growth increments and IGRs were measured precisely and calculated for each individual in IGR experiments. Thus, we can conclude the cohort analyses gave a good general overview of *N. americana* growth over the season, whereas the IGR method elucidated better individual life history traits on growth and individual variability as well as the influence of environmental factors on growth; both methods seemed to produce complementary results.

CONCLUSION GÉNÉRALE

À long terme, le projet de recherche dont fait partie ce projet de maîtrise, a pour objectif général d'améliorer les connaissances des phénomènes physiques, chimiques et biologiques de la ZTE du Saint-Laurent. À court terme, l'objectif de ce projet est de faire une première étude de la dynamique de la population de *N. americana*, une espèce-clé de la ZTE du Saint-Laurent. Ceci a été réalisé en déterminant les paramètres et processus individuels et populationnels importants de cette espèce puis en mettant en évidence l'effet des variations environnementales. Ainsi, l'évolution de la structure de la population a été suivie durant la saison de croissance et a permis de déterminer le nombre de générations produites annuellement. Les processus de base tels que la fécondité, *via* l'étude de la taille des couvées, et la croissance, *via* deux méthodes différentes d'estimation de la croissance, ont été déterminées. Finalement, ces estimations ont été mises en relation avec les variations de la température, de la salinité, de la concentration en chlorophylle *a* et en matière particulaire en suspension ; principales variables connues pour influencer ces paramètres et processus biologiques.

Le cycle de vie, la fécondité et croissance de *N. americana* du Saint-Laurent durant la saison de croissance 2013

Les résultats obtenus n'ont pas toujours validé les hypothèses proposées pour les trois objectifs définis. En effet, le nombre de génération attendu était de 2 étant donnée la location nordique de la ZTE du Saint-Laurent (objectif 1). Cependant, durant l'été 2013, il

est très probable que la température ait dépassé 20 °C (Favier et Winkler 2014, Cabrol et al. 2015). Ce qui expliquerait que trois générations soient détectées plutôt que deux. Deux types de cohorte ont été analysés comme pour la plupart des mysidacés des zones boréales, où la température montre d'importantes variations au cours de l'année. Un premier type est composé des plus grands individus, caractérisé par une croissance lente, un temps de développement long (8-10 mois), et une grande taille des couvées, présent dans la ZTE de septembre à juillet. Un second type est composé des plus petits individus caractérisés par une croissance rapide, un temps de développement court (1-1,5 mois), et une petite taille des couvées, présent dans la ZTE de fin mai à octobre. La génération d'hiver présente durant la période la plus froide fait partie du premier type tandis que les générations de printemps et d'été présentes durant la période chaude font partie du second type.

L'objectif 2 s'intéresse à la fécondité et l'influence des conditions environnementales sur la taille de couvées. L'hypothèse concernant la relation entre la taille de couvée et la taille des femelles est validée suite à cette étude. En effet, les plus grandes femelles ovigères appartenant à la cohorte d'hiver, récoltées au début de la saison de croissance (mai, juin et juillet), ont généralement de plus grande couvée que les femelles des cohortes de printemps et d'été qui sont généralement plus petites. Cependant, une particularité a été remarquée pour les plus grandes femelles de la génération d'hiver. En effet, il semble qu'à partir de 10.3 mm, la taille de couvée de ces femelles diminue. Ceci s'expliquerait par la sénescence qui est un processus physiologique qui entraîne une lente dégradation des fonctions de l'organisme. Le vieillissement existe pour la plupart des espèces animales et végétales. Ainsi, ces femelles n'ont plus assez d'énergie pour produire d'aussi grandes couvées.

La seconde hypothèse de cette étude concernant la fécondité de *N. americana* est que l'augmentation de la température et de la quantité de nourriture correspond à une diminution de la taille des couvées, liée à une réduction de la taille des femelles ovigères. En effet, la quantité de nourriture est la variable environnementale qui influence le plus la

taille des couvées. Une relation positive entre la taille des couvées et la quantité de nourriture est avérée dans la ZTE du Saint-Laurent. Alors que la température semble négativement reliée à la taille des couvées. Ainsi notre hypothèse de départ est validée pour la quantité de nourriture mais pas pour la température.

Le dernier objectif implique la croissance de *N. americana* via deux méthodes de croissance et l'influence des conditions environnementales sur cette croissance. L'estimation de la croissance de *N. americana* a permis de confirmer les hypothèses proposées. Ces deux méthodes d'analyse de croissance se sont révélées complémentaires. Le modèle de croissance de von Bertalanffy permet de montrer des patrons saisonniers de croissance clairs et distincts puis de définir 2 types de cohortes : une cohorte avec des individus présents durant période chaude définie par une croissance et une maturité plus rapide, et deux cohortes présentes à la période froide définie par une croissance et une maturité plus lente. La méthode du taux de croissance instantané semble plus réaliste puisqu'elle prend en compte la variabilité naturelle de la croissance entre les individus. De plus, le taux de croissance instantané est plus précis puisqu'il permet de voir l'effet de la variation de l'incrément ou de la période d'inter-mue sur le taux de croissance calculé, mais aussi de tester l'effet des différents paramètres environnementaux sur ces trois paramètres de croissance. Cependant, la grande variabilité naturelle entre les taux de croissance individuels rend difficile la détermination de patrons de croissance clairs, contrairement au modèle de von Bertalanffy.

Dans cette étude, la quantité de nourriture et la salinité semblent avoir une influence notable sur la croissance des individus mais pas la température. En effet, les juvéniles semblent être plus performants à basses salinités. Au contraire, les mâles sont plus performants à hautes salinités, à basse concentration de matière particulaire organique et haute concentration de chlorophylle *a*. Concernant les femelles, leur croissance ne semble pas être affectée par la salinité. Elle est principalement influencée par la quantité de

chlorophylle *a* dans la zone d'étude. Une forte quantité de chlorophylle *a* dans le milieu induit un taux de croissance élevé. Ainsi, l'hypothèse de l'influence de la température sur la croissance est rejetée. Cependant, une augmentation de la salinité pourrait effectivement induire une augmentation de la croissance chez les mâles et la quantité de nourriture chez les adultes. La grande variabilité naturelle citée ci-dessus a aussi un impact sur la précision de la détermination de l'influence des conditions environnementales sur les paramètres de croissance.

La dynamique de population de *N. americana* dans le Saint-Laurent et son impact

Durant le rude hiver du Saint-Laurent, les individus tentent de survivre afin d'atteindre le début de la période chaude. Ils semblent arrêter leur reproduction et utiliser l'énergie accumulée à croître lentement jusqu'à la maturité. Ceci dans le but de se reproduire à nouveau et de produire la première cohorte de l'année au printemps avant de mourir. Ainsi, les individus qui survivent à l'hiver assurent la maintenance de la population au printemps. Durant la saison chaude, la croissance rapide des individus et la capacité des femelles à produire plusieurs couvées résultent en un chevauchement des cohortes de printemps et d'été et une densité importante de *N. americana* dans la ZTE durant l'été (Laprise and Dodson 1994, Favier and Winkler 2014).

Étant une espèce fourragère, l'augmentation de la densité de *N. americana* pourrait avoir différentes conséquences sur le reste du réseau trophique. En effet, l'augmentation de cette espèce pourrait être profitable aux poissons et crustacés des niveaux trophiques supérieurs qui s'en nourrissent. De plus, une densité importante de *N. americana* pourrait induire une diminution du stock de ses ressources alimentaires : le zooplancton, phytoplancton et les détritiques. D'autant plus que parmi les paramètres environnementaux relevés, la quantité de nourriture est celui qui explique le plus la variation des patrons

saisonniers de croissance et de fécondité de *N. americana* de la ZTE du Saint-Laurent. Mis à part pour les juvéniles, qui semblent être est plus performants à basse salinité. Au contraire, la diminution de la densité durant l'hiver visible au début du printemps, pourraient aussi avoir des répercussions sur la santé et la productivité de la population des prédateurs (Pêches et Océans Canada 2009). Cependant, bien que la production de juvéniles s'arrête durant l'hiver et que les conditions environnementales puissent devenir extrêmes, cette étude montre qu'en 2013 le nombre d'adultes présent au printemps est capable d'assurer la production d'une nouvelle génération et donc d'assurer le transfert d'énergie vers ces populations de prédateur.

Les limites de la recherche et de la méthode

Durant la période froide, une des limites de l'étude du cycle de vie de l'espèce dans la ZTE est la couverture de glace recouvrant toute la zone qui empêche l'échantillonnage et donc le suivi complet de la cohorte d'hiver. Ce phénomène pourrait représenter un biais dans le calcul du taux de croissance des adultes de cette cohorte en utilisant le modèle de croissance de von Bertalanffy du fait qu'aucune mesure n'est réalisée durant cette période.

Durant la période chaude, la limite est, cette fois, liée à une reproduction intensive et continue. Les femelles sont capables de procréer rapidement et peuvent produire plusieurs portées sur un cours laps de temps avant de mourir, ce qui résulte en un mélange des classes d'âge et un chevauchement des cohortes, rendant la séparation des générations et la détermination du nombre de génération *in situ* difficiles. Ainsi, il serait judicieux de mener des expériences supplémentaires sur la ponte multiple des femelles et sur l'estimation de temps de développement embryonnaire pour afin de mieux comprendre ce chevauchement potentiel de générations.

De plus, une des limites de l'étude concerne les abondances ou la densité de *N. americana* qui n'ont pas été réellement déterminées. Suite à différents échantillonnages de *N. americana*, il semble que cette densité diminue durant l'hiver mais qu'elle augmente à chaque nouvelle saison de croissance. Cependant, l'échantillonnage réalisé n'était pas quantitatif mais qualitatif. Comme expliqué ci-dessus, la densité peut clairement avoir des conséquences sur le reste du réseau trophique ainsi que sur quantité de détritiques dans le milieu. Ainsi, il sera judicieux de mener une étude complémentaire sur l'abondance de cette espèce dans la ZTE du Saint-Laurent ainsi que l'influence des conditions environnementales sur celle-ci.

Les perspectives

Des études futures seront indispensables afin de mieux comprendre plus finement la dynamique de population de l'espèce-clé *N. americana* dans la ZTE du Saint-Laurent. Bien que, à la suite de cette étude, il a été déterminé qu'elle produit 3 générations par an, nous savons aussi que cette production reste sensible à des variations de température. Ainsi, dans le contexte du changement climatique, il serait intéressant de mettre en évidence plus spécifiquement l'effet de la température, par exemple, sur le nombre de générations et le nombre d'individus par génération car son impact peut être important sur le reste du réseau trophique. Ainsi, des expériences en laboratoire à différentes températures permettraient d'estimer l'impact futur de ce changement dans la ZTE du Saint-Laurent.

Par ailleurs, une étude *in situ* permettrait de rendre compte de la variabilité spatiale des paramètres et des processus individuels ou populationnels de l'espèce mais aussi de la variation face aux différentes conditions environnementales que présente la ZTE du Saint-Laurent. Par exemple, une expansion de la zone d'étude permettrait de voir s'il existe une différence entre la rive nord et la rive sud, entre la zone plus profonde dans le chenal et à

l'extérieur du chenal ou à salinité faible (en amont où salinité est inférieure à 2) et salinité forte (en aval où salinité est supérieure à 2).

L'estimation des processus de base tels que la croissance et la reproduction est importante pour l'estimation de la dynamique de population. Dans la continuité de cette étude, ils pourront être extrapolés et intégrés dans un calcul de la production secondaire de la population de *N. americana* en lien avec d'autres données échantillonnées sur un plus vaste territoire de la ZTE.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Astthorsson, O. S. et R. Ralph. 1984. “Growth and moulting of *Neomysis integer* (Crustacea: Mysidacea)”. *Marine Biology* 79: 55–61.
- Atkinson, A., R. S. Shreeve, A. G. Hirst, P. Rothery, G. A. Tarling, D. W. Pond, R. E. Korb, E. J. Murphy et J. L. Watkins. 2006. “Natural growth rates in antarctic krill (*Euphausia Superba*): II. Predictive models based on food, temperature, body length, sex, and maturity stage”. *Limnology and Oceanography* 51 (2): 973–987.
- Barbault, R., Y. Le Maho, C. Bollot, C. Cédra, J-Y Chapron, N. De Menthière, J-P. Le Duc, M. Loreau, T. Mourier, C. Plantard, A. Roussel-Versini et J. Weber. 2005. “Biodiversité, science et gouvernance”. Actes de la *Conférence Internationale* 319 pp.
- Brown, A. C. et M. S. Talbot. 1972. “The Ecology of the sandy beaches of the cape peninsula, South Africa. Part 3. A study of *Gastrosaccus psammodytes* Tattersall (Crustacea : Mysidacea)”. *Transactions of the Royal Society of South Africa* 40: 309–333.
- Buchheister, A., M. J. Wilberg, T. J. Miller et R. J. Latour. 2015. “Simulating bottom-up effects on predator productivity and consequences for the rebuilding timeline of a depleted population”. *Ecological Modelling* 311: 48–62.
- Cabrol, J., G. Winkler et R. Tremblay. 2015. “Physiological condition and differential feeding behaviour in the cryptic species complex *Eurytemora affinis* in the St Lawrence estuary”. *Journal of Plankton Research* 37: 372–387.
- Chikugo, K., A. Yamaguchi, K. Matsuno, R. Saito et I. Imai. 2013. “Life history and production of pelagic mysids and decapods in the Oyashio region, Japan”. *Crustaceana* 86 (4): 449–474.

- Clarke, A. et D. J. Morris. 1983. "Towards an energy budget for krill: The physiology and biochemistry of euphausia Superba dana". *Polar Biology* 2 (2): 69–86.
- Clutter, R. I. et G. H. Theilacker. 1971. "Ecological efficiency of a pelagic mysid shrimp; estimates from growth, energy budget, and mortality studies". *Fishery Bulletin* 69 (I): 93–115.
- Cooper, K. L., K. D. Hyatt et D. P. Rankin. 1992. "Life history and production of *Neomysis mercedis* in two British Columbia coastal lakes". *Hydrobiologia* 230 (1): 9–30.
- Cowles, R. P. 1930. "A biological study of the offshore waters of Chesapeake bay". *Bulletin of the Bureau of Fisheries* 46: 277–381.
- Dean, A. F., S. M. Bollens, C. Simenstad et J. Cordell. 2005. "Marshes as sources or sinks of an estuarine mysid: demographic patterns and tidal flux of *Neomysis kadiakensis* at China camp marsh, San Francisco estuary". *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 63: 1–11.
- Delgado, L., G. Guerao, C. S. Vicente et C. Ribera. 2013. "Population structure and life history of *Hemimysis lamornae mediterranea* (Malacostraca: Mysida) in the Ebro Delta (NW Mediterranean)". *Journal of Sea Research* 83: 137–145.
- Dodson, J. J., J-C. Dauvin, R. G. Ingram et B. D' Anglejan. 1989. "Abundance of larval rainbow smelt (*Osmerus mordax*) in relation to the maximum turbidity zone and associated macroplanktonic fauna of the middle St. Lawrence estuary". *Estuaries* 12 (2): 66–81.
- El-Sabh, M.I. et N. Silverberg. 1990. "Coastal and Estuarine Studies : Oceanography of a large-scale estuarine system: the St-Lawrence". *Springer New York*, 434 pp.
- EPA, Environmental Protection Agency, 2012. "Estuaries and coastal watersheds". Dans *Environmental Protection Agency*. En ligne <<http://water.epa.gov/type/oceb/nep/about.cfm#important>>
- EPA, Environmental Protection Agency, 2012. "National coastal condition raport IV". Dans *Environmental Protection Agency*. En ligne <http://water.epa.gov/type/oceb/assessmonitor/nccr/upload/0_NCCR_4_Report_50_8_bookmarks.pdf>

- Favier, J.-B. et G. Winkler. 2014. "Coexistence, distribution patterns and habitat Utilization of the sibling species complex *Eurytemora affinis* in the St Lawrence estuarine transition zone". *Journal of Plankton Research* 36: 1247–1261.
- Fockedey, N., A. Ghekiere, S. Bruwiere, C. R. Janssen et M. Vincx. 2006. "Effect of salinity and temperature on the intra-marsupial development of the brackish water mysid *Neomysis Integer* (Crustacea: Mysidacea)". *Marine Biology* 148: 1339–1356.
- Fockedey, N. et J. Mees. 1999. "Feeding of the hyperbenthic mysid *Neomysis integer* in the maximum turbidity zone of the Elbe, Westerschelde and Gironde estuaries". *Journal of Marine Systems* 22: 207–228.
- Frenette, J.-J., W. F. Vincent, J. J. Dodson et C. Lovejoy. 1995. "Size-dependent variations in phytoplankton and protozoan community structure across the St. Lawrence river transition region". *Marine Ecology Progress Series* 120: 99–110.
- Fukuoka, H. 2001. "Classification and ecology of mysidacea". *Kaiyo Monthly Extra* 27:125-130.
- Fulton, R. S. 1982. "Predatory feeding of two marine mysids". *Marine Biology* 72: 183–191.
- Gorokhova, E. 2002. "Moult cycle and its chronology in *Mysis mixta* and *Neomysis integer* (Crustacea, Mysidacea): Implications for growth assessment". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 278: 179–194.
- Hakala, I. 1978. "Distribution, population dynamics and production of *Mysis relicta* in Southern Finland". *Annales Zoologici Fennici* 15: 243–258.
- Hanselmann, A. J., R. Gergs et K-O. Rothhaupt. 2011. "Seasonal shifts in the life cycle of the Ponto-caspian invader *Limnomysis benedeni* (Crustacea: Mysida): A physiological adaptation". *Hydrobiologia* 673: 193–204.
- Herman, S. S. 1963. "Vertical migration of the opossum shrimp, *Neomysis americana* Smith". *American Society of Limnology and Oceanography* 8 (2): 228–38.
- Hirst, A. G., J. C. Roff et R. S. Lampitt. 2003. "A synthesis of growth rates in marine epipelagic invertebrate zooplankton". *Advances in Marine Biology* 44: 1–142.

- Hopkins, T. L. 1965. "Mysid shrimp abundance in surface waters of indian river inlet, Delaware". *Chesapeake Science* 6 (2): 86–91.
- Johnston, N. T. et T. G. Northcote. 1989. "Life-history variation in *Neomysis mercedis holmes* (Crustacea, Mysidacea) in the Fraser river estuary, British Columbia". *Canadian Journal of Zoology* 67: 363–372.
- Kinne, O. 1955. "*Neomyk vulgaris thompson* eine autokologisch-biologische studie". *Biologisches Zentralblatt* 74: 160–202.
- Kinne, O. 1959. "Ecological data on the amphipod *Gammarus deubeni*". *Veröffentlichungen Institut Meeresforschung Bremerhaven* 6: 177–202.
- Kotta, I., J. Kotta et K. Herkül. 2007. "Seasonal changes in the population structure and life cycle of *Neomysis integer* in Pärnu bay, Northeastern Baltic sea". *Proceedings of the Estonian Academy of Biology and Ecology* 56 (4): 312–325.
- Lapierre, J. F. et J. J. Frenette. 2008. "Advection of freshwater phytoplankton in the St. Lawrence river estuarine turbidity maximum as revealed by sulfur-stable isotopes". *Marine Ecology Progress Series* 372: 19–29.
- Laprise, R. et J. J. Dodson. 1994. "Environmental variability as a factor controlling spatial patterns in distribution and species diversity of zooplankton in the St. Lawrence estuary". *Marine Ecology Progress Series* 107: 67–81.
- Lasenby, D. C. et R. R. Langford. 1972. "Growth, life history, and respiration of *Mysis relicta* in an arctic and temperate lake". *Journal of the Fisheries Board of Canada* 29 (12): 1701–1708.
- Lejeusne, C. et P. Chevaldonné. 2005. "Population structure and life history of *Hemimysis margalefi* (Crustacea: Mysidacea), a thermophilic cave-dwelling species benefiting from the warming of the NW mediterranean". *Marine Ecology Progress Series* 287 :189-199.
- Lecomte, F. et J. J. Dodson. 2004. "Role of early life-history constraints and resource polymorphism in the segregation of sympatric populations of an estuarine fish". *Evolutionary Ecology Research* 6: 631–658.
- Mauchline, J. 1988. "Egg and brood sizes of oceanic pelagic crustaceans". *Marine Ecology Progress Series* 43: 251–58.

- Mauchline, J. 1998. "The biology of calanoid copepods". *Academic Press*, San Diego.
- Mauchline, J. 1980. "The biology of mysids and euphausiids". *Advances in Marine Biology* 18, 681 pp.
- Mauchline, J. 1971. "The Biology of *Neomysis integer* (Crustacea, Mysidacea)". *Journal of Marine Biological Association of the UK* 51: 347–354.
- McLaren, I. A. 1963. "Effects of temperature on growth of zooplankton, and the adaptive value of vertical migration". *Journal of the Fisheries Board of Canada* 20 (3): 685–727.
- Mees, J., Z. Abdulkerim et O. Hamerlynck. 1994. "Life history, growth and production of *Neomysis interger* in the Westerschelde estuary (SW Netherlands)". *Marine Ecology Progress Series* 109: 43–57.
- Morgan, M. D. 1981. "Abundance, life history, and growth of introduced populations of the opossum shrimp (*Mysis Relicta*) in subalpine California lakes". *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38: 989–993.
- Mundy, C. J., M. Gosselin, J. K. Ehn, C. Belzile, M. Poulin, E. Alou et J. Stewart. 2011. "Characteristics of two distinct high-light acclimated algal communities during advanced stages of aea ice melt". *Polar Biology* 34 (12): 1869–1886.
- Ouellet, P., A. Olga, V. Bui, D. Lavoie, J. Chassé, N. Lambert, N. Ménard et P. Sirois. 2013. "Seasonal distribution, abundance, and growth of marval capelin St . Lawrence, Canada) as a nursery area". *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 70: 1508–1530.
- Pauly, D. et J. F. Caddy. 1985. "A modification of Bhattacharya's method for the analysis of mixture of normal distributions." *FAO Fisheries Circular*, 781, 16 p.
- Pezzack, D. S. et S. Corey. 1979. "The life history and distribution of *Neomysis americana* (Smith)(Crustacea, Mysidacea) in Passamaquoddy bay". *Canadian Journal of Zoology* 57: 785–793.
- Pezzack, D. S. et S. Corey. 1982. "Effects of temperature and salinity on immature and juvenile *Neomysis americana* (Smith) (Crustacea; Mysidacea)". *Canadian Journal of Zoology* 60: 2725–2728.

- Pêches et Océans Canada. 2009a. "Un estuaire en santé, un littoral plein de vie". Dans *Pêche et Océan Canada*. En ligne: <<http://www.glf.dfo-mpo.gc.ca/folios/00153/docs/camp-pamphle-fra.pdf>>
- Pêches et Océans Canada. 2009b. "Politique sur la pêche des espèces fourragères". Dans *Pêche et Océan Canada*. En ligne: <<http://www.dfo-mpo.gc.ca/fm-gp/peches-fisheries/fish-ren-peche/sff-cpd/forage-fra.htm>>
- Pinchuk, A. I. et R. R. Hopcroft. 2007. "Seasonal variations in the growth rates of Euphausiids (*Thysanoessa Inermis*, *T. Spinifera*, and *Euphausia Pacifica*) from the Northern gulf of Alaska". *Marine Biology* 151 (1): 257–269.
- Quetin, L. B. et R. M. Ross. 1991. "Behavioral and physiological characteristics of the Antarctic krill, *Euphausia superba*". *American Zoologist* 31 (1): 49–63.
- Rappé, K., N. Fockedey, C. Van Colen, A. Cattrijsse, J. Mees et M. Vincx. 2011. "Spatial distribution and general population characteristics of mysid shrimps in the Westerschelde estuary (SW Netherlands)". *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 91: 187–197.
- Richards, S. W. et G. A. Riley. 1967. "The benthic epifauna of Long Island Sound". *Bulletin of the Bingham Oceanographic Collection* 19: 89–135.
- Roast, S. D., J. Widdows et M. B. Jones. 1999. "Respiratory responses of the estuarine mysid *Neomysis integer* (Peracarida: Mysidacea) in relation to a variable environment". *Marine Biology* 133 (4): 643–649.
- Ross, R. M., L. B. Quetin, K. S. Baker, M. Vernet et R. C. Smith. 2000. "Growth limitation in young *Euphausia superba* under field conditions". *Limnology and Oceanography* 45 (1): 31–43.
- Roudy, J. et F. Buchholz. 1999. "Ovarian development and spawning in relation to the moult cycle in Northern krill, *Meganyctiphanes norvegica* (Crustacea: Euphausiacea), along a climatic gradient". *Marine Biology* 133 (2): 267–281.
- Runge, J. A. et Y. Simard. 1990. "Zooplankton of the St. Lawrence estuary: the imprint of physical processes on its composition and distribution". *Coastal Estuarine Studies*, 296–320.
- Saucier, F. J. et J. Chassé. 2000. "Tidal circulation and buoyancy effects in the St. Lawrence estuary". *Journal of Atmosphere-Ocean* 38: 1–52.

- Schiariti, A., A. D. Berasategui, D. A. Giberto, R. A. Guerrero, E. M. Acha et H. W. Mianzan. 2006. "Living in the front: *Neomysis americana* (Mysidacea) in the río de la Plata estuary, Argentina-Uruguay". *Marine Biology* 149: 483–489.
- Shaw, T. C., W. T. Peterson et L. R. Feinberg. 2010. "Growth of *Euphausia pacifica* in the upwelling zone off the oregon coast". *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 57: 584–593.
- Simons, R. D., S. G. Monismith, L. E. Johnson, G. Winkler et F. J. Saucier. 2006. "Zooplankton retention in the estuarine transition zone of the St. Lawrence estuary". *American Society of Limnology and Oceanography* 51 (6): 2621–2631.
- Sudo, H. 2003. "Effect of temperature on growth, sexual maturity and reproduction of *Acanthomysis robusta* (Crustacea: Mysidacea) reared in the laboratory". *Marine Biology* 143: 1095–1107.
- Sudo, H., N. Kajihara et M. Noguchi. 2011. "Life history and production of the mysid *orientomysis robusta*: high P/B ratio in a shallow warm-temperate habitat of the sea of Japan". *Marine Biology* 158: 1537-1549.
- Sutcliffe, D. W. 1993. "Reproduction in *Gammarus* (Crustacea, Amphipoda): female strategies". *Freshwater Forum* 3: 26–64.
- Tarling, G. A. 2010. "The Biology of the Northern krill". *Advances in Marine Biology* 57: 314 pp.
- Tarling, G. A., R. S. Shreeve, A. G. Hirst, A. Atkinson, D. W. Pond, E. J. Murphy et J. L. Watkins. 2006. "Natural growth rates in Antarctic krill (*Euphausia superba*): I. Improving methodology and predicting intermolt period". *Limnology and Oceanography* 51 (2): 959–972.
- Toda, H., M. Takahashi et S. E. Ichimura. 1982. "Abundance and life history of *Neomysis intermedia* czerniawsky in lake Kasumigaura". *Graduate school of Biological Sciences* 93: 31–39.
- Toda, H., M. Takahashi et S. E. Ichimura. 1984. "The Effect of Temperature on the Post-embryonic growth of *Neomysis intermedia* czerniawsky (Crustacea, Mysidacea) under laboratory conditions". *Journal of Plankton Research* 6 (4): 647–662.

- Viñas, M. D., F. C. Ramírez et H. W. Mianzan. 2005. "Annual population dynamics of the opossum shrimp *Neomysis americana* (Smith, 1873) (Crustacea : Mysidacea) from an estuarine sector of the Argentine sea". *Science Marine* 69 (4): 493–502.
- Vincent, W. F et J. J. Dodson. 1999. "The St. Lawrence river, Canada USA : The Need for an ecosystem-level understanding of large rivers". *Japanese Journal of Limnology* 60: 29–50.
- Vincent, W. F., J. J. Dodson, N. Bertrand et J. J. Frenette. 1996. "Photosynthetic and bacterial production gradients in a larval fish nursery: the St. Lawrence river transition zone". *Marine Ecology Progress Series* 139: 227–238.
- Wigley, R. I. et B. R. Burns. 1971. "Distribution and biology of mysids (Crustacea, Mysidacea) from the atlantic coast of the United States in the NMFS woods hole collection". *Fishery Bulletin* 69 (4): 717–746.
- Wilkinson, T., E. Wiken, J. Bezaury-Creel, T. Hourigan, T. Agardi, H. Hermann, L. Janishevski, C. Madden, L. Morgan et M. Padilla. 2009. "Ecorégions marine de l'Amérique du Nord". Montréal, Canada, 200 pp.
- Williams, A. B., T. E. Bowman et D. M. Damkaer. 1974. "Distribution, variation, and supplemental description of the opossum shrimp, *Neomysis americana* (Crustacea: Mysidacea)". *Fishery Bulletin* 72 (3): 835–842.
- Winkler, G., J. J. Dodson, N. Bertrand, D. Thivierge et W. F. Vincent. 2003. "Trophic coupling across the St. Lawrence river estuarine transition zone". *Marine Ecology Progress Series* 251: 59–73.
- Winkler, G. et W. Greve. 2002. "Laboratory studies of the effect of temperature on growth, moulting and reproduction in the co-occurring mysids *Neomysis integer* and *Praunus flexuosus*". *Marine Ecology Progress Series* 235: 177–188.
- Winkler, G. et W. Greve. 2004. "Trophodynamics of two interacting species of estuarine mysids, *Praunus flexuosus* and *Neomysis integer*, and their predation on the Calanoid Copepod *Eurytemora Affinis*". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 308: 127–146.
- Winkler, G., C. Martineau, J. J. Dodson, W. F. Vincent et L. E. Johnson. 2007. "Trophic dynamics of two sympatric mysid species in an estuarine transition zone". *Marine Ecology Progress Series* 332: 171–187.

- Wittman, K. J. 1984. "Ecophysiology of marsupial development and reproduction in Mysidacea (Crustacea)". *Oceanography and Marine Biology* 22: 393–428.
- Yamada, K., K. Takahashi, C. Vallet, S. Taguchi et T. Toda. 2007. "Distribution, life history, and production of three species of *Neomysis* in Akkeshi-Ko estuary, Northern Japan". *Marine Biology* 150: 905–17.

